

Indices Estructurales en Poblaciones de *Eryngium paniculatum*. III. Diversidad de Especies.

SALVADOR CHAILA y EDMUNDO A. CERRIZUELA¹

Abstract. The present work, study and compare several situations where *E. paniculatum* in growing and the species diversity which accompanying when this weed occupies various niches. At the same time are studied areas which haven't the above mentioned species determining Diversity Index Through a proposal of change the calculation formula before used. In order to make this experience and the index calculations, it were taking three extended areas of Tucumán Province, during 1992 and 1993. a) Area with net predominance of *E. paniculatum*. b) Area with a little predominance of *E. paniculatum*. c) Area with natural communities without *E. paniculatum*. The species under consideration has formed in latest years populations of high density and there are gradients of diversity in the Tucumán territory in a close relationship with water availability and organic matter of soils. **Nomenclature:** *Eryngium paniculatum* ERXPC; *Digitaria sanguinalis* DIGSA; *Sorghum halepense* SORHA; *Wedelia glauca* WEDGL; *Convolvulus arvensis* CONAR; *Solanum nigrum* SOLNI; *Panicum maximum* PANMA; *Digitaria insularis* DIGIN; *Paspalum urvillei* PASUR; *Schizachyrium microstachyum* SZYMC.

Additional index words. Speciation, dispersal, variability, diversity, number of individuals, number of species, regional distribution, local abundance, distribution, plant speciation, population structure, structural index.

INTRODUCCION

El índice de diversidad o índice de la variedad de especies se basa en el concepto de que el gran número de especies escasas es el que condiciona la diversidad de las especies de los grupos tróficos y de las comunidades (28). Por ello se expresa como la razón entre el número de especies y los valores de importancia tales como el número, la biomasa, la productividad, etc.

La diversidad es una expresión de la estructura que resulta de las formas de interacción entre elementos de un sistema (19). Para Scheiner (1994) existen cuatro hipótesis que explican el enriquecimiento de especies de un área y se deben al no equilibrio, al alto índice de área foliar, a los ciclos térmicos anuales y al límite climático de las especies.

La diversidad de las especies es directamente proporcional a la estabilidad del sistema (6).

Al hablar de ese gran número de especies en menor proporción como causantes de la diversidad estamos haciendo referencia a cierta riqueza de especies menores por lo que este índice ha recibido también el nombre de índice de riqueza (14).

El gran número de las especies raras es el que condiciona la diversidad de las especies y de las comunidades enteras porque en una comunidad un porcentaje pequeño es el abundante y un porcentaje grande es el raro que tiene pequeños valores de importancia (9) (23).

Scheiner (1992) dice que el mosaico de diversidad de especies es relativamente insensible al número de sitios muestreados, al número de especies muestreadas y a la intensidad del muestreo de especies raras.

La diversidad tiende a aumentar cuando baja la razón de Schrodinger o renovación ecológica expresada por R/B (razón de la conservación antitérmica a la biomasa) (23) (19) (5).

¹Facultad de Agronomía y Zootecnia. Universidad Nacional de Tucumán. - Avda. Roca 1900 - C.P. 4000 - San Miguel de Tucumán - República Argentina.

Brown (1984), Gaston (1990) y Novotný (1991) desarrollan la hipótesis que atribuye la forma de la población y la relación abundancia/distribución, al hábitat que distingue a la comunidad. Scheiner (1994) dice que la alta riqueza de especies esta asociada con una alta productividad y como el mayor índice de área foliar se relaciona con una mayor productividad, se puede predecir que las regiones de alto índice de área foliar pueden tener gran riqueza de especies.

Muchas de las teorías que intentan explicar el origen evolutivo de la riqueza de especies han acentuado la importancia de la edad y la estabilidad de los bosques tropicales (31). Según estos modelos, la diversidad se debe al ambiente antiguo y benigno que deja que la desviación genética proceda casualmente para crear nuevas formas (10)(32) o por la separación de nichos ecológicos que llega a ser más y más fina (3).

No es fácil explicar cómo la gran diversidad de especies puede mantenerse dentro de las comunidades y en especial cuando se habla de malezas. Algunos autores explican la gran diversidad de especies por la separación de nichos ecológicos (29) (3) por el contenido de nutrientes del suelo (31), la especialización a cierto hábitat (13), la mortalidad dependiente de la densidad (15), por el gran disturbio intermedio (7), el efecto demasa (27), y también debido a fenómenos estocásticos e históricos (10) (17).

Pero ninguno de los factores puede explicarlo totalmente ni aplicarse a todas las comunidades (24) por eso a la diversidad total hay que entenderla como un resultado de muchos factores diferentes (8) (17) (26). Cada sitio presenta una combinación única de especies y condiciones físicas e históricas (1) (21) (16) (9).

El objetivo del presente trabajo es crear un índice estudiando diversas áreas de la provincia de Tucumán, Argentina, donde crece *E. paniculatum* y donde no lo hace, que permita establecer la diversidad o riqueza de especies de una forma en la cual la estructura de una población esté referida en un contexto de volumen y de superficie.

Se pretende con la propuesta de una nueva fórmula de cálculo para el índice de diversidad, encontrar un índice común que relacione componentes no complejos que caracterizan a la muestra de una población y la relacionan con operaciones aritméticas simples.

Este índice puede ser fácilmente calculado y empleado por agrónomos y biólogos que estudian a las malezas.

MATERIALES Y METODOS

Se trabaja durante 1992-1993 analizando diferentes comunidades de malezas situadas en tres grandes áreas de la Provincia de Tucumán, Argentina:

a) Áreas de Reservas de *Eryngium*, en el Centro Oeste con predominio neto de *E. paniculatum*, donde las localidades son los tratamientos: T1.- Manantial-Quinta Abandonada; T2.- García Fernández-Cruce con autopista; T3. Famaillá- 1 Km. del cruce de rutas; T4.- Horco Molle-La Olla; T5. Horco Molle-Entrada al Parque Biológico; T6 Monteros-Empalme camino a Simoca; T7 El Ceibal-Lules.

b) Región Sud-Este con leve infestación de *E. paniculatum*: los tratamientos son las diferentes muestras tomadas con sus correspondientes tres repeticiones para cada una de las localidades de Santa Rosa de leales al Sud.

c) Región Noroeste con comunidades naturales sin presencia de *Eryngium*: se muestrean las siguientes localidades: 1.- Puestos de Uncos; 2. El Tajamar; 3.- La Ramada de Abajo; 4.- El Naranjo. En todas las localidades se toman muestras de 1m² con tres repeticiones y siempre en números enteros.

La ausencia de una especie no se computa como cero.

Se emplean las siguientes expresiones para el cálculo del índice de diversidad:

$$1.- d_1 = \frac{S-1}{\log N} \quad (\text{Odum, 1972})(\text{Margalef, 1986}) \quad (\text{Odum, 1972})(\text{Margalef, 1986})$$

$$2.- d_2 = \frac{S}{\sqrt{N}} \quad (\text{Odum, 1972}) \quad (\text{Odum, 1972})$$

S: Número total de especies N: Número total de individuos

3. Se emplea el índice de diversidad total de Shannon (1963) (Odum, 1972)

$$\bar{H} = \sum \left(\frac{ni}{N} \right) \cdot \log \left(\frac{ni}{N} \right)$$

ni: valor de importancia para cada especie N: total de valores

4.- Se propone la siguiente expresión para el cálculo de la diversidad

$$d_{ch} = \frac{n}{\sqrt{nt+1}}$$

n: número de especies presentes nt: número total de individuos

5.- Se propone la fórmula siguiente que expresa diversidad total y uniformidad

$$d_{rch} = \frac{n}{\sqrt{nt+1}} \cdot \log \left(\frac{nt}{np} \right)$$

nt: número total de individuos np: individuos predominantes

Se comparan los diferentes índices y se hace una variación a la propuesta de acuerdo a las repeticiones que se realicen al tomar las muestras:

Para una repetición: $d_{ch} = \frac{n}{\sqrt{nt+1}}$

Para dos repeticiones: $d_{ch} = \frac{n}{\sqrt{nt+2}}$

Para tres repeticiones: $d_{ch} = \frac{n}{\sqrt{nt+3}}$

RESULTADOS Y DISCUSION

Margalef (1986) dice que puede servir de índice de diversidad cualquier función monótona que tenga un valor mínimo cuando todos los elementos pertenecientes a la misma clase (todos los individuos de una misma especie) y un máximo cuando cada elemento perteneciente a una clase distinta, y que, además, recibe ciertas condiciones como son: ser poco sensibles a la extensión de la muestra y ser invariante a cierto número de operaciones de selección realizadas en las muestras.

Odum (1972) y Margalef (1986) mencionan a Shannon, Buillouin, Boltzman, Stirling, Lie y Monk, como creadores de fórmulas semejantes que expresan diversidad con fórmulas en algunas cosas pedidas a la teoría de la información donde la unidad de información (bit) es perfectamente intuitiva como expresión de diversidad, tiene sentido ecológico porque la medida del grado de la incertidumbre de la especie es una información o medida de la organización del ecosistema.

La misma técnica de laboreo sobre cultivo lleva a un incremento notable de la diversidad de las malezas en un momento dado, ésta disminuirá si se incrementan las prácticas de control o erradicación circunscritas

biéndolas a las resistentes a las técnicas empleadas. El hombre con sus diversas metodologías de control de malezas tiende a reducir la diversidad.

En el cuadro Nro. 1 podemos analizar el comportamiento de la especies en el Reserva 1. *Eryngium* no existía distribuido en toda la Finca Experimental El Manantial. Existía en forma esporádica en 1975 como lo demuestran las colecciones efectuadas en esa época (2) pero no se había establecido en la Quinta Vieja. Cuando esta última es abandonada, comienza a difundirse por las operaciones mecánicas de cultivo para siembra de maíz ó arveja, poco a poco comienza a adoptar nichos amplios de acuerdo a cambios en su comportamiento, su fisiología y disponibilidades de humedad en el suelo de alto contenido de materia orgánica. Llegó la especie a producir una población de gran tamaño en aproximadamente 40 ha, por las variaciones de manejo aparecían esporádicamente especies primitivas del banco (*Sorghum halepense*, *Wedelia glauca*, *Sida rhombifolia*, *Schizachyrium microstachyum*, *Digitaria sanguinalis*, *Digitaria insularis*, *Cynodon dactylon*, *Ageratum conyzoides*, *Convolvulus*, *Eupatorium*, etc.) que luchaban por reencontrar su habitat. Este procedimiento es la estrategia seguida por las especies de la reservas del Centro-Oeste de Tucumán (R2 a R7).

Al comienzo el comportamiento de *E. paniculatum* demostró un aumento de diversidad dentro del habitat para cambiar por una aumento de diversidad entre habitats cuando aparecen por competir por territorio otras especies. Cuando la especiación continúe (proceso actual en esta reserva) llegará el momento en que no se pueden compatir los habitats y estos se harán un conjunto de habitats cada vez más pequeños.

La diversidad dentro del habitat permanecerá aproximadamente constante siempre pero la diversidad en toda la Quinta Vieja y demás reservas del Centro- Oeste, seguirá aumentando siempre limitado el proceso por la tasa de mortalidad y en especial los procedimientos naturales y el hombre que se encargan de cambiar la tasa de extinción de las especies.

En el mismo cuadro Nro.1 se obtiene un promedio de diversidad para las áreas con predominio de *Eryngium* de $d_{ch} = 0,806$ que está dado por una sumatoria media de individuos de $\Sigma = 27,28$ y una sumatoria media de especies de $\Sigma = 5$ y una diversidad total media de $d_{tch} = 0,116$.

En el cuadro Nro.2 se analiza la diversidad de la región con leve infestación de *Eryngium* encontrándose los valores para el índice propuesto de: $d_{ch} = 0,956$ y una diversidad total promedio de $d_{tch} = 0,432$. La sumatoria media de individuos $\Sigma = 17$ y la sumatoria media de las especies para los cinco tratamientos es de $\Sigma = 4,8$.

En el cuadro Nro.3 observamos el comportamiento de individuos y especies en el análisis estructural de la diversidad para la región sin presencia de *Eryngium* con cuatro tratamientos (cuatro localidades) y una presencia global de 11 especies diferentes. La media de la sumatoria de individuos es $\Sigma = 22,75$ y la media de la sumatoria de especies es de $\Sigma = 7,25$. Se encontró un $d_{ch} = 1,200$ y un $d_{tch} = 0,533$ según la expresión de cálculo propuesta.

En el cuadro Nro.4 se confecciona una tabla teórica preparada con los valores obtenidos hasta el presente en las tres situaciones analizadas para un valor promedio de individuos por metro cuadrado de 100 ind. nt/m² considerado alto; el número de especies por metro cuadrado es de 25 para los valores altos, de 15 para los valores medios y de 10 para los valores bajos . En la columna de diversidad total (d_{tch}) están los índices para las diversidades alta, media y baja.

Los índices de diversidad propuestos para ser empleados en estudios sobre malezas tratan de normalizar y simplificar la obtención de los mismos con un cálculo sencillo y útil. No nos olvidamos que los diferentes índices que se crearon a la fecha se basan en relaciones de diversa índole: geométrica, lognormal, logarítmica, controlada por nicho al azar y referidas en términos de la teoría de la informática.

Autores como Fisher, Corbet, Williams (1943) establecieron un índice de la diversidad para expresar la variedad de especies de una biocenosis de la siguiente manera:

$$S = \alpha \log (1 + \frac{N}{\alpha})$$

S: número de especies

N: número de individuos

: índice de diversidad por tablas

Los autores mencionados proponen una distribución estadísticamente fina que postula que los valores medios de las densidades de las distintas especies siguen una función de tipo gamma. El índice «á» fue muy usado en trabajos básicos de ecología.

Las variaciones que pueden deducirse de la fórmula expresada más arriba son:

$$S = \alpha L \left(\frac{\alpha + N}{\alpha} \right) \qquad S = \alpha [L (\alpha + N) - L\alpha]$$

Al relacionar el número de especies con el logaritmo del número de especies se obtiene una línea recta. Si se transforma L en el logaritmo tenemos:

$$S = \alpha \left[\frac{\log (\alpha + N)}{0,4343} - \frac{\log \alpha}{0,4343} \right]$$

Conociendo los valores de S (número de especies) y N (número de individuos, el valor de «α» (índice de diversidad) se calcula por igualdad de la ecuación.

Southwood (1971) propone utilizar a su vez una fórmula que es mencionada por Margalef (1986) que establece que:

$$\alpha = \frac{S - 1}{L N}$$

$$\alpha = \frac{0,4343 (S - 1)}{\log N}$$

Lewis Taylor (1967) menciona un gráfico que fue creado por Williams (1944) para calcular el índice mediante un proceso por el cual se procura la intersección de los ejes donde confluyen N (ordenada) y S (abscisa) y se lee el valor de «á», además indica el porcentaje respectivo con sus límites en los intervalos de confianza diferentes.

Las pendientes de las rectas para d₁, d₂, d_{ch} (propuesto), H y d_{tch} (propuesto) son similares pero los valores de d_{ch} y d_{tch} son inferiores al resto, estableciendo que para los estudios de malezas los índices de diversidad y diversidad total deben tener valores pequeños de acuerdo a la cantidad de individuos por muestreo de acuerdo al Cuadro Nro.4.

Se cree que hacen falta más muestreos y sobre todo analizar la relación existente entre poblaciones y comunidades naturales con los cultivos para poder establecer tablas y gráficos como los que mencionan Lewis y Taylor (1967) pero es posible y no se descarta la posibilidad en cuanto se tengan los elementos de comparación necesarios.

El ambiente físico y biótico se caracteriza por presentar distintos grados de heterogeneidad, espacial y temporal; cualquiera sea el parámetro que elijamos para caracterizar una determinada situación (densidad de una especie, número total de especies, intensidad de la competencia entre ellas, parámetro de clima o del suelo, etc), observaremos inmediatamente que, ya nos desplacemos en el tiempo o el espacio, podremos detectar fluctuaciones alrededor de un valor medio, que a su vez se desplaza en cíclica o direccional. (1).

Una diversidad alta significa cadenas de alimentos largas, más simbiosis y mayor posibilidad de control de retroalimentación negativa. Esto ocurre casi siempre en comunidades antiguas porque en ella siempre la diversidad es alta. las comunidades que recién se establecen poseen diversidad baja. Las prácticas culturales y el monocultivo tienden a reducir la diversidad.

Dajoz (1974) dice que el índice de diversidad cumple con el principio biocenótico de Thienemann que se enuncia así: «Cuando las condiciones del medio son favorables se encuentran muchas especies y cada una de ellas está representada por un pequeño número de individuos. Cuando las condiciones son desfavorables no se encuentran más que unas pocas especies, pero cada una de ellas está representada por una enorme cantidad de individuos. En este caso el índice de diversidad es pequeño mientras que en el primero es grande».

La poca diversidad, es decir, la pobreza de especies está relacionada a características vinculadas a la asociación de especies de malezas con un cultivo determinado (caña, soja, maíz, etc.), las malezas poseen condiciones similares al cultivo que infectan y por lo tanto son problemáticas para ser controladas y eso permite la supervivencia de especies asociadas con el cultivo (crecen, florecen, fructifican y maduran dentro y con el cultivo que les permite sobrevivir).

Existen gradientes de diversidad en el territorio de Tucumán, siendo el pedemonte y los faldeos montañosos de la selva basal donde mayor número de especies de malezas se encuentran tanto en cultivos como en áreas naturales, disminuyendo hacia el Este. Esto se explica por la presencia de mayor precipitación y buen contenido de materia orgánica de sus suelos. En las zonas de los valles (al Oeste tras la montaña), el gradiente disminuye en forma más acelerada que hacia el Este.

En un sistema de máxima estabilidad ante impactos del clima y del hombre, donde la relación entre biomasa por unidad de área y flujo de energía radiante es máxima, las modificaciones en la estructura de la población son mínimas (1) (22).

CUADRO Nro.1: AREAS CON PREDOMINIO DE *Eryngium*

	ERXPC	E1	E2	E3	E4	Σ	Σ _e	d ₁	d ₂	Propuesto d _{ca}	H	Propuesto d _{ca}
1	18	2	1	2	1	24	5	2,898	1,022	0,848	0,271	0,105
2	25	1	1	3	1	31	5	2,682	0,899	0,762	0,219	0,07
3	20	2	2	1	2	27	5	2,795	0,963	0,807	0,345	0,104
4	15	3	2	1	1	22	5	2,98	1,066	0,878	0,324	0,145
5	16	4	3	4	1	28	5	2,764	0,945	0,794	0,481	0,102
6	23	3	2	1	2	31	5	2,682	0,899	0,762	0,345	0,098
7	21	1	2	1	3	28	5	2,764	0,945	0,794	0,277	0,098

1.- El Masabal 2.- García Fernández 3.- Famalila 4.- La Olla - Horco Molle 5.- Horco Molle - Escuela 6.- Monteros 7.- El Cebal

$d_{ca}=0,806$

$d_{ca}=0,11$

E1: DIGSA / E2: SORHA / E3: WEDGL. CONAR; SOLNI / E4: Camalotes varios: PANMA, DIGIN; PASUR y SZYMC

CUADRO Nro.2: REGION CON LEVE INFESTACION DE *E. paniculatum* (Santa Rosa de Leales)

	ERXPC	E1	E2	E3	E4	E5	Σ _{at}	Σ _e	d ₁	d ₂	Propuesto d _{ca}	H	Propuesto d _{ca}
1	6	3	5	7		3	24	5	2,89	1,022	0,848	0,671	0,453
2	10	1	4	6	2		23	5	2,94	1,043	0,863	0,53	0,311
3	2		6			4	12	3	1,86	0,867	0,672	0,436	0,202
4	2	3	2	4	2	3	16	6	4,16	1,5	1,2	0,756	0,722
5	2	1	4	2	1		10	5	4	1,582	1,201	0,437	0,476

E1: SOLNI - E2: SORHA - E3: CYNDA - E4: CYPRO - E5: WEDGL

$d_{ca}=0,956$

$d_{ca}=0,432$

CUADRO Nro.3: REGION NOROESTE SIN PRESENCIA DE *Eryngium*

	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	E10	E11	Σi	Σe	d1	d2	prop. dch	H	prop. dtch
1	12		3	6	2	1	1					25	6	3,597	1,200	1,000	0,401	0,318
2	9	1	6	2		4		2	2	3		29	8	4,794	1,486	1,253	0,727	0,636
3	10			3	3	2		1		1		20	6	3,846	1,342	1,095	0,496	0,329
4		3	2	7	4	2		4	3	1	1	27	9	5,594	1,734	1,453	0,771	0,850

E1: *Tithonia tubaeformis* - E2: *Ipomoea purpurea* - E3: *Cyperus rotundus* - E4: *Cynodon dactylon* - E5: *Sorghum halapense* - E6: *Digitaria sanguinalis* - E7: *Malvastrum coromandelianum* - E8: *Amaranthus hybridus* - E9: *Wedelia glauca* - E10: *Nicandra physaloides* - E11: *Chenopodium album*

$dch=1,200$ $dtch=0,533$

1.- Puestos Los Juncos 2.- El Tajamar 3.- Ramada de Abajo 4.- El Nararajo

CUADRO Nro. 4: DIFERENTES RANGOS DE DIVERSIDAD

Denominación de la diversidad	Individuos/m ²	Especies/m ²	d _{ca}	d _{ca}
ALTA	100	25	1,750 - 2,850	1,250 - 1,800
MEDIA	100	15	1,200 - 1,750	0,850 - 1,250
BAJA	100	10	0 - 1,200	0 - 0,850

CONCLUSIONES

Generales:

- a) Las comunidades y poblaciones de especies de malezas, tanto en habitats naturales como en agroecosistemas son siempre de baja densidad.
- b) En las malezas encontramos «diversidad entre habitats» que hace menos aisladas especialmente a las especies y poblaciones tienden a ser más pequeñas y también existe la tendencia a eliminar la competencia.
- c) Dentro del habitat las malezas no tienen gran diversidad porque se produce una saturación de especies-nichos.
- d) Las necesidades de ciertas especies, como ser *Eryngium* al Este de la Provincia, hace que éstas pasen a otros habitat creando nuevos nichos (nichos extensos) logrando un aumento de la diversidad en los nuevos habitats.
- e) Las malezas tienen mayor cantidad de nichos que el número de especies existentes en una situación dada.
- f) La gran diversidad de especies de malezas se explica por invasión. Cuando las especies de una población están en equilibrio, su potencial de infestación les permite invadir regiones amplias y desplazar a las especies oportunistas.
- g) Los valores bajos de diversidad total propuesto (d_{tch}) indican valores altos de predominio ya que son inversamente proporcionales.

Particulares:

- a) Índice de diversidad (d_{tch}). Las áreas estudiadas con predominio de *E. paniculatum* (7 reservas) tienen un índice de diversidad (d_{tch}) que va de 0,762 a 0,878 y son de BAJA DIVERSIDAD, al igual que las áreas con leve infestación de *E. paniculatum* con un d_{tch} de 0,672 a 1,201.
- b) Diversidad total (d_{tch}). La diversidad total es baja con índices inferiores a 0,850 (Áreas sin presencia de *Eryngium*). En las áreas de leve y gran predominio de la especie estudiada existen valores de d_{tch} que van de 0,070 a 0,722. Los índices de diversidad total media son de 0,116 y 0,432 para las áreas de gran y leve infestación con *E. paniculatum*.

AGRADECIMIENTOS

A los señores Marcelo Pasteris y Rafael Escobar por los muestreos efectuados para las diferentes áreas.

BIBLIOGRAFIA

1. Ares, J.O. 1971. Algunos criterios para el análisis de la estructura de la comunidad vegetal. Ciencia e Investigación. 27: 126-132.
2. Arévalo, R.A. 1975. Especies de malezas de la caña de azúcar de la República Argentina. Rev. Agron. N.O. Argentino. XII (1-2): 95-105.
3. Ashton, P.S. 1969. Speciation among tropical forest tree: Some deduction in the light of recent evidence. Biol J.Linn. Soc. 1:155-196.
4. Brow, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. Am. Nat. 124: 255-279.
5. Colinvaux, P. 1986. Introducción a la Ecología. Limusa, México, 679p.
6. Comins, H.N. et al. 1985. Dispersal, variability and transient niches: species coexistence in a uniformly variable environment. American Naturalist 126: 706-723.
7. Connell, J.H. 1979. Intermediate disturbance hypothesis. Science 204: 1344-1303.
8. Dajoz, R. 1974. Tratado de Ecología; Mundi Prensa, Madrid, 478 p.
8. Diamond, J. 1988. Factor controlling species diversity: overview and synthesis: Amer. Mo. Bot. Gard. 75: 117-129.

9. Ehrlich, P.R. 1991. Population Diversity and the future of ecosystem. *Science* 254: 175.
10. Federov, A.A. 1996. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropic. *J. Ecol.* 54: 1-11.
11. Fisher, R.A. et al. 1943. The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample of an animal population. *J. An. Ecology* 12: 42-58.
12. Gaston, J.J. et al. 1990. Effect of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *OIKOS*. 58: 329-335.
13. Gentry, A.H. 1992. Tropical forest diversity: distributional patterns and their conservational significance. *OIKOS* 63: 19-28.
14. Glazier, D.S. 1986. Temporal variability of abundance and the distribution of species. *OIKOS* 47: 309-314.
15. Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Amer. Natur.* 113: 81-101.
16. Kohyama, T. 1994. Size-Structure-Based models of forest dynamics to interpret population and community level mechanism. *J. Plant. Res.* 107: 107-116.
17. Kratz, T.K. 1991. The influence of landscape position on temporal variability in four North American ecosystems. *The American naturalist* 138(2): 355-378.
18. Lewis, T. et al. 1967. Introduction to experimental ecology. Academic Press. N.Y. 401 p. cit. por.
19. Margalef, R. 1986. *Ecología*. Omega. Barcelona. 951p.
20. Mc Naughton, S.J. et al. 1970. Dominance and the niche in ecological system. *Science* 167. 131-139.
21. Novotny, V. 1991. Effect of habitat persistence on the relation ship between geographic distribution and local abundance. *OIKOS* 61(3): 431-433.
22. Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164-262.
23. Odum, E.P. 1972. *Ecología*. Interamericana. México. 639 p.
24. Roukolainen, K. et al. 1993. La vegetación de terrenos no inundables (tierra firme) en la selva baja de la Amazonia Peruana. En Kalliola, R. et al. 1993. Amazonia Peruana, vegetación húmeda tropical en el llano subandino. *PAUT Y ONERN*. Finlandia pp 139-153.
25. Scheiner, S.M. 1992. Measuring pattern diversity. *Ecology*. 73(5): 1860-1867.
26. Scheiner, S.M. et al. 1994. Species enrichment in a transitional landscape, northern lower Michigan. *CAN. J. BOT.* 72: 217-226.
27. Shmida, A. et al. 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.* 12: 1.-20.
28. Silveira Neto, S. et al. 1976. *Manual de Ecología dos insetos*. CERES E.S.A.L.Q. Piracicaba. Brasil. 419p.
29. Snow, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting season in tropical forest. *OIKOS*, 15(2): 274-281.
30. Southwood, T.R.E. 1971. *Ecological, methods*. Chapman and Halli Ltd. 391 p. cit por Silveira Neto, S. et al, 1976. *manual de ecología dos insetos*. CERES. Brasil. 419 p.
31. Tilman, G.D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton Univ. Press. New Jersey
32. Kalliola, R. et al 1993. Amazonia Peruana. *Vegetación húmeda tropical en el llano subandino*. Univ. Turku. Finlandia p. 265.
32. Van Steenis, C.G.G. 1969. Plant speciation in Malasia with special reference to the theory of non adapttive saltatory evolution. *Biol. J.Linn. Soc.* 1: 97-133.
33. Williams, C.B. 1944. Some applications of the logarithmics series an the index of diversity to ecological problems. *J. Ecology*. 32: 1-44.