

PEREZ – ARBELAEZIA

Volumen 3 No. 9 Octubre 1991



JARDIN BOTANICO
"JOSE CELESTINO MUTIS"

JARDIN BOTANICO
"JOSE CELESTINO MUTIS"
PEREZ - ARBELAEZIA

Santafé de Bogotá, D.C. Colombia	Volumen 3, No. 9; pp. 1-102 Octubre 1991	ISSN 0120-7717
-------------------------------------	---	-------------------

Director de la Revista
Luis Eduardo Mora Osejo

Comité Editorial
Luis Eduardo Mora Osejo
César Escallón
Edgar Linares
Roberto Sánchez
Vilma Jaimes

PEREZ ARBELAEZIA

Es una publicación semestral del Jardín Botánico "José Celestino Mutis" dedicada a la memoria de su fundador, Doctor Enrique Pérez Arbeláez (1896-1972), quien consagró su vida a institucionalizar la tradición científica de Colombia y a fomentar la investigación, divulgación y defensa de nuestros recursos naturales.

Portada: *Mutisia clematis* L., emblema del Jardín Botánico "José Celestino Mutis".

La reproducción total o parcial de un artículo debe citar la fuente.

Corresponde a los autores la total responsabilidad de las ideas, tesis y conceptos emitidos en sus respectivos artículos.

No se devuelve la colaboración espontánea ni se mantiene correspondencia sobre ella.

Para suscripciones y solicitudes de números atrasados, escribir a: Sección de Canje y Suscripción, Revista PEREZ-ARBELAEZIA, Biblioteca, Jardín Botánico "José Celestino Mutis", Apartado Aéreo 59887, Santafé de Bogotá, Colombia.

Registro en el Ministerio de Gobierno, 7 de mayo de 1986, Resolución No. 001440
Tarifa Postal Reducida, Permiso No. 594 de 1986 de Adpostal.

CONTENIDO

Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate (Cundinamarca, Colombia).	3
<i>Vilma Jaimes Sánchez & David Rivera Ospina.</i>	
Sobre el género <i>Cornus</i> (Cornaceae) en Colombia.	37
<i>José Luis Fernández A., Gustavo Lozano Contreras et al.</i>	
Rendimiento de <i>Cordia alliodora</i> (Ruíz & Pavón) Oken por acción de cinco hongos MVA.	43
<i>Luis Martín Caballero R. & Rocío del Pilar Cortés B.</i>	
Estrategias reproductivas de las Loranthaceae en el bosque subandino.	55
<i>Jeaneth Sánchez M. & Eduardo Barrera T.</i>	
Observaciones fitoecológicas en el Darién colombiano II, aspectos fenológicos.	67
<i>Silvio Zuluaga Ramírez.</i>	
Perifiton de la Laguna de Chingaza (Parque Nacional Natural Chingaza).	81
<i>Luz Stella González González & John Charles Donato Rondón.</i>	

OBSERVACIONES FITOECOLOGICAS EN EL DARIEN COLOMBIANO II. ASPECTOS FENOLOGICOS

Silvio Zuluaga Ramírez¹

Zuluaga Ramírez, Silvio. 1991. Observaciones fitoecológicas en el Darién Colombiano II. Aspectos fenológicos. PEREZ-ARBELAEZIA 3 (9): 67-79
ISSN 0120-7717.

RESUMEN

En el Parque Nacional Natural Los Katios se registró el comportamiento fenológico de 18 especies y la caída de hojarasca en la asociación de *Cavanillesia platanifolia* en el periodo de un año. Existen dos estrategias fenológicas básicas: una de continua asimilación y desarrollo y otra de relativa inactividad para el periodo seco; los esfuerzos reproductivos presentan tres tipos de periodicidad a saber: transitorios, periódicos y euperiódicos. Ambas estrategias ofrecen una red compleja de fenofases dentro del ritmo de la comunidad. La caída de hojarasca produce un cambio fisiognómico notorio en la vegetación con una caída abundante de 8.6 ton/ha/año.

ABSTRACT

At the "Katios" National Park was carried out a phenological study of 18 secondary species and the litter fall of the *Cavanillesia platanifolia* association for one year. There are two basic phenological strategies: one of a continuous assimilation and development and other of inactivity for the dry period; the reproductive efforts have the following three distinct periodicity types: transitory, periodical and euperiodical. The above mentioned strategies are noted for a complex net of phenophases which in turn, determines the general community rhythm. The litter fall implies remarkable physiognomical change and produces an accumulation of 8.6 ton/ha/year.

INTRODUCCION

El estudio del comportamiento fenológico de especies de la selva tropical húmeda y de la fenología en nuestro medio se encuentra en una fase precaria de desarrollo, tal estudio contribuirá a generar respuestas básicas a interrogantes sobre las complejas interacciones de los componentes estructurales y funcionales de las comunidades bióticas del trópico húmedo.

1. Departamento de Biología, Universidad Nacional, apartado Aéreo 23227, Santafé de Bogotá, Colombia.

Las biocenosis de la selva tropical caracterizadas por su alta diversidad y formas de vida, representan en grado óptimo el laboratorio donde se pueden experimentar las manifestaciones de ritmos, ciclos y demás expresiones de interés adaptativos; la falta de información, requerida para un nivel funcional de base, no permitirá un adecuado manejo del uso de la tierra en los trópicos; los procesos productivos hacen necesario un esquema preliminar de las estrategias adaptativas de sus principales formas de vida.

Las pulsaciones o el desarrollo de las fenofases de la selva trópic, son fácilmente apreciables a simple vista en los rasgos fisionómicos de su conjunto cuando existen en el área temporadas marcadas por el ciclo hídrico; características que enmarcaron la presente contribución, sobre la fenología de algunas especies secundarias de fácil seguimiento en un tramo de selva tropical del Darién colombiano. El trabajo complementa el estudio de las comunidades vegetales del Parque Nal. Nat. "Los Katios" (ZULUAGA, 1988), con tal fin, se observó el ritmo y estrategias fenológicas más sobresalientes.

El área de observación en Sautatá, Parque "Los Katios", recibe anualmente la influencia de los vientos alisios del noreste, los que se manifiestan con un ritmo de periodicidad climática más o menos acentuada.

La periodicidad de los elementos de la selva tropical en áreas con composición florística similar al Parque "Los Katios" ya se ha considerado en trabajos previos (FOURNIER, 1966, JANZEN, 1967 y CROAT, 1969, 1975); el área estudiada más cercana a la zona de estudio es la isla de Barro Colorado donde se presenta una selva tropical de características similares a las de Sautatá, Parque "Los Katios" con tres meses consecutivos de bajas precipitaciones.

Otros estudios se realizaron en Costa Rica en selvas tropicales con temporadas secas y húmedas mucho más acentuadas (DAUBENMIRE, 1972; FRANKIE et al., 1974, 1980).

MATERIALES Y METODOS

Las características del área de muestreo se consignan en ZULUAGA (1988); en el estudio se incluyeron 18 especies secundarias arborescentes. La metodología empleada fue la recomendada por SCHNELLE (1955), el tamaño de la muestra fue de 5 individuos para cada especie. Las observaciones se anotaron quincenalmente en el período de enero de 1983 a enero 1984, en cada individuo se registró el estado de floración, fructificación, caída foliar y brotación del follaje.

Con el fin de observar la periodicidad de la comunidad en su conjunto, se registró la caída de hojarasca en un área de la asociación de *Cavanillesia platanifolia*; se dispuso de 20 colectores de 0,80m x 0.60 m distribuidos al azar en una hectárea, el material recolectado se secó en una estufa a 80°C y se separó en varias fracciones teniendo en cuenta el tamaño de las hojas, ramas, flores y frutos. Las mediciones se tomaron quincenalmente para el periodo anteriormente señalado.

RESULTADOS Y DISCUSION

a) Aspectos sobre la Fenología del follaje, floración y fructificación.

En la figura 1 se presenta la distribución del régimen mensual de lluvias en Sautatá.

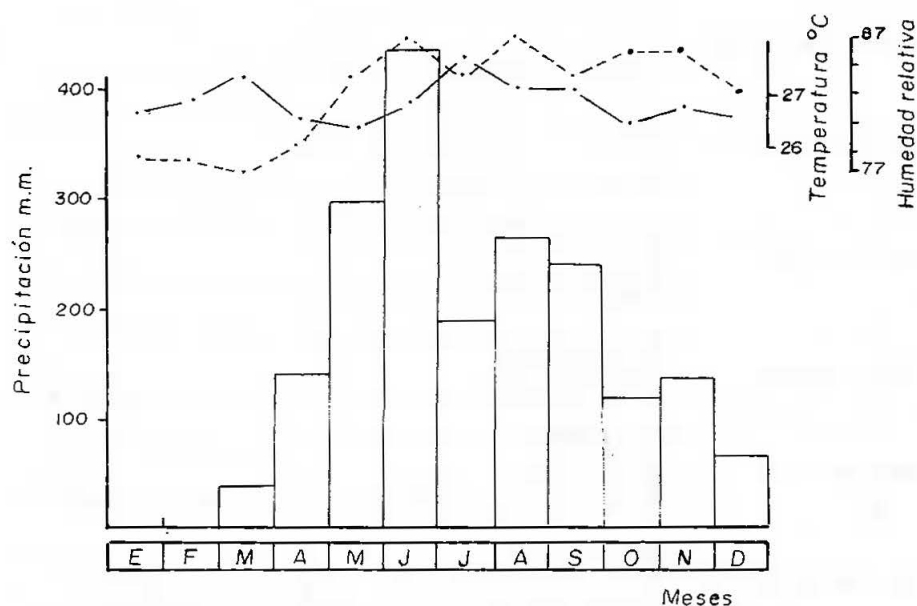


FIGURA 1. Distribución anual de la precipitación, temperatura media y humedad relativa en Sautatá para el periodo 1972-1977.

La figura 2 representa los diferentes fenogramas de las especies estudiadas que se han agrupado de acuerdo con sus estrategias reproductivas en los distintos periodos secos y húmedos.

Aunque el periodo de observación es corto (5 años) se aprecia una definida tendencia periódica en la distribución de la precipitación anual.

El análisis de las medias, esto es, las medias mensuales alrededor de una medida multianual, no da una imagen precisa para determinar un mes seco o húmedo como se puede ver, por ejemplo: para una media multianual de 163.6 mm. El periodo de lluvias (figura No. 1) estaría comprendido de mayo a septiembre, con precipitaciones mayores a la media, pero en realidad el periodo de lluvias incluye también meses como abril, octubre y noviembre, meses menos lluviosos, pero de ninguna manera considerados como transitorios o secos; en vista de lo cual se ha tomado como rango general una precipitación de menos

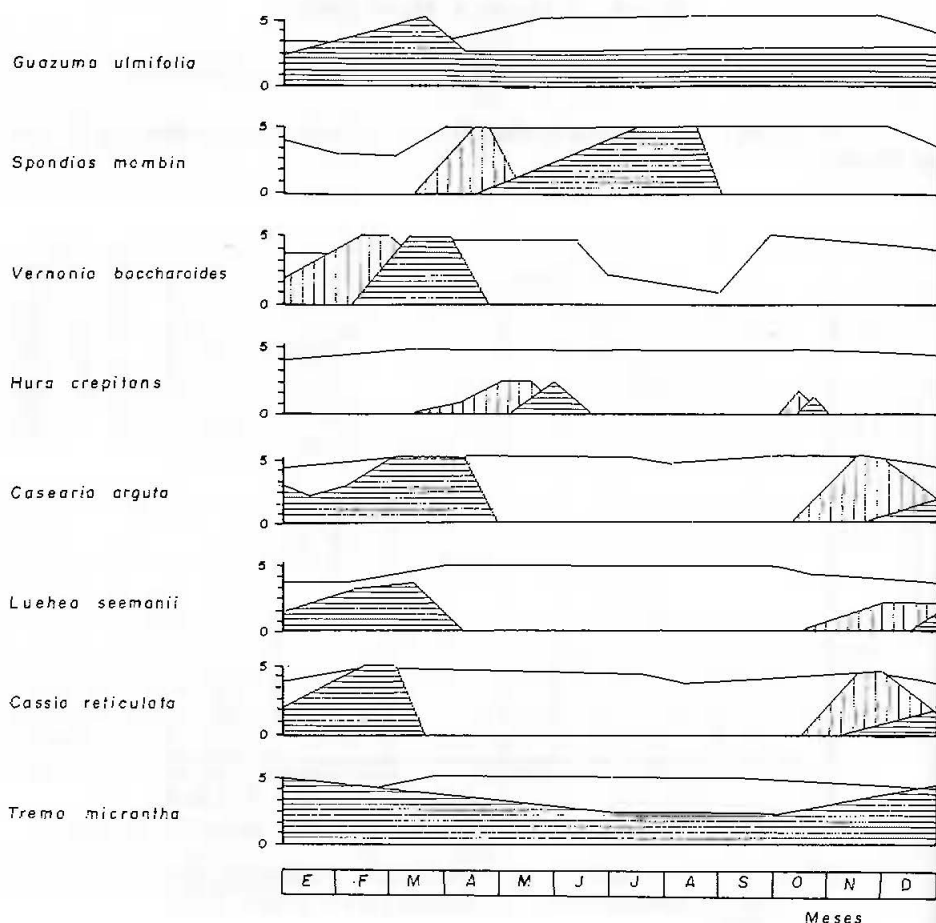


FIGURA 2. Fenogramas de las especies estudiadas en los alrededores de Sautatá.

de 60 mm para meses secos y más de 100 mm para húmedos, el valor de 60 mm es un valor crítico que puede o no manifestar ambas tendencias.

De acuerdo con lo anterior, en la figura 1, se aprecian tres meses claramente secos en contraste con ocho meses húmedos con más de 100 mm de precipitación;

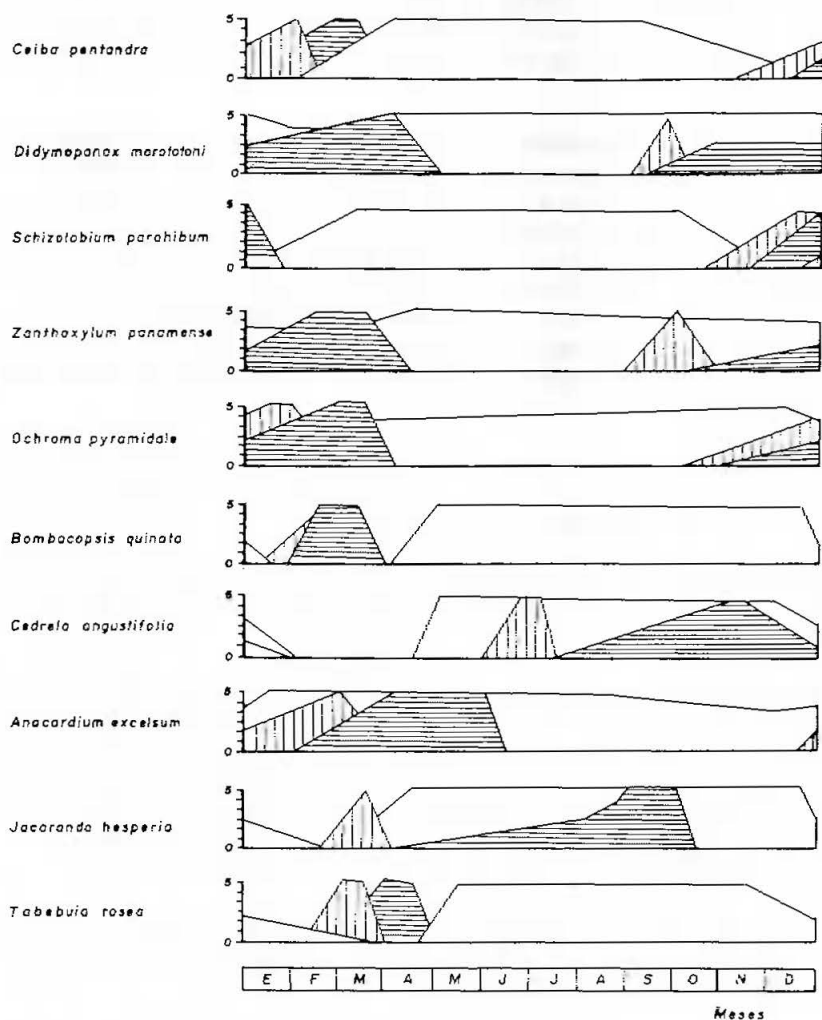


FIGURA 2. Continuación.

el valor promedio para la temporada seca es de 40 mm y el mes de diciembre se considera como transitorio.

La temperatura media es relativamente constante a lo largo del año con un promedio de 26,7°C, la humedad relativa igualmente presenta ligeras variaciones con un promedio de 82,7%.

Las variaciones de la temperatura son ligeramente mayores en la temporada seca con 10,7°C de oscilación en promedio, la temporada húmeda presenta un valor menor de 8,5°C, los meses con mayores oscilaciones son enero 11,8°C y abril 11,9°C.

En la Figura 2 se pueden apreciar variedad de respuestas fenológicas a las presiones climáticas prevalentes (como causas próximas). JANZEN (1967) propuso la hipótesis de las especies adaptadas a climas "estacionales" con la capacidad de florecer y fructificar en la "estación" seca como un medio para poder competir durante el período de crecimiento vegetativo. MONASTERIO & SARMIENTO (1976) afirman que ni la época seca ni ninguna otra presión de tipo ambiental es lo suficientemente fuerte para inducir una respuesta homogénea y unánime de la vegetación, al contrario, casi todas las especies han desarrollado un tipo fenológico individual que se adapta a las limitaciones selectivas del ambiente.

Los diferentes tipos de floración y fructificación se adaptan entonces a un nicho específico que les permite competir en una formas eficaz con la gran diversidad de tipos presentes en la comunidad.

Se pueden en general agrupar los once tipos observados en dos estrategias básicas de duración foliar: períodos de asimilación y períodos de relativa inactividad o descanso.

La primera es la estrategia de la caducifolia como adaptación a una época de stress hídrico y de impedimento en el crecimiento y desarrollo; seis especies entran dentro de esta categoría. En todas se observan dos contrastes evidentes: una temporada seca con pérdida de follaje y dormancia de las yemas que se presenta a finales de la época húmeda (noviembre y diciembre) hasta la manifestación de las primeras lluvias en abril, junto a otra época mucho más larga y de abundantes lluvias de amplia expansión del follaje.

La caída foliar en todas las especies observadas acontece al final de la época húmeda, los comienzos del desarrollo o primeros brotes se dan con las primeras lluvias poco antes o después.

Si bien la estrategia foliar es común a seis especies, los patrones reproductivos se presentan en forma diferente. En algunos casos para *Ceiba pentandra*, *Schizolobium parahibum*, *Bombacopsis quinata*, el período de reproducción ocurre durante la temporada seca; en *Ceiba pentandra* es bien conocida la correlación de la caída foliar y el comportamiento floral y de maduración del fruto. La defoliación, en estos casos, ayuda a la dispersión de las semillas por el viento y se aprovecha la época seca de los vientos alisios para diseminar las semillas "voladoras" y livianas; los diez individuos observados de esta especie, en el Proyecto INDERENA FAO (1979, 1980), en dos años de estudio, no presentaron floración alguna; a este respecto FRANKIE et al. (1974) mencionan que durante los dos años de su estudio ninguno de los árboles marcados de *Ceiba pentandra* floreció en ese lapso y que este mismo fenómeno ocurría también en África según BAKER & HARRIS (1959).

Un segundo patrón reproductivo, es aquel en el cual la floración se presenta en la mitad de la época seca, y la fructificación y maduración del fruto ocurren en el primer mes de lluvias, iniciándose en forma sincrónica la brotación foliar tan pronto caen los frutos, en el caso de *Tabebuia rosea*.

Un tercer patrón reproductivo consiste en la floración y maduración del fruto en la época húmeda; los frutos de *Cedrela angustifolia* y *Jacaranda hesperia* maduran por espacio de 5-6 meses, es notorio que ambas especies sean de dispersión por el viento y que tengan sus frutos maduros ya en pleno invierno lo cual indicaría que estas especies, características del bosque seco tropical, se encuentran en una zona donde sus estrategias reproductivas no son exitosas bajo el carácter macroclimático imperante, o poseen un mecanismo desconocido con el cual lo puedan aprovechar. La transición de las selvas secas del Urabá antioqueño y noroeste de Córdoba hasta las selvas húmedas en el Chocó septentrional, tiende a favorecer la primera opción; sin embargo la variación interanual que se presume en la región en casos de extrema escasez de lluvias favorecería la segunda.

La segunda estrategia que se manifiesta en las especies bajo observación, correspondió al carácter siempreverde o de follaje continuo, en el que la hoja se mantiene en actividad todo el año (se alcanza a observar claramente una reducción del follaje en los periodos de sequía). *Hura crepitans* y *Luehea seemanii* son dos casos que se incluyen en esta estrategia, más son especies caducifolias facultativas que dependen de las condiciones de su medio edáfico; en las colinas residuales aledañas a Sautatá estas especies perdían normalmente la hoja durante la temporada seca, pero en ejemplares localizados en medios temporalmente inundables la caducifolia nunca se presentó.

Al igual que la estrategia de caducifolia la condición de follaje siempreverde incluye varios tipos reproductivos, el más común de ellos es la floración al final del período húmedo y la formación del fruto en el período seco hasta poco antes o después de comenzar las lluvias; entre ellas *Casearia arguta*, *Luehea seemanii*, *Cassia reticulata* y *Ochroma pyramidale*. *Dydimopanax morototoni* y *Zanthoxylum panamense* corresponden a un tipo reproductivo de floración en época húmeda y desarrollo de frutos hasta el final de la época seca. *Anacardium excelsum* emplea la temporada seca para la floración, le sigue una larga maduración del fruto de 3-4 meses en la temporada húmeda.

Las especies adaptadas a la dispersión por el viento como *Vernonia baccharoides* tienen un período de reproducción que se concentra en toda la época seca con una gran propagación de vilanos al final. *Spondias mombin* se limita a la temporada húmeda, florece al comienzo y luego desarrolla el fruto en 3-4 meses más. El único tipo de bimodalidad se presentó en *Hura crepitans* con dos periodos pequeños de reproducción al comienzo y al final de las lluvias. El último tipo consiste en la reproducción continua a lo largo del año en *Trema micrantha* y *Guazuma ulmifolia*, dos de las especies mejor distribuidas de la zona.

Resumiendo, existen dos estrategias básicas en las especies secundarias estudiadas: una de continua asimilación y desarrollo en las temporadas secas y otra; contrastante, de dormancia e inactividad en el mismo período seco;

estas dos estrategias, la una de caducifolia y otra de hojas perennes, incluyen cada una variaciones aparte de la sola periodicidad foliar u ofrecen una red compleja de fenofases dentro del ritmo de la comunidad.

MONASTERIO & SARMIENTO (1976) afirman que la existencia de una gran variedad de patrones fenológicos a pesar de la gran variedad de limitaciones ambientales, dan una amplia gama de alternativas para todo tipo de adaptación.

Se encontraron tres tipos de periodicidad para los esfuerzos reproductivos, los cuales coinciden con los registrados por CROAT (1974) para la isla de Barro Colorado, Panamá: transitoria, cuando se emplea una temporada para florecer y otra para maduración de los frutos o viceversa, los períodos seco y húmedo estudiados coinciden con el caso anotado; Euperiódica o claramente periódica, cuando la floración y la fructificación ocurren en una misma época en cuyo caso la temporada seca es la más común; finalmente Aperiódica o de continuo esfuerzo reproductivo a lo largo del año.

b) Caída de hojarasca

En la tabla 1 se consignan los valores mensuales de caída de hojarasca en la asociación de *Cavanillesia platanifolia* discriminados en varios compartimientos; se registró un total anual de 861,7 g/m² lo que representa 8,6 ton/ha/año, valor que se encuentra dentro del rango estipulado por BRAY & GORHAM (1964) y GOLLEY (1979) y por los realizados en Colombia para selvas tropicales por JENNY & BINGHAN (1949), DE LAS SALAS (1974) y DE LAS SALAS & FOLSTER (1976).

TABLA 1. Fracciones de la materia orgánica caída en el periodo enero 1983 enero 1984 en la asociación de *Cavanillesia platanifolia* en g/m²/mes.

Meses Compartimientos 1983	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Σ	%	σ _n	σ _{n-1}
Megófilas	3.2	3.1	1.6	11.7	0.3	-	-	-	-	-	0.7	4.7	25.3	3.0	3.6	3.8
Macrófilas	18.8	37.7	23	7.2	10.3	4.1	-	1.5	2.6	2.7	10.8	70.6	189.3	22	19.8	20.8
Mesófilas	45.2	102.1	63.4	33	17	3.8	-	0.7	2.1	5.6	26.6	32.8	332.3	38.5	29.6	31.0
Flores	-	100	43.3	4.1	2.3	-	-	-	-	-	-	-	149.7	17.3	39.6	45.8
Frutos	1.7	3.1	12.5	13.6	1.5	0	-	-	-	-	1.0	1.2	34.6	4.0	5.1	5.4
Ramas	5.5	11.8	7.0	7.5	6.6	1.0	-	1.7	0.8	1.3	15.4	4.1	62.7	7.2	4.4	4.7
Restos de ramas y hojas	6.4	8.3	7.5	6.6	10.6	0.6	-	1.7	3.8	7.8	11.2	3.3	67.8	7.8	3.2	3.4
Σ	80.8	266.1	159.3	83.7	48.6	9.6	-	5.6	9.3	17.4	65.7	116.7	861.8			
%	9.3	30.8	18.3	9.7	5.6	1.1	-	0.6	1.0	2.0	7.6	13.5				

La fracción de las hojas en total contribuye con un 63,5% del total, BRAY & GORHAM (1964) determinan para bosques tropicales un 60-70% para dicha fracción; KLINGE & RODRIGUEZ (1968) para la misma econtraron un 71,6%, estos mismo autores observaron que para el período seco el aporte presentaba el 50%.

La figura 3 presenta los valores totales mensuales de materia orgánica caída, claramente muestra un pico máximo de febrero (30,8% del total anual) y un mínimo para julio con menos de $1\text{g}/\text{m}^2$, los resultados coinciden con la afirmación de BRAY & GORHAM(op. cit.) quienes sostienen que la producción en Ghana, Colombia y Archipiélago Malayo es notoria en el mes de marzo con un mínimo en julio.

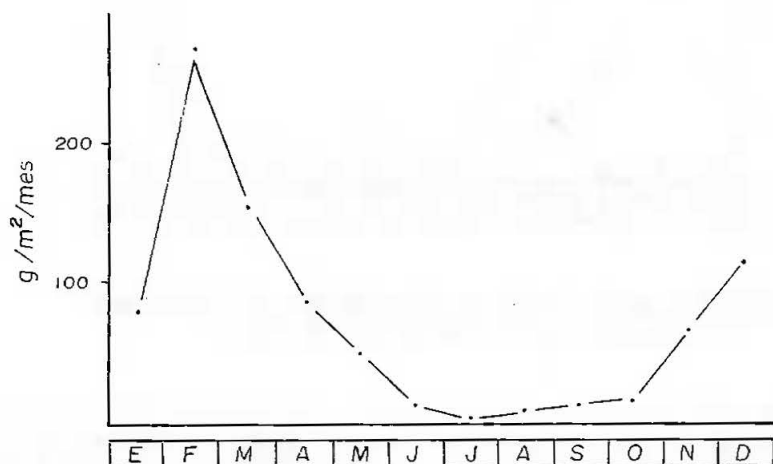


FIGURA 3. Distribución anual de la caída de materia orgánica total en la asociación de *Cavanillesia platanifolia*.

La figura 4 indica el comportamiento de los valores de la porción foliar, las hojas mesófilas ostentan el valor más alto seguido por las macrófilas y mínimo en las megáfilas.

Las fracciones menores de ramas, flores y frutos se dan en la figura 5 con una dominancia de las flores hacia el mes de febrero; aporte que en su totalidad correspondió a la especie dominante *Cavanillesia platanifolia* la fracción con un 36,5% se aparta considerablemente de los datos obtenidos por BRAY & GORHAM (op. cit.), KLINGE & RODRIGUEZ (1968) y de LAS SALAS & FOLSTER (1976).

La máxima caída de hojas coincide con el máximo de flores para mediados de febrero, la caída de frutos se prolonga un mes más y se extiende hasta

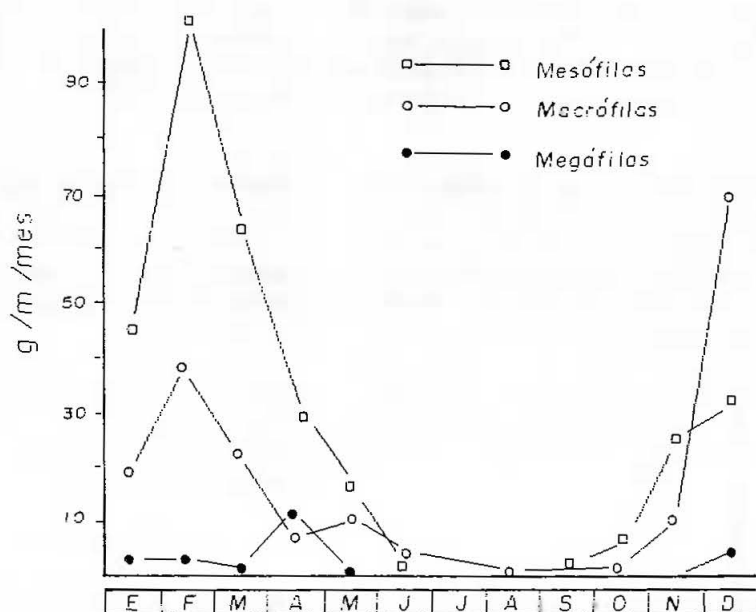


FIGURA 4. Relación mensual de la fracción foliar caída en la caída en la asociación de *Cavanillesia platanifolia*.

mediados de abril. La producción de ramas por lo demás exhibe dos picos máximos, uno igual a las demás fracciones para mediados de febrero y otro un poco mayor a mitad de noviembre cuando finalizan las lluvias. Este hecho coincide, más o menos, según pudo constatar, con la caída de árboles.

El estado de los suelos ya secos al iniciarse la época de verano o demasiado húmedos para el periodo de invierno, ocasiona una frecuente caída de árboles que es notoria para el observador que permanezca allí un cierto lapso; para aquél, será curioso asistir durante el día o la noche al estruendo de los árboles "que se descuajan en el monte".

La consideración de este fenómeno, desde el punto de vista fenológico, permite inferir que en esta época ocurrirá la liberación de energía a partir de la madera de los troncos caídos. La madera se degradará y liberará sus minerales y energía dependiendo de su consistencia o densidad, lo cual permite a su vez formular inferencias sobre la climacidad de la comunidad bajo un aspecto alterno como la economía de nutrientes.

Como conclusión existe una periodicidad en el área de estudio no solo manifiesta por la gráfica de precipitaciones, sino por el cambio fisiológico de la vegetación con una caída abundante de materia orgánica hacia el periodo seco; en la mayoría de las selvas tropicales la caída foliar es mayor para esta

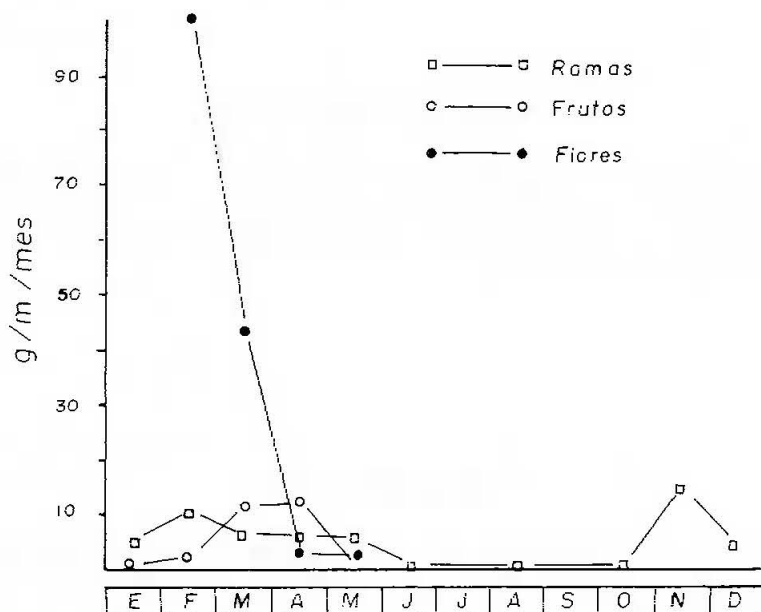


FIGURA 5. Relación mensual de las fracciones de ramas flores y frutos en la asociación de *Cavanillesia platanifolia*.

época como lo registran KLINGE & RODRIGUEZ (1968), FITTKAU & KLINGE (1973) y FRANKIE et al. (1974); allí el contraste con la temporada húmeda llega a ser el doble. FRANKIE et al. (op. cit.) determinaron en Costa Rica dos tipos de "bosques estacionales" que se distinguían por la brotación del follaje; cuando la sequía era muy acentuada, las hojas se producían sólo en la época de invierno y cuando las lluvias eran abundantes las hojas aparecían en el mismo período seco.

En la asociación de *Cavanillesia platanifolia* se observó el comportamiento anotado por FRANKIE et al. (op.cit.); parece que en Sautatá existe una gran variabilidad interanual, no sólo a nivel de lluvias sino de cambios en la vegetación. La temporada seca de 1983 en Sautatá fue muy intensa, el follaje no se manifestó sino hasta entradas las primeras lluvias, de otra parte, las temporadas secas de 1982 y 1984 fueron de características húmedas y la renovación foliar ocurrió en la misma temporada seca con una disminución espectacular en la caída foliar.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis agradecimientos, de manera especial a Américo Perea y Víctor Emilio Castro, compañeros inigualables en las labores de campo y toma de registros e igualmente al Profesor Orlando Rangel por su amable corrección del manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

- BRAY, J.R. & E. GORHAM. 1964. Litter production in forests of the world. In J.B. Cragg(ed.). *Advances in ecological research*. Vol. 2 Academic Press. N.Y.
- CROAT, T. B. 1969. Seasonal flowering behavior in central Panama. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 56:295-307.
- _____. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7(4):270-277.
- DAUBENMIRE, R. (1972). Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in northwestern Costa Rica. *J. Ecol.* 660:147-170.
- DE LAS SALAS, G. & H. FOLSTER (1976). Litter fall and mineralization in three tropical evergreen forests stands, Colombia. *Act. Cient. Venez.* 27:196-202.
- _____. (1974). Características y dinámica del ecosistema forestal Carare-Opón. Ponencia II Seminario Nacional de Ecología, Santafé de Bogotá.
- FITTKAU, E.J. & H. KLINGE (1973). On biomass and trophic structure of the central amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5(1): 2-14.
- FOURNIER, L. A. & S. SALAS (1966). Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. *Rev. Biol. Trop.* 14(1): 75-85.
- _____. (1976). Observaciones fenológicas en el bosque húmedo premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba* Vol. 26(1).

- FRANKIE, R. B.; H. B. BAKER & P. A. OPLER (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-919.
- _____. (1980). Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68:167-188.
- GOLLEY, F. B.; T. RICHARDSON & R.G. CLEMENTS (1978). Elemental concentrations in tropical forests and soils of northwestern Colombia. *Biotropica* 10(2): 144-151.
- INDERENA-FAO (1979.-80). Proyecto cooperativo, archivos de Sautatá. Parque Nal. Nat. "Los Katios".
- JANZEN, D.H. (1967). Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* Lancaster Pa. 21:620-637.
- JENNY, M.G. & H. BINHAM. (1949) Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*.
- KLINGE, H. & W.A. RODRIGUEZ (1968). Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. Part 1 litter fall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. *Amazoniana* 1 (4): 287-302.
- MONASTERIO, M. & G. SARMIENTO. (1976). Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the venezuelan llanos. *J. Biog.* 3: 325-356.
- SCHNELLE, F. (1955). *Pflanzenphanologie*. Akad. Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- ZULUAGA R., S. (1987). Observaciones fitoecológicas en el Darién colombiano. Parque Nal. Nat. "Los Katios", PEREZ-ARBELAEZIA Vol. 1(4-5): 85-145.