

Inventario florístico para un fragmento de bosque secundario en el municipio de Cocorná, Antioquia

A floristic inventory of secondary forest in Cocorná, Antioquia

Mario Alberto Quijano Abril*, Andrés Camilo Gómez Hoyos,**
Yuri Viviana Loaiza Naranjo,*** y Sergio Luis Rodríguez Montoya****

Resumen

Se determinó la composición florística de un bosque secundario en la zona de transición de Bosque Pluvial Premontano (bp-PM) a Bosque muy Húmedo Tropical (bmh-T) en la vertiente oriental de la cordillera central, municipio de Cocorná Antioquia. Para el muestreo de la vegetación se empleó la metodología RAP y adicionalmente se realizaron colecciones generales. En total se registraron 98 especies agrupadas 77 géneros y 43 familias, Entre las familias mejor representados se encuentran: Melastomataceae (5 géneros y 11 especies), Rubiaceae (4 y 6), Arecaceae (5 y 5), Lauraceae (4 y 5), Fabaceae (4 y 5) y Piperaceae (2 y 5). Con el fin de visualizar la relación existente entre las zonas muestreadas, a partir de la información recolectada en el muestreo de vegetación, se realizó un análisis de agrupamiento en base a la presencia o ausencia de las especies registradas, con el cual se delimitaron 5 áreas con diferentes composiciones florísticas. Las conformaciones de vegetación más notables fueron: cultivos y potreros abandonados en procesos iniciales de sucesión, rastrojos altos con una alta presencia de arbustos y un bosque en estado de sucesión secundaria con un mediano grado de intervención.

Palabras clave: diversidad florística, estructura de la vegetación, bosque húmedo tropical, bosque pluvial premontano.

* M. Sc. Docente investigador de la Universidad Católica de Oriente. A.A. Rionegro (Antioquia). Colombia.
E-mail: maquijano@uco.edu.co

** Estudiante de ingeniería ambiental. E-mail: andrescamilogomez@gmail.com;

*** Ingeniera Ambiental. E-mail: yuriviln@hotmail.com;

**** Ingeniero Ambiental. E-mail: sergioluisro@yahoo.com

Abstract

The floristic composition of a secondary forest in the premontane rainforest transition zone (bp-PM) to very humid tropical forest (bmh-T) on Eastern central Andean range, in the municipality of Cocorná, Antioquia, was assessed. For plant sampling, RAP methodology was used, and additionally general collections were made. In all, 98 species were recorded, which were grouped in 77 genera and 43 families, among which the best represented: Melastomataceae (5 genera and 11 species), Rubiaceae (4 and 6), Arecaceae (5 and 5), Lauraceae (4 and 5), Fabaceae (4 and 5) and Piperaceae (2 and 5). To see the relationship between the areas sampled, in the plant sampling, we performed a cluster analysis based on the presence or absence of the species recorded, based on which five areas with different floristic compositions were demarcated.

Palabras clave: floristic diversity, vegetation structure, tropical rainforest, wet premontane forest.

Introducción

El crecimiento demográfico de los últimos años, ha acelerado el proceso de deforestación en los bosques neotropicales, al aumentar la demanda de productos forestales y de nuevas tierras para la agricultura y la ganadería. Según el Departamento Nacional de Planeación (2007), la cobertura boscosa del territorio nacional disminuyó en 1.289.000 ha entre 1986 y 2001, que corresponden a una deforestación media anual cercana a 85.900 ha/año. La intensa transformación del paisaje por las actividades antrópicas, que han aumentado desde la década del cuarenta, ha ocasionado un mayor deterioro de los recursos naturales renovables. Por lo anterior se presume que en la actualidad la cobertura boscosa es mucho menor al porcentaje reportado en la literatura.

A nivel local la cobertura vegetal en el Oriente antioqueño ha estado sujeta a grandes presiones antrópicas debido a un continuo proceso de colonización, que hoy en día ha aumentado en conjunto con las mejoras en las condiciones de seguridad de la zona. No obstante, aún se conservan algunas áreas boscosas de considerable extensión, principalmente en zonas limítrofes con los municipios de Cocorná, San Francisco y El Carmen de Viboral, donde gracias a las elevadas pendientes se preservan fragmentos de gran valor biótico por su alta diversidad (Alzate, 2008).

La Universidad Católica de Oriente cuenta con

una serie de propiedades rurales que han sido adquiridas con miras a la protección y conservación de la biodiversidad y al fomento de estudios e investigaciones de orden académico. Siguiendo esta línea, el Grupo de Estudios Florísticos pretende con este trabajo contribuir al poco conocimiento que se tiene de la flora en el municipio de Cocorná, y de igual forma aportar a la caracterización de una de las diferentes reservas forestales con las que cuenta la institución.

Metodología

Área de estudio

El fragmento de bosque donde se realizó el presente trabajo está ubicado en la finca Las Mercedes, propiedad de la Universidad Católica de Oriente, en el municipio de Cocorná (coordenadas 06° 01' 32.3" N; 75° 10' 04.5" W, Datum Bogotá), en la vertiente oriental de la Cordillera Central, y según la regionalización de la Corporación Autónoma Regional Rionegro-Nare—Cornare— pertenece a la Subregión Bosques, la cual cuenta con una precipitación media anual de 4.912 mm, una temperatura promedio de 21,5° C, y una humedad atmosférica del 82%. (Alzate, 2008). De acuerdo con la clasificación de zonas de vida (Holdridge y Lesile, 1978), el área de estudio se encuentra en la franja de transición de Bosque pluvial premontano (bp-PM) a Bosque muy húmedo tropical (bmh-T).

Muestreo de vegetación

Con el fin de llevar a cabo el inventario florístico se efectuaron dos muestreos de vegetación tipo RAP (Gentry, 1982), para lo cual se definieron 20 parcelas de muestreo semipermanentes cada una de 50 m x 2 m, lo que equivale en total a un área de muestreo de 0,2 ha. Las parcelas o transectos semipermanentes fueron trazados de manera perpendicular a la pendiente del terreno, y para cada una de estas se muestrearon los individuos con un DAP > 2,5 cm a una altura de 1,3 m con respecto a la superficie del suelo. Igualmente a cada individuo se le registró su altura total, altura fustal, diámetro, hábito de crecimiento, y todas las características que permitieran su identificación taxonómica. Se colectaron muestras botánicas del primer individuo de cada especie, tomando preferiblemente ramas con partes reproductivas que permitieran su identificación taxonómica en el herbario.

Para el proceso de herborización (colecta, secado, identificación, e inclusión en el herbario) del material colectado, se aplicó la metodología propuesta por Liesner (1996). Todo el material botánico fue procesado en el Herbario de la Universidad Católica de Oriente (HUCO), donde se incluyó el original de las colecciones botánicas.

Análisis y procesamiento de la información

Para el análisis de la vegetación se realizó un cluster o agrupamiento bajo el algoritmo de Bray-Curtis, con el fin de visualizar la relación existente entre las zonas muestreadas de acuerdo a su composición florística. En cuanto a la estimación de la diversidad se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (1949) y dominancia de Simpson (1949). Los cuales son ampliamente utilizados en este tipo de estudios (Guariguata y Kattan, 2002).

Resultados y discusión

De acuerdo con los análisis y las consideraciones hechas a partir de la información recolectada en el área de estudio, se identificaron tres coberturas vegetales. Estas incluían, desde cultivos y potreros abandonados en procesos iniciales de sucesión, rastrojos altos con una alta presencia de arbustos, hasta un bosque en estado de sucesión secundaria con un mediano grado de intervención.

En general el área de estudio presenta un bosque con una estructura vertical entre 12 y 20 m de altura y una estructura horizontal entre 10 y 50 cm de circunferencia a la altura del pecho (CAP), presentando casos aislados con CAP superiores a 100 cm. Se observó una notable abundancia de diversas especies de lianas, epífitas, arbustos de rápido crecimiento y especies de porte arbóreo en estadios juveniles.

En total se registraron 43 familias agrupadas en 77 géneros y 98 especies. Entre las familias más representativas en cuanto a número de géneros y especies se encuentran: Melastomataceae (5 géneros y 11 especies), Rubiaceae (4 y 6), Arecaceae (5 y 5), Lauraceae (4 y 5), Fabaceae (4 y 5) y Piperaceae (2 y 5). Dentro de los géneros más representativos se encuentran *Miconia* (7 especies), *Piper* (6) y *Psychotria* (3) (figura 1). Estos datos concuerdan con lo expuesto en algunos estudios florísticos realizados para la vertiente oriental de la Cordillera Central, en zonas de bosque premontano y montano bajo (Gentry, 1982; Cogollo, 1986; Giraldo-Cañas, 1993; Villareal et al., 2004), donde se reporta que las familias Melastomataceae, Lauraceae, Rubiaceae y Piperaceae son algunos de los grupos más diversos de los bosques andinos.

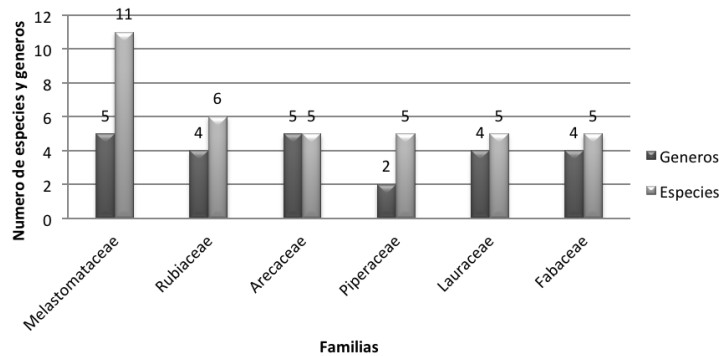


Figura 1. Número de géneros y especies de las familias más abundantes en el área de estudio.

Fue común encontrar durante el inventario florístico la presencia repetitiva de algunos taxones a lo largo de toda el área de muestreo, tal es el caso de *Anthurium formosum*, *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst., *Cyathea andina* (H. Karst.) Domin, *Hedyosmum bonplandianum* Kunth, *Lacistema aggregatum* (P.J. Bergius) Rusby, *Miconia decurrens* Cong, *Palicourea guianensis* Abul., *Piper gorgonillense* Trel. & Yunck. y *Piper nudibracteatum* C. D.C., los cuales presentaban un gran número de individuos en primeros estadios de desarrollo en algunas zonas del bosque. Para algunas de estas especies son conocidas sus relaciones ecológicas con diferentes tipos de dispersores, como por ejemplo murciélagos frugívoros como *Carollia perspicilata* Linnaeus. y algunos pequeños roedores,

fenómeno que podría explicar la abundante presencia de dichas plantas en el área (Mello et al., 2004; Thies & Kalko, 2004; Thies et al., 2006).

Análisis de agrupamiento

Con base en la matriz de presencia-ausencia de especies por transecto, se realizó un análisis de agrupamiento bajo el algoritmo de Bray-Curtis, con el fin de visualizar la relación existente entre las zonas muestreadas de acuerdo a su composición florística (figura 2). En general, el análisis de agrupamiento delimitó 5 áreas de vegetación, las cuales están incluidas en tres formaciones florísticas como son: cultivos y potreros abandonados en procesos iniciales de sucesión, rastrojos altos con una alta presencia de arbustos y un bosque en estado de sucesión secundaria con un mediano grado de intervención.

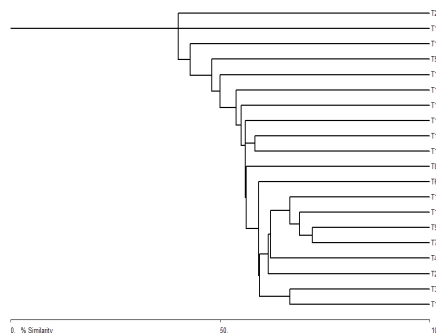


Figura 2. Dendrograma obtenido a partir del análisis de agrupamiento bajo el algoritmo de Bray-Curtis.

Cultivos y potreros abandonados en procesos iniciales de sucesión

Las unidades de muestreo que mejor representaron este tipo de conformación fueron los transectos 11 y 12, ambos presentaron características similares como la cercanía a cultivos de frutales, a potreros abandonados y a senderos creados para el desplazamiento en la zona. Estos senderos por lo general se encuentran distribuidos al interior del bosque y crean zonas abiertas desprovistas de vegetación. Para el área 3 se registró un total de 55 individuos que fueron representados por 17 especies.

Además de especies muy comunes en el área de estudio, como lo son *Lacistema aggregatum* y *Hedyosmum bonplandianum*, se observó una alta presencia de especies como *Vismia baccifera* (L.) Triana & Planch, *Virola sebifera*, *Miconia decurrens*, *Cestrum schlechtendablii* G. Don y *Casearia arborea* J.E. Gut., las cuales no fueron comunes para otras áreas. Las características ecológicas descritas con anterioridad y las especies presentes en ésta área dan cuenta de rasgos propios de un bosque secundario en etapas iniciales de sucesión (Vargas, 2000; Mendez & Calle, 2007).

Lo anterior es congruente con las medidas de CAP, en las cuales se observó que alrededor del 70% de los individuos presentaron medidas entre 10 y 30 cm y el 30% restante presentaron medidas superiores a 30 cm.

Los índices aplicados para los transectos del área 3 no mostraron una diferencia significativa. Esta semejanza entre los valores de los índices de diversidad y dominancia en los transectos 11 y 12 se puede explicar por el establecimiento del muestreo en áreas de bosque con una cobertura arbórea similar (tabla, 1).

En general, algunas de las principales características de esta formación se deben al establecimiento años atrás de potreros y áreas de cultivos. Estos terrenos ofrecen un nivel lumínico variable, donde la gran diversidad de ambientes de luz permite el crecimiento de especies con requerimientos ecológicos diferentes. Estas características son muy comunes en el interior de estados iniciales de sucesión, donde predominan las especies arbustivas y juveniles, y en menor medida especies arbóreas (Denslow & Guzman, 2000).

Tabla I. Índices de diversidad

Índices	T11	T12
Dominancia Shannon H' (Log Base 2,718)	2,13	2,488
Diversidad de Simpson (D)	0,106	0,06
Riqueza específica	10	14

Rastrojos altos con alta presencia de arbustos

Las unidades de muestreo que correspondieron a este tipo de conformación se establecieron en claros y bordes de bosque. Asimismo, ambas áreas presentaron similitudes en cuanto a su composición florística, compartiendo especies

como *Anthurium formosum*, *Clusia alata*, *Cyathea andina*, *Lacistema aggregatum*, *Miconia decurrens*, *Piper gorgonillense*, *Pouruma bicolor*, *Tococa bullifera*, *Vismia baccifera*, *Psychotria acuminata* y *Virola sebifera*.

Algunos análisis han documentado que las plantas que logran adaptarse y crecer en estos

ambientes con grandes intensidades de luz, crean condiciones ambientales adecuadas para la formación de las primeras etapas de bosque secundario, y permiten el establecimiento de taxones con requerimientos mínimos de luz y temperatura (Thompson & Mason, 1977; Foster & Janson, 1985; Whitmore, 1989; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1994). A partir de lo anterior, se puede explicar la presencia de especies como *Cyathea andina*, que hace parte de estados sucesionales más avanzados y que puede ser indicadora del inicio de procesos importantes de maduración.

Por otra parte, las medidas de CAP, para estos transectos en esta conformación vegetal, muestran un gran número de individuos con medidas

entre 10 y 40 cm, no obstante, se registraron medidas entre 50 y 90 cm de CAP en un menor número de especímenes. Por otro lado, los valores de altura total oscilaron generalmente entre los 5 y 10 m, con excepción de algunos casos aislados con alturas totales cercanas a 15 m.

Los índices de diversidad y dominancia en los transectos para esta conformación (6 y 8) (tabla 2) no muestran una marcada diferencia, lo cual puede ser resultado de la similitud que presentaron los sitios de muestreo en cuanto a características ecológicas, estado de conservación y composición florística. Asimismo, los transectos 6 y 8 presentaron índices de diversidad y dominancia cercanos a los valores obtenidos para las demás áreas muestreadas en el presente trabajo.

Tabla 2. Índices de diversidad para los transectos 6 y 8

Índices	T6	T8
Shannon H' (Log Base 2,718)	2,333	2,727
Diversidad de Simpson (D)	0,113	0,062
Riqueza específica	15	20

Bosque secundario maduro

Los transectos que correspondieron a este tipo de conformación se establecieron en la franja norte del bosque, la cual está rodeada por una microcuenca. Gran parte de la formación boscosa de esta área tiene las características propias de un bosque ripario. Estos bosques son formaciones de árboles, arbustos y especies herbáceas que se desarrollan en los márgenes de los ríos, se extienden a los riachuelos que los alimentan e incluso a algunas zonas de drenajes de las aguas de escurrimiento, y forman redes continuas de vegetación natural de gran importancia ecológica, ya que controlan la erosión de los márgenes, cumplen un importante rol en el ciclo del agua y la regulación ambiental,

pero también se comportan como corredores de biodiversidad, al comunicar diferentes ecosistemas (Hernández et al., 1999).

Para esta conformación, a diferencia de las demás, se registró un mayor número de individuos con medidas de CAP entre los 20 y 50 cm y con medidas de altura total superiores a los 5 m. Algunas de las especies registradas, que se encontraban en estos rangos fueron: *Ficus andicola*, *Ficus* sp., *Dendropanax arboreum*, *Cecropia angustifolia*, *Pourouma bicolor*, *Vismia* sp., *Miconia acuminata* y *Lacistema aggregatum*. En particular, se registraron especies que a lo largo de todo el estudio fueron poco comunes, como es el caso de *Guatteria recurvisepala*, *Rollinia edulis*, *Protium apiculatum*, *Chrysochlamys*

dependens, *Calophyllum brasiliense*, *Ocotea macrophylla*, *Abarema jupunba*, *Triplaris americana* y *Gloeospermum sphaerocarpum*. Estas especies exhiben una amplia distribución neotropical y generalmente han sido reportadas al interior de bosques maduros (Vargas, 2002; Guariguata y Kattan, 2002).

Sin embargo, las características de esta área no son las de un bosque primario, debido a que la composición de especies es muy heterogénea, y se encuentran en ella elementos mixtos de bosque maduro pero también especies características de bosques con algún grado de intervención. Generalmente los bosques primarios son considerados como formaciones con un dosel cerrado, constituidas predominantemente por especies propias de una fase final de sucesión ecológica y poseen estratos verticales diferenciados con el dosel superior continuo, debajo

del cual aparece un sotobosque igualmente diferenciado (García-Aguilar, 2006).

La alta diversidad (tabla 3) de esta área se debe a la unión de dos diferentes formaciones de vegetación, una de ellas compuesta por especies de interior de bosque con baja intervención y otra compuesta por vegetación de bosque ripario; esta última formación presenta un rico sotobosque, y tanto el estrato arbustivo como el herbáceo muestran mayor o menor desarrollo en función de las condiciones de iluminación. Un componente muy importante y característico de las riberas es la abundancia de plantas trepadoras, lianas o bejucos, ya que estas plantas encuentran allí el hábitat más adecuado para su desarrollo, por la alta y constante humedad ambiental y edáfica y por la existencia de soportes para su crecimiento (Price y Lovett, 2002).

Tabla 3. Índices de diversidad

Índices	T10	T16	T17	T19	T5	T14	T18	T20
Dominancia Shannon H' (Log Base 2,718)	2,729	2,187	2,501	2,376	2,013	2,431	2,274	2,205
Diversidad de Simpson (D)	0,048	0,076	0,069	0,099	0,137	0,029	0,058	0,07
Riqueza específica	18	10	15	15	10	12	11	10

Conclusiones

- En las áreas más conservadas se encontraron especies arbóreas poco frecuentes en el inventario, las cuales se encontraban aisladas o formando pequeñas poblaciones. Estas especies se caracterizan por ser ampliamente explotadas en la región con diferentes fines económicos. La distribución aislada de estas especies y el reducido número de individuos adultos en las poblaciones actuales podrían ser producto de una extracción selectiva por parte de los miembros de la comunidad.

- Asimismo en algunas franjas de bosque son notorios los procesos de una tala esporádica.
- La composición mixta de especies de bosque maduro y bosques intervenidos podría indicar que el bosque exhibe cambios en la composición de especies, cobertura de la vegetación, riqueza y diversidad, que normalmente implican un reemplazo gradual y sucesivo de especies, características comunes de un estado activo de sucesión.
 - Durante el desarrollo de la investigación se identificaron taxones que presentaron atri-

butos significativos desde diferentes puntos de vista como: taxonómico (*Orchidaceae* *indet*, *Piper* sp. nov, *Sciaphila purpurea*); recuperación de cuencas (*Cespedesia macrophylla*, *Pentagonia macrophylla* *Hedyosmum bonplandianum*); conservación (*Euterpe precatória*, *Bactris coloniata*, *Aiphanes aculeata*, *Chamaedorea pinnatifrons*, *Geonoma interrupta* *Cedrela odorata*); ornamental (*Calathea* sp., *Anthurium* sp., *Dieffenbachia* sp.) y medicinal (*Solanum nudum*, *Triplaris americana*, *Renealmia alpinia*, *Calophyllum brasiliense*), lo cual exalta los servicios no maderables de los bosques tropicales aun cuando su tamaño es muy reducido.

- El fragmento de bosque estudiado en este trabajo brinda servicios ambientales como la captación de agua, el mantenimiento del suelo y la fijación de CO₂. Asimismo, este fragmento tiene un alto potencial para ser empleado como bosque de referencia o fuente semillera en el desarrollo de proyectos de conservación de especies amenazadas, restauración y enriquecimiento de ecosistemas intervenidos.

Agradecimientos

A la Dirección de Investigación y Desarrollo de la Universidad Católica de Oriente por su financiación y apoyo en la elaboración del trabajo. Igualmente a los funcionarios de los herbarios HUA, MEDEL y HUCO, por su ayuda en la identificación del material botánico; al profesor Jorge Alberto Sierra por su apoyo técnico durante el proyecto, y en especial a los miembros del grupo de estudios florísticos de la Universidad Católica de Oriente que de una u otra forma colaboraron con el desarrollo de este trabajo.

Referencias

Aide, T. M.; Zimmerman, J. K.; Rosario, M. y Marciano, H. (1996). Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in Northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 17, 15-27.

Álzate, F. (2008). *Caracterización y estudio de la vegetación del Oriente antioqueño*. Universidad Católica de Oriente.

Cogollo, A. (1986). Estudio florístico y ecológico en el cañón del río Claro, San Luis, Antioquia. (Trabajo de grado de Biología), Universidad de Antioquia, Medellín.

Denslow, J. S. & Guzman, S. (2000). Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence. Panama. *Journal of Vegetation Science*, 11, 201-212.

Departamento Nacional de Planeación — DNP— (2007). Consolidar una gestión ambiental que promueva el desarrollo sostenible: Propuesta para Discusión. Visión Colombia II Centenario: 2019. Bogotá, Colombia.

Foster, S. A. & Janson, C. H. (1985). The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plant. *Ecology*, 66(3), 773-780.

Galeano, G. & Bernal R. (2005). Palmas. En: Cárdenas L., D. y Salinas N. R. (eds.) (2005). *Libro Rojo de Plantas de Colombia*. Vol. 2. Palmas Frailejones y Zamias (pp. 59-224). Serie libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Bogotá: Instituto Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Ambiente Vivienda y Desarrollo Territorial.

García Aguilar, A. J. (2006). El modelo de la ganadería extensiva y la destrucción de los bosques en la República de Panamá. Edición

electrónica gratuita. Disponible en: <http://www.uimed.net/libros/2007b>.

Gentry, A. (1982). Neotropical Floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **69**, 557-593.

Giraldo-Cañas, D. A. (1993). Estructura y composición florística de un bosque secundario fragmentado en el cañón del río Santo Domingo, Cocorná, Antioquia, Colombia. (Trabajo de grado de biología). Universidad de Antioquia. Medellín.

Guariguata M. y Kattan G. (2002). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial Tecnológica de Costa Rica.

Hernández, C. J.; Ortiz Q., R.; Walschburger, T. y Hurtado, G. A. (1999). Estado actual de la biodiversidad en Colombia. En: Halffter, G. (comp.) *La diversidad biológica Iberoamericana* (pp. 41-43). Vol. especial de Acta Zoológica Mexicana. México: CYTED.

Holdridge, Leslie E. (1978). *Ecología basada en Zonas de Vida*. San José de Costa Rica: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas (IICA).

Lamprecht, H. (1990). *Silvicultura en los trópicos*. Eschborn, Alemania: Deutsche Gesellschaft fuer Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH.

Liesner, R. (1996). Técnicas de campo utilizadas por el Jardín Botánico de Missouri. Disponible en: <http://www.mobot.org/mobot/research/library/Fieldtechbook/spanish/tpage.html>

Mello, M. A.; Schittini, G. M.; Selig, P. y Bergallo, H. G. (2004). A test of the effects of climate and fruiting of Piper species (Piperaceae)

on reproductive patterns of the bat *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* **6**, 309-318.

Méndez, L. E. y Calle, Z. (2007). Árboles y arbustos de la cuenca media del río La Vieja. Guía de campo. Cali: CIPAV y CIEBREG.

Price, P. & Lovett, S. (2002). Riparian habitat for wildlife. *Fact Sheet 5*, Land & Water Australia, Canberra.

Saldarriaga, J. G.; West, D. C.; Tharp, M. L. y C. Uhl. (1988). Long-term chronosequence of forest successional in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, **76**, 938-958.

Shannon, C. E & Wiener (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. Urbane: University of Illinois Press.

Simpson, E. H. (1949). Measurement of Diversity. *Nature*, **163**, 688.

Thies, W. and Kalko, E. K. (2004). Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae), *Oikos* **104**, 362-376.

Thies, W.; Kalko, E. K. and Schnitzler, H. U. (2006). Influence of environment and resource availability on activity patterns of *Carollia castanea* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Mammalogy* **87**, 331-338.

Thompson, K. & Mason, G. (1977). Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature*, **267**, 147-149.

Vargas, W. (2000). Guía ilustrada de las plantas de las montañas del Quindío y los Andes Centrales. Manizales: Universidad de Caldas, Centro Editorial.

Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1994). Signals for seeds to sense and respond to gaps. In: Caldwell, A.; Marlyn, M. y Pearcy, R. W. (eds.), *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. London: Academic Press, pp. 209-235.

Villareal H.; Álvarez, M.; Córdova, S.; Escobar, F.; Fagua, G.; Gast, F.; Mendoza, H.; Ospina,

M. y Umaña, A. M. (2004). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de Biodiversidad. Programa de inventarios de biodiversidad. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Whitmore, T. C. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70(3), 438-536.