

ESTUDIOS SOBRE DIVERSIDAD Y ECOLOGIA DE PLANTAS

Memorias del II Congreso Ecuatoriano de Botánica

realizado en la

Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito

16—20 Octubre 1995

editores

Renato Valencia & Henrik Balslev

Publicado por

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATOLICA DEL ECUADOR

en colaboración con

UNIVERSIDAD DE AARHUS, DINAMARCA

(PROYECTO ENRECA) Y

PROGRAMA DANES DE INVESTIGACION DEL MEDIO AMBIENTE

(PROYECTO DIVA)

1997

Cambios en un bosque tropical con un clima variable: Resultados de los censos realizados en la parcela de 50 hectáreas en la Isla de Barro Colorado en Panamá

Richard Condit

Center for Tropical Science, Smithsonian Tropical Research Institute, Unit 0948, APO AA 34002-0948 USA, fax 507-232-5978 (Panamá), email condit@tropics.harvard.edu

Resumen

Un censo de 13 años realizado en 50 ha de bosque tropical en Panamá (Isla de Barro Colorado) ha revelado cambios direccionales en la composición del bosque, como resultado de la disminución de las lluvias en un período de 25 años. Los registros a largo plazo de la precipitación pluvial en Panamá central muestran que en el período entre 1965 y 1990 hubo un 14% menos de lluvias y dos veces más la frecuencia de estaciones secas severas que en los 35 años anteriores. En la parcela de 50 hectáreas de bosque se estimó exactamente la abundancia de 314 especies de árboles y arbustos desde 1982, y se puso a prueba la predicción de que las especies de microhábitats húmedos en la parcela han sufrido pérdidas desproporcionadas durante los 13 años. Se encontró que las especies asociadas con pendientes moderadas en la parcela, las cuales permanecen húmedas pero bien drenadas durante la estación seca, han declinado muy rápidamente en abundancia, mientras que las especies que ocurren preferentemente en el pantano no lo hicieron. La composición de las especies de este bosque tropical es bastante sensible a la fluctuación del clima, en este caso, un aumento en la intensidad de la estación seca.

Abstract

A 13-year census of 50 ha of tropical forest in Panama has revealed clear directional changes in forest composition, resulting from a decline in rainfall over the past 25 years. Long-term records indicate that mean annual rainfall in central Panama was 14% lower between 1965 and 1990 than it was from 1929-1965, and that severe dry seasons were more frequent in the later period. In the 50 ha census plot on Barro Colorado Island, exact estimates of total population size for 314 species of trees and shrubs are available since 1982, and I tested the prediction that species of moist microhabitats in the plot have suffered disproportionate losses over the 13 year period. I discovered that species associated with moderate slopes in the plot, which remain wet but well-drained during the dry season, have declined very rapidly in abundance, whereas species specialized to the swamp soils have not. The composition of this forest is quite sensitive to climatic fluctuations, in this case, increasing intensity of the dry season.

Introducción

Los climas cambian y, como resultado, los bosques han cambiado dramáticamente. No hay duda de que las futuras variaciones del clima provocarán nuevas alteraciones. Los cambios ocurridos en la composición de los bosques templados de los Estados Unidos o Europa han sido documentados cuida-

dosamente (Davis 1981, Delcourt & Delcourt 1987), y los cambios futuros, pronosticados detalladamente (Botkin & Nisbet 1992, Franklin *et al.* 1992, Overpeck *et al.* 1990, Shugart & Smith 1992, Solomon 1986, Urban *et al.* 1993). Sin embargo, en el trópico no existe mucha información. Se debe a que la composición de los bosques tropicales sí ha variado con los climas pasados (Bush & Colinvaux 1990, Bush *et al.* 1990, Sukumar *et al.* 1993), pero, en general, hacen falta datos acerca de los factores que limitan las distribuciones actuales de las especies y que ayudarían a pronosticar cómo cambiaría la composición del bosque con el cambio climático inminente.

Una razón fundamental para realizar censos de una parcela de gran escala en el bosque tropical húmedo de la Isla de Barro Colorado (IBC), en Panamá, fue el obtener registros a largo plazo de la composición del bosque en base a una muestra de bosque suficientemente grande para documentar los cambios en el tamaño de la población de especies individuales (Condit *et al.* 1992, Condit *et al.* 1993, Condit 1995). Varios investigadores alrededor del mundo han adoptado esta metodología de parcela a gran escala, por lo que muy pronto estará disponible una base de datos acerca de la composición del bosque en nueve sitios diferentes del trópico (Condit 1995, Manokaran *et al.* 1992, Sukumar *et al.* 1992, Zimmerman *et al.* 1994).

La parcela en IBC ha brindado una oportunidad incomparable de estudiar el impacto de los cambios climáticos en la composición del bosque, gracias a la estación seca extraordinariamente severa que acompañó al fenómeno de El Niño en 1983 y a una disminución a largo plazo de la precipitación total en la isla. De 1929 a 1965, la precipitación promedio en IBC fue de 2740 mm, pero de 1965 a 1990, fue de 2430 mm (Windsor 1990). Estaciones secas severas, aquellas con <100 mm de lluvia entre el 15 de diciembre y el 15 de abril, han aumentado en frecuencia, ocurriendo cada 6,2 años antes de 1965, pero, cada 3,5 años desde entonces. La temporalidad de la humedad y la sequía es, indudablemente, un factor importante en la composición y la diversidad del bosque en el trópico (Foster 1982, Hartshorn 1992).

Materiales y métodos

Aquí se evaluó si la composición del bosque en IBC ha cambiado de manera predecible como resultado de la sequía, utilizando datos obtenidos en la parcela de IBC. Todos los tallos ≥ 10 mm de dap en 50 hectáreas contiguas de bosque han sido censados en cuatro ocasiones - 1982, 1985, 1990, y 1995 (Condit *et al.* 1992, Hubbell & Foster 1983, 1986a,b, 1990). En publicaciones anteriores se señaló que la abundancia de muchas especies cambió sustancialmente entre 1982 y 1990, particularmente la de ciertas especies de micrositios húmedos, como las palmeras (Condit *et al.* 1992, Hubbell & Foster 1990,

1992). Esto fue respaldado por observaciones acerca de la mortalidad que registraron los árboles inmediatamente después de la severa sequía de 1983 (Leigh *et al.* 1990). En el presente análisis se prueba esta observación de manera rigurosa, utilizando una medida independiente y objetiva de "preferencia a la humedad" para cada especie, y datos del censo realizado en 1995, 13 años después del inventario original de la parcela. La medida utilizada aquí es un avance sobre el método descrito en Condit *et al.* (1996). Las poblaciones de cada especie en la parcela fueron documentadas por Condit *et al.* (1996).

Como en la publicación anterior (Condit *et al.* 1996), clasifiqué las especies en categorías de preferencia a la humedad, basadas en su tendencia a ocurrir en micrositios húmedos de la parcela. Un micrositio húmedo es el pantano de dos hectáreas en el centro de la parcela, que es inundado durante la estación lluviosa y permanece mojado a lo largo de la estación seca. El otro es la ladera alrededor de los costados sur y este de la planicie (Hubbell & Foster 1983, 1986a). Estas dos áreas son más húmedas que la planicie ubicada por encima debido a que existe una capa de basalto a unos pocos metros debajo de la planicie, donde el agua se concentra durante la estación lluviosa. El agua del subsuelo emana por los costados de la planicie, humedeciendo las laderas y el pantano hasta muy avanzada la estación seca (Becker *et al.* 1988). Hubbell y Foster (1983, 1986a) publicaron mapas de varias especies de árboles que respondieron claramente a estos microhábitats.

Harms (1996) calculó la densidad de cada especie en las laderas, en el pantano y en las regiones planas de la parcela de 50 hectáreas. Confeccionó un índice de "especialización de las laderas" según el cociente de la densidad en las laderas y la densidad en la planicie, y un índice de "especialización del pantano" según el cociente de la densidad en el pantano y la densidad en la planicie. En Condit *et al.* (1996), se denominaron "especialistas de las laderas" a aquellas especies cuyo índice de las laderas es ≥ 1.5 , y lo mismo para los especialistas del pantano.

Pero Harms (1996) usó también una metodología más sofisticada para calcular la probabilidad de que los índices podrían ser el resultado de casualidad. La nueva metodología es un "bootstrap": se repiten 500 muestras al azar de la distribución de cada "hábitat" en la parcela, cambiado cada vez pero manteniendo la autocorrelación espacial (Condit *et al.* en prensa). Si una especie está más asociada con un hábitat real en comparación con el 95% de las repeticiones del bootstrap, se considera una asociación significativa estadísticamente. El método elimina muchas de las especies consideradas como especialistas de las laderas en Condit *et al.* (1996) según distribuciones fuertemente agrupadas; en estos casos, las asociaciones son probablemente artificiales (Harms 1996). En Condit (en prensa) se reportó 24 especies aso-

ciadas significativamente con las laderas basado en los datos del censo de 1990. Aquí, se consideran 37 especies que han tenido una asociación significativa en cualquiera de los cuatros censos. El cambio es importante porque había algunas especies con asociaciones significativas en 1982 que ya están casi extintas en la parcela. También, se evalúan poblaciones de 25 especies que tenían una asociación significativa con el pantano en la parcela, usando la misma metodología.

Resultados

Las especialistas de las laderas sufrieron más reducciones en sus poblaciones que las otras especies. Más del 90% de las especies de laderas sufrieron disminuciones durante el período de 13 años, mientras que apenas menos de la mitad de las otras especies registraron descensos (Tabla I). En publicaciones anteriores, se notó una separación de las especies según su forma de vida: entre los árboles más grandes, las especies de laderas no sufrieron más que las que no son de laderas, pero sí entre los arbolitos y arbustos (Condit *et al.* 1996, en prensa; Condit en prensa). Recientemente, con el censo de 1995, se puede indicar que ambas formas de vida tiene la misma tendencia (Tabla I). Todas las especies de las laderas sufrieron juntas.

Tabla I. Cambios en la población de las especies de laderas y de las especies que no son de laderas durante el periodo 1982-1995. Se incluyeron 310 especies, todos con ≥ 1 cm de dap tallo en 1982 y en 1995, excepto cuatro especies del género *Bactris* que tienen poblaciones clonales difíciles de contar (Condit *et al.* 1996). La "tasa promedio de cambio" es la tasa promedio anual de crecimiento de la población durante 13 años, contando cada especie como un solo dato (no se incluyeron especies con 0 individuos en 1982 o 1995). Los asteriscos indican que la tasa promedio de especies de las laderas era significativamente ($p < 0.01$) menor que la tasa de las especies que no son de laderas, según la prueba de "U" de Mann-Whitney.

forma de vida	preferencia	No. de especies			tasa promedio de cambio (%)
		en aumento	en descenso	sin cambio	
árboles del dosel	laderas	2	16	1	-2.22 **
	no-laderas	62	87	14	-0.62
árboles pequeños y arbustos	laderas	1	17	0	-5.89 **
	no-laderas	41	52	6	-0.82
total	laderas	3	34	1	-3.95 **
	no-laderas	106	144	22	-0.74

Los descensos observados en la abundancia de las especies individuales fueron importantes. Considerando solamente las 221 especies con más de 20 tallos en un censo, 16 especies sufrieron reducciones de hasta el 50% o más de su población, 9 de ellas especialistas de las laderas: *Piper aequale*, *Cestrum megalophyllum*, *P. perlasense*, *Chamaedorea tepejilote*, *Conostegia cinnamomea*, y *Erythrina costaricana* (Tabla II). El 30% (9) de las 30 especialistas de las laderas disminuyó a la velocidad de 5% al año o más rápido, comparado con solamente 4% de las 191 especies que no son de las laderas (Tabla II). También hubo especies cuya abundancia aumentó notablemente, incluyendo tres especies cuyas poblaciones superaron el doble entre 1982 y 1995. La población de *Psychotria graciliflora* (Rubiaceae) aumentó de 10 a 57 tallos. Solamente una de las 20 especies de más rápido crecimiento eran especialistas de las laderas (*Calophyllum longifolium*, Guttiferae).

Las disminuciones son más notables tal vez en algunas especies muy raras. En un caso -- el helecho arbóreo, *Cnemidaria petiolata* -- había ocho individuos en 1982, exclusivamente en las regiones más húmedas de la parcela, pero murieron todos antes de 1995. Otras dos especies especialistas de áreas húmedas en 1982 están casi extintas actualmente en la parcela: *Piper carri-lloanum* y *P. imperiale*, representadas por doce y nueve plantas en 1982 y una por cada una en 1995. Estas tres especies eran especialistas de las laderas en 1982, pero no en 1990 ni 1995.

El número total de individuos de las 37 especialistas de las laderas en la comunidad disminuyó de 18,17 en 1982 a 14,63 en 1995. La proporción de estas especies bajó del 7,8% en 1982, al 7,1% en 1985, 6,6% en 1990, y 6,4% en 1995, de las 240.000 plantas en el censo (Condit *et al.* 1992). Estas cifras son un poco diferentes de las cifras a publicarse en Condit *et al.* (en prensa), porque aquí se consideran especialistas de cualquiera de los censos, mientras que en Condit *et al.* (en prensa), se utilizaron solamente los datos de 1990.

Se había anticipado que las regiones húmedas podrían servir de refugio para las especialistas de las laderas, pero esto no parece haber sido el caso. La disminución de la población de especialistas de las laderas fue detectada tanto en la planicie seca como en las laderas húmedas. La población total de 37 especialistas de las laderas disminuyó un 16% en las laderas (16,8% de los tallos en 1982, 14,1% en 1995) y 19% en la planicie (de 4,9% de los tallos en 1982 a 4,0% en 1995), indicando que ambas regiones eran inhóspitas.

En contraste con las especialistas de las laderas, a las especialistas de pantano no les fue peor que a las otras especies. De 25 especies del pantano, 18 disminuyeron en abundancia (73%), similar a la fracción entre las otras especies (159 de 284 disminuyeron, o el 56%). De las 20 especies con descensos extremos que aparecen en la Tabla II, una sola era especialista del pan-

Tabla II. Los 20 especies con las mayores reducciones en las poblaciones de tallos ≥ 10 mm de dap, de las 221 especies que tuvieron 20 o más tallos en por lo menos uno de los cuatro censos (sin contar con los *Bactris* spp.). Casi todos disminuyeron 50% en 13 años. La forma de vida de cada especie es abreviada de la siguiente manera: S = arbusto o arbolito del sotobosque, D = árbol del dosel. La preferencia para las laderas o el pantano es indicada por una "+" para las especies que tienen preferencias y una "-" para las que no tienen. Se ordenan las especies según la tasa del descenso de su población, empezando por la del mayor descenso.

especies	familia	forma de vida	preferencia		población	
			pantano	laderas	1982	1995
<i>Piper cordulatum</i>	Piperaceae	S	-	-	3145	394
<i>Piper aequale</i>	Piperaceae	S	-	+	220	52
<i>Piper culbranum</i>	Piperaceae	S	+	-	120	30
<i>Cestrum megalophyllum</i>	Solanaceae	S	-	+	309	81
<i>Hampea appendiculata</i>	Malvaceae	D	-	-	76	23
<i>Psychotria deflexa</i>	Rubiaceae	S	-	-	88	30
<i>Solanum hayesii</i>	Solanaceae	D	-	+	125	42
<i>Acalypha diversifolia</i>	Euphorbiaceae	S	-	-	1566	530
<i>Piper arboreum</i>	Piperaceae	S	-	+	107	38
<i>Senna darriensis</i>	Leguminosae	S	-	-	204	74
<i>Piper perlasense</i>	Piperaceae	S	-	+	110	39
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	Palmae	S	-	+	32	12
<i>Conostegia cinnamomea</i>	Melastomataceae	S	-	+	391	155
<i>Erythrina costaricana</i>	Leguminosae	S	-	+	289	140
<i>Olmedia aspera</i>	Moraceae	S	-	-	441	213
<i>Ficus tonduzii</i>	Moraceae	D	-	+	66	33
<i>Turpinia occidentalis</i>	Staphyleaceae	D	-	-	153	79
<i>Acalypha macrostachya</i>	Euphorbiaceae	S	-	-	79	42
<i>Ocotea whittei</i>	Lauraceae	D	-	+	1126	525
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	D	-	+	3426	1777

tano. La fracción total de individuos especialistas del pantano en la comunidad fue 1,6% en 1982 y 1,7% en 1995. Se sugiere que el pantano permaneció húmedo a lo largo de la sequía de 1983; de lo contrario, las especialistas del pantano habrían muerto en grandes cantidades. Las laderas, por otro lado, deben haber sufrido una sequía inusual durante 1983.

Discusión

Las especies especialistas de las laderas, tanto árboles grandes como los arbolitos y arbustos, sufrieron consistentes descensos de población. Como hipótesis, se sugiere que los descensos de población dependen de la profundidad de la raíz y la disponibilidad del agua durante las estaciones secas más fuertes (Becker & Castillo 1990, Wright 1992, Wright & van Schaik 1994). Las especies que ocurren concentradas en las zonas húmedas de la parcela tienen sistemas de raíces cortas y no llegan hasta el agua que se encuentra debajo de la planicie, pero en las laderas sí hay humedad disponible durante casi todas las estaciones secas. En sequías fuertes, como en 1983 o 1993, aún las laderas se secaron. En los últimos 25 años, varias estaciones secas han causado sequías incluso en las laderas, por lo que este grupo de especies está experimentando un serio descenso. Esta hipótesis se puede probar con información sobre la profundidad de las raíces y la distribución del agua en los suelos de la parcela.

La situación que se presenta es la de un bosque sensible a la sequía y al cambio climático. Un grupo de 33 especies amantes de la humedad está disminuyendo como consecuencia de una reducción del 14% de las lluvias y la concomitante intensificación de las estaciones secas. Una especie de este grupo está extinta en la parcela y algunas otras se extinguirán. De modo que la composición de los bosques tropicales puede ser bastante sensible a los cambios climáticos. Como lo predijo Hartshorn (1992), no es el cambio de temperatura ni la precipitación total lo que importa, sino la duración de la estación seca y la frecuencia de las estaciones secas extremas, que parecen ser la causa de los cambios notables en Barro Colorado. Actualmente se está recopilando información acerca de la biología de especies individuales para predecir cuáles podrían desaparecer de un bosque sujeto a ciertos tipos de estrés climático.

Agradecimientos

Agradezco a Renato Valencia por la oportunidad de presentar la información en el II Congreso Botánico Ecuatoriano, a Steve Hubbell y Robin Foster por sus trabajos en el establecimiento de la parcela en IBC. También, agradezco al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales en Panamá por

brindarme el apoyo logístico y financiero para los censos; a más de un centenar de trabajadores de campo de 10 países por ayudar con los censos; a Ira Rubinoff, Rolando Pérez, Suzanne Loo de Lao, y Elizabeth Losos por su constante esfuerzo para mantener la parcela y su base de datos; y a Ana Elena Valdez para la traducción del manuscrito original en inglés. El proyecto ha sido respaldado por donaciones de la Fundación Nacional de Ciencias, el Programa del Smithsonian para Estudios Eruditos, el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, la Fundación John D. y Catherine T. MacArthur, el Fondo Mundial de Vida Silvestre, el Centro de Vigilancia del Mundo para Estudios de Campo, la Fundación Geraldine R. Dodge y la Fundación Alton Jones. Este artículo es una contribución científica del Centro para la Ciencia del Bosque Tropical, respaldado por la Fundación John D. y Catherine T. MacArthur.

Literatura citada

- BECKER, P. & CASTILLO, A. 1990. Root architecture of shrubs and saplings in the understory of a tropical moist forest in lowland Panama. *Biotropica* 22: 242-249.
- BECKER, P., RABENOLD, P. E., IDOL, J. R. & SMITH, A. P. 1988. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *Journal of Tropical Ecology* 4: 173-184.
- BOTKIN, D. B. & NISBET, R. A. 1992. Projecting the effects of climate change on biological diversity in forests. Pp. 277-293 in Peters, R. L. & Lovejoy, T. E. (eds.). *Global Warming and Biological Diversity*. Yale University Press, New Haven.
- BUSH, M. B. & COLINVAUX, P. A. 1990. A pollen record of a complete glacial cycle from lowland Panama. *Journal of Vegetation Science* 1: 105-118.
- BUSH, M. B., COLINVAUX, P. A., WIEMANN, M. C., PIPERNO, D. R. & LIU, K. 1990. Late pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. *Quaternary Research* 34: 330-345.
- CONDIT, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 18-22.
- CONDIT, R. En prensa. Ecological implications of changes in drought patterns: Shifts in forest composition in Panama. *Climatic Change*.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1992. Stability and change of a neotropical moist forest over a decade. *Bioscience* 42: 822-828.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1993. Mortality and growth of a commercial hardwood, "El Cativo", *Prioria copaifera*, in Panama. *Forest Ecology and Management* 62: 107-122.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1996. Changes in a tropical forest with a shifting climate: Results from a 50 ha permanent census plot in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 12: 231-256.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. En prensa. Assessing the response of plant functional types in tropical forests to climatic change. *Journal of Vegetation Science*.
- DAVIS, M. B. 1981. Quaternary history and the stability of forest communities. Pp. 132-153 in West, D. C., Shugart, H. H. & Botkin, D. B., (eds.). *Forest Succession: Concepts and Applications*. Springer-Verlag, New York.
- DEL COURT, P. A. & DEL COURT, H. R. 1987. *Long-term Forest Dynamics of the Temperate Zone: A Case Study of Late-quaternary Forests in Eastern North America*. Springer-Verlag, New York.

- FOSTER, R. B. 1982. Famine on Barro Colorado Island. Pp. 201-212 in Leigh, E. G., Jr., Rand, A. S. & Windsor, D. M. (eds.). *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- FRANKLIN, J. F., SWANSON, F. J., HARMON, M. E., PERRY, D. A., SPIES, T. A., DALE, V. H., MCKEE, A., FERRELL, W. K., MEANS, J. E., GERGORY, S. V., LATTIN, J. D., SCHOWALTER, T. D. & LARSEN, D. 1992. Effects of global climatic change on forests in northwestern North America. Pp. 244-257 in Peters, R. L. & Lovejoy, T. E. (eds.). *Global Warming and Biological Diversity*. Yale University Press, New Haven.
- HARMS, K. 1996. *The Maintenance of Diversity in a Neotropical Tree Community of Panama*. Ph.D. dissertation. Princeton University, Princeton, NJ.
- HARTSHORN, G. S. 1992. Possible effects of global warming on the biological diversity in tropical forests. Pp. 137-146 in Peters, R. L. & Lovejoy, T. E. (eds.). *Global Warming and Biological Diversity*. Yale University Press, New Haven.
- HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. Pp. 25-41 in Sutton, S. L., Whitmore, T. C. & Chadwick, A. C. (eds.). *Tropical Rain Forest, Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1986a. Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation. Pp. 205-231 in Soulé, M. (ed.). *Conservation Biology, The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1986b. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Pp. 314-329 in Diamond, J. & Case, T. J. (eds.). *Community Ecology*. Harper and Row, New York.
- HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. Pp. 522-541 in Gentry, A. H. (ed.). *Four Neotropical Rain Forests*. Yale University Press, New Haven.
- HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1992. Short-term population dynamics of a neotropical forest: Why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos* 63: 48-61.
- LEIGH, E. G., JR., WINDSOR, D. M., RAND, S. A. & FOSTER, R. B. 1990. The impact of the "El Niño" drought of 1982-1983 on a Panamanian semideciduous forest. Pp. 473-486 in Glynn, P. W. (ed.). *Global Ecological Consequences of the 1982-1983 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier Press, Amsterdam.
- MANOKARAN, N., LAFRANKIE, J. V., KOCHUMMEN, K. M., QUAH, E. S., KLAHN, J., ASHTON, P. S. & HUBBELL, S. P. 1992. *Stand Table and Distribution of Species in the 50-ha Research Plot at Pasoh Forest Reserve*. Forest Research Institute of Malaysia, Research Data No. 1. Kepong, Malaysia.
- OVERPECK, J. T., RIND, D. & GOLDBERG, R. 1990. Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature* 343: 51-53.
- SHUGART, H. H. & SMITH, T. M. 1992. Using computer models to project ecosystem response, habitat change, and wildlife diversity. Pp. 147-157 in Peters, R. L. & Lovejoy, T. E. (eds.). *Global Warming and Biological Diversity*. Yale University Press, New Haven.
- SOLOMON, A. M. 1986. Transient response of forests to CO₂-induced climate change: Simulation modeling experiments in eastern North America. *Oecologia* 68: 567-579.
- SUKUMAR, R., DATTARAJA, H. S., SURESH, H. S., RADHAKRISHNAN, J., VASUDEVA, R., NIRMALA, S. & JOSHI, N. V. 1992. Long-term monitoring of vegetation in a tropical deciduous forest in Mudumalai, southern India. *Current Science* 62: 608-616.
- SUKUMAR, R., RAMESH, R., PANT, R. K. & RAJAGOPALAN, G. 1993. A $\delta^{13}C$ record of late Quaternary climate change from tropical peats in southern India. *Nature* 364: 703-706.

- URBAN, D. L., HARMON, M. E. & HALPERN, C. B. 1993. Potential response of Pacific north-western forests to climatic change, effects of stand and initial composition. *Climatic Change* 23: 247-266.
- WINDSOR, D. M. 1990. Climate and moisture variability in a tropical forest: Long-term records from Barro Colorado Island, Panamá. *Smithsonian Contribution to the Earth Sciences*, no. 29. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- WRIGHT, S. J. 1992. Seasonal drought, soil fertility and the species diversity of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 260-263.
- WRIGHT, S. J. & VAN SCHAIK, C. P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* 143: 192-199.
- ZIMMERMAN, J. K., EVERHAM, E. M., III, WAIDE, R. B., LODGE, D. J., TAYLOR, C. M. & BROKAW, N. V. L. 1994. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: Implications for tropical tree life histories. *Journal of Ecology* 82: 911-922.