

CONSIDERACIONES ESTRUCTURALES DE LOS BOSQUES DE *guandal* DEL PACIFICO SUR COLOMBIANO

Jorge Ignacio Del Valle Arango¹

RESUMEN

*Se caracterizan e interpretan las estructuras diamétricas de los árboles de las asociaciones guandal mixto y sajal correspondientes a los humedales forestales llamados bosques de guandal en el Pacífico sur colombiano. Se caracteriza la riqueza y diversidad de los árboles de los guandales mixtos, cuangariales y sajales mediante modelos de abundancia, curva especies-área e índices de Shannon, inverso de Simpson, equidad y exponencial de Shannon; se calcula el índice de valor de importancia (IVI) de todas las especies de los árboles de estas asociaciones y se establecen relaciones mediante alometría simple entre diversas dimensiones de los árboles de todas las especies así como de *Otoba gracilipes* y *Camptosperma panamensis*.*

Palabras claves: Estructura, humedales forestales, bosques lluviosos tropicales, Colombia, Pacífico, riqueza, diversidad, *Camptosperma panamensis*, *Otoba gracilipes*.

ABSTRACT

*Diametric tree structures of sajal, cuangarial and mixed guandal forest associations from the lowland forested wetlands of the Pacific littoral of Colombia, locally named guandal forests, are characterized and interpreted. Also diversity and richness of trees of the same associations are characterized by the following index: Shannon, exponential of Shannon, evenness of Shannon and inverse of Simpson. The importance value index (IVI) is also calculated for each tree species. For all the trees and for the species *Otoba gracilipes* and *Camptosperma panamensis*, simple allometric relationship are calculated between pairs of some of their dimensions.*

¹ Profesor Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779. e-mail: jidvalle@perseus.unalmed.edu.co

Key words: structure, forested wetlands, tropical rain forests, Colombia, Pacific, diversity, *Campnosperma panamensis*, *Otoba gracilipes*.

INTRODUCCIÓN

La estructura, en su acepción amplia, es uno de los temas más densos de la ecología como se desprende de la siguiente definición "...entendemos por estructura: cualquier situación estable o evolutiva, no anárquica, de una población o comunidad en la cual, aunque mínima, pueda detectarse algún tipo de organización, representable por un modelo matemático, una ley estadística de distribución, una clasificación o un parámetro característico." (Rollet, 1978 Pág. 125). Por ello no resulta fácil estudiar la estructura de un bosque tropical sin caer en el reduccionismo. En este artículo se trata del estudio de algunos elementos estructurales de apenas una sinusia, los árboles, de la comunidad de plantas del complejo biótico existente en los humedales forestales de aguas dulces del Pacífico sur colombiano, localmente conocidos como *guandales* o bosques de *guandal*.

En un artículo previo se había hecho una descripción de las características más relevantes de estos bosques (del Valle, 1996). En este documento basta con

mencionar que *guandal* es una palabra local que significa pantano; por tanto, bosque de *guandal* alude a un bosque pantanoso pero que, a diferencia de su colindante el natal (nato: *Mora megistosperma*), no está influenciado por aguas salobres. Bosque de *guandal* es un nombre genérico en el delta del río Patía donde se realizó este estudio. Dependiendo de su composición florística cabe distinguir, entre otros, los siguientes bosques de *guandal* o asociaciones cuyos nombres provienen del nombre vernáculo de la especie de árbol que la caracteriza dada su mayor abundancia: sajal (sajo: *Campnosperma panamensis*), cuangarial (cuángare: *Otoba gracilipes*), naidizal (naidí: *Euterpe oleracea*) y el *guandal* mixto cuya sinusia arbórea es más diversa.

El análisis estructural permite: caracterizar las comunidades, diferenciarlas y clasificarlas de acuerdo con sus estimadores paramétricos; discernir acerca de su condición etárea; coetaneidad o disetaneidad; es un nexo importante con la dinámica de los bosques; ayuda en la determinación más rápida del volumen y la fitomasa arbórea.

En este artículo se pretende: 1. Caracterizar e interpretar la estructura diamétrica total y de las especies más abundantes de las siguientes asociaciones de los bosques de *guandal*: *guandal* mixto, cuangarial y sajal. 2. Caracterizar la riqueza y diversidad florística de los árboles de las asociaciones citadas previamente. 3.

Cuangariales y *guandales* mixtos. Como lo pone de presente la Figura 1, los cuangariales y *guandales* mixtos tienen estructura diamétrica en forma de J invertida, típica de comunidades irregulares o disetáneas (Rollet, 1978). En ellas hay disminución constante del número de árboles desde las clases diamétricas menores hasta las mayores. El cuángare (*Otoba gracilipes* (A.L. Smith) Gentry) sigue una evolución anamórfica (Figura 1). En las estructuras diamétricas específicas de este tipo generalmente se acepta que los árboles más pequeños tienden a ser más jóvenes, y los de mayor tamaño, más añosos. O sea que, en el mismo espacio, íntimamente mezclados, existen cuángares de muy diferentes dimensiones y edades, por cuanto, al menos en su fase juvenil, esta especie es esciófita (Moreno, 1996) lo que le permite germinar y crecer en el umbroso ambiente del sotobosque, pero alcanza y aun supera el dosel constituyéndose en una de las especies emergentes de estos bosques.

La figura citada muestra la existencia de sajos (*Camptosperma panamensis* Stand) como un componente adicional de los cuangariales y *guandales* mixtos; pero

Determinar e interpretar relaciones entre las dimensiones de los árboles de estos bosques. 4. Determinar la importancia relativa de las especies arbóreas que los habitan.

Estructura diamétrica de los bosques de *guandal*

su estructura diamétrica específica tiende a ser unimodal o multimodal con un marcado déficit de árboles en las clases diamétricas más pequeñas que, a largo plazo, no garantizarían un flujo permanente de árboles hacia las superiores. Estudios ecofisiológicos (Moreno, 1996) y observaciones de campo (del Valle y Galeano, 1995) demuestran que esta es una especie heliófita, incapaz de germinar y crecer bajo el cerrado dosel de los bosques de *guandal*. Por ello, su existencia debe estar asociada tanto con la formación de claros producto de eventos naturales episódicos con largos períodos de retorno y, especialmente, con las repetidas intervenciones antrópicas a que han estado sometidos estos bosques en los últimos 40 a 50 años (del Valle, 1993) las cuales han generado claros suficientemente grandes como para que se establezca esta especie.

Llama la atención la escasez de cuángares con diámetros superiores de 40 cm y la virtual inexistencia de grandes árboles de esta especie con diámetros mayores de 60 cm. Ello se explica, nuevamente, por el aprovechamiento selectivo a que ha estado sometida la especie, por cuanto hay abundante

información documental que registra árboles con diámetros en torno de 100 cm y aun mayores en estos mismos bosques (Lamb, 1959; Cañadas, 1965; Alonso,

Basado en siete hectáreas de parcelas permanentes establecidas en cuangariales y *guandales* mixtos para los árboles con diámetros a 1,3 m sobre el suelo (D) mayores o iguales a 10 cm y en submuestras de 1,85 ha para los árboles con $5 \text{ cm} \leq D < 10 \text{ cm}$ y de 0,4 ha para los árboles con $D < 5 \text{ cm}$, se han estimado los parámetros del modelo conocido como de De Licourt y Meyer (Prodan, 1968) para determinar la estructura diamétrica del cuángare, pero modificándolo para hacerlo más versátil haciendo variable el exponente del diámetro; luego

$$N = 1727 e^{-1,2559 D^{0,4025}}$$

$$(R^2 \text{ Aj.} = 0,9996 ; F_{1,10} = 28442;$$

$$P \ll 0,0001; S_y = 1,5509)$$

donde:

N = número de árboles/ha en clases diamétricas con amplitud de 5 cm,

D = diámetro normal (a 1,3 m sobre el suelo), cm.

La estructura diamétrica total (para los árboles de todas las especies) resultante para $D \geq 10 \text{ cm}$ es

¡Error!

1967; Posada *et al.*, 1970). Aunque también es cierto que los bosques tropicales turbosos presentan pocos árboles corpulentos (Rollet, 1978).

graficados en la Figura 1

Sajales. Muchos de los sajales del municipio Olaya Herrera tienden a desarrollar estructuras diamétricas unimodales tales como las que se presentan en la Figura 2. Ellas son típicas de rodales regulares o coetáneos (Bell, 1984, Oliver y Larson, 1990; Evans, 1992). Ello se explica por cuanto siendo el sajo una especie heliófita, la explotación casi integral de sajales con abundantes árboles de dimensiones comerciales, crea condiciones adecuadas para que se regenere y crezca esta especie en masas muy numerosas, casi monoespecíficas y coetáneas. Con el tiempo, se reduce el número de árboles por unidad de superficie y aumentan el diámetro modal y promedio de los rodales. Esta característica de cohortes coetáneas espacialmente dispersas ha sido denominada por Oliver y Larson (1990) de rodales multicohortes.

La Figura 3 pone de presente el fenómeno del autorraleo en parcelas totalmente ocupadas establecidas en sajales tanto jóvenes como relativamente añosos, al tiempo que aumenta el diámetro promedio cuadrático empleando la relación propuesta originalmente por Reineke (Daniels *et al.*, 1982; Shepherd, 1986; Oliver y Larson, 1990) la cual evidencia que en las poblaciones

coetáneas de árboles la competencia induce altas tasas de mortalidad, conforme los árboles fenotípicamente superiores aumentan su tamaño. La regresión correspondiente a la citada figura expresa que

¡Error!

Para esta regresión se midieron 133 parcelas en los sajales del delta del río Patía así: para árboles con $D \geq 1$ cm, 22 parcelas circulares de 374 m^2 en bosques en las primeras etapas serales cuyo $_{-}q < 13$ cm; parcelas cuyo $_{-}q$ se encontraba entre 17 y 23 cm, 45 parcelas circulares de $314,16 \text{ m}^2$ cada una; se levantaron además 44 parcelas puntuales (*point sampling*) empleando prismas con diferentes factores de área basal (Burkhardt *et al.* 1984; Lema, 1995) en sajales cuyo $_{-}q$ varió entre 8 y 28 cm; se levantaron también siete parcelas de 5000 m^2 ($100 \text{ m} \times 50 \text{ m}$) en las que se midieron todos los árboles con $D \geq 5$ cm.

La línea de regresión (Figura 3) indica que en estos sajales existen en promedio 5009 árboles por hectárea cuando el diámetro promedio cuadrático es de 10 cm, y 887 si el $_{-}q$ es de 25 cm. Una reducción del 82%. La regresión también permite determinar la evolución del área basal multiplicando la frecuencia de árboles por el área basal correspondiente a cada diámetro promedio cuadrático. Para estos mismos diámetros (10 y 25 cm) se obtienen 39,3 y 43,5 m^2/ha , respectivamente. Ello implica que cuando hay poca intervención humana

(R^2 Aj. = 0,9318; $F = 1807$;

$P \ll 0,0001$; 132 grados de libertad; $S_{xy} = 0,2443$)

donde:

N = número de árboles/ha,

$_{-}q$ = diámetro promedio cuadrático, cm.

estos bosques soportan durante gran parte de su vida áreas basales muy altas que no sólo reducen el crecimiento diamétrico, sino que limitan la regeneración del sajo y de otras especies en el sotobosque (del Valle, 1997).

Desde que Reineke descubrió que en rodales totalmente ocupados la pendiente b de la recta $\ln N = a + b \ln _{-}q$ se encontraba al rededor de -1,6 en diversos bosques coetáneos tanto de coníferas como de latifoliadas, numerosas investigaciones han confirmado este hecho (Daniels *et al.*, 1982, Clutter *et al.*, 1983; Shepherd, 1986). Oliver y

Larson (1990) aportan citas que sustentan que dicha pendiente varía entre -1,2 y -1,8. La cifra obtenida para los sajalos supera este rango (-1,92) quizá porque en las parcelas de mayor edad se habían cortado algunos árboles de grandes dimensiones, aunque al momento de establecerlas ello no se evidenciaba.

Resulta notoria la diferencia entre las estructuras poblacionales de los cuangariales y *guandales* mixtos versus los sajalos, por cuanto los últimos se asemejan a plantaciones coetáneas de gran densidad, en tanto que los primeros siguen la clásica estructura característica de la mayor parte de los bosques tropicales naturales. Tales diferencias tienen profundas implicaciones en el diseño de planes de manejo para estos dos tipos de bosques.

Modelos de distribución de la abundancia de especies. La relación entre las especies y sus abundancias o frecuencias ha dado lugar a diversos modelos de distribución. Entre los más conocidos se encuentran: series geométricas, series logarítmicas, log - normal y *broken stick* (Magurran, 1988; Krebs, 1989). Para una parcela de la vereda Naidizales correspondiente a un *guandal* mixto: $N = 495$ árboles; $S = 25$ especies; 10.000 m^2 , se encontró la serie geométrica para las especies de árboles con $D \geq 10 \text{ cm}$

$$n_i = NCk(1 - k)^{i-1}$$

Figura 1. Estructuras diamétricas características del cuángare y del sajo en los cuangariales y *guandales* mixtos, así como de todas las especies de árboles de estas asociaciones. Nótese la estructura en J invertida del cuángare y del total de

Consideraciones estructurales de los...

árboles, poniendo de presente su disetaneidad, así como la tendencia unimodal del sajo insinuando su coetaneidad.

Figura 2. Estructura diamétrica de tres parcelas establecidas en sajales armonizadas mediante la función de Weibull $f(x) = (c/b)((x-a)/b)^{c-1} \exp[-((x-a)/b)]$, donde $f(x)$ es el número de árboles por clase diamétrica y x la clase diamétrica; a , parámetro de partida; b , parámetro de escala; c , parámetro de forma; se indica el coeficiente de determinación (R^2) y el porcentaje de sajo. Uvata: 7 años; $a = 0$; $b = 7,7$; $c = 2,7$; San Isidro: 10 años aprox.; $a = 0$; $b = 10,4$; $c = 2,2$; Pambul: 26 años aprox.; $a = 6$; $b = 21,3$; $c = 3,9$.

donde:

n_i = número de individuos en la iava especie,

k = proporción del espacio del nicho ocupada por cada especie(0,1687),

$$C_k = [1 - (1 - k)^s]^{-1} = 1,0099.$$

El valor k se estima iterativamente de acuerdo con el procedimiento sugerido por Magurran (1988).

La prueba de $\chi^2_c = 21,5$ indicó que no había diferencias ($P > 0,5$; 24 grados de

libertad) entre las frecuencias observadas y las calculadas y, por tanto, que la abundancia de las especies se ajusta al modelo (Figura 4).

Figura 3. Regresión lineal entre el logaritmo del número de árboles por hectárea (M) y el logaritmo del diámetro promedio cuadrático (g) en 133 parcelas levantadas en sajes (sajo 84,2 % con base en 121 parcelas). Se presentan las bandas de confianza del 95%.

En un cuangarial de la vereda El Esterón: $N = 306$; $S = 17$ especies; 5000 m², la frecuencia de las especies de árboles con $D \geq 10$ cm se ajustó a la serie

$$\alpha x, \alpha \frac{x^2}{2}, \dots, \alpha \frac{x^n}{n},$$

logarítmica

con $\alpha = 4,79090$ y $x = 0,98105$. Estos valores se calcularon siguiendo el

procedimiento iterativo sugerido por Magurran (1988). Por cuanto $\chi_c^2 = 1,5$ resultó menor que el χ^2 tabulado para $P > 0,5$ con 3 grados de libertad, no hay diferencias entre el modelo y los datos. Los sajes no ajustaron a ninguno de los modelos de abundancia mencionados por su alta homogeneidad específica.

De acuerdo con Magurran (1988) las comunidades pioneras o con pocas especies tienden a ajustarse al modelo de distribución de series geométricas; a medida que la sucesión avanza, o que las comunidades tienen un mayor número de especies, los modelos que mejor explican la abundancia de individuos por especie por lo regular son la distribución en serie logarítmica y la log-normal. Las comunidades climácicas, o con muchas especies, tienden a ajustarse a las distribuciones log-normal y *broken stick* por cuanto albergan un mayor número de especies distribuídas más equitativamente. Los resultados obte-

nidos en los bosques de *guandal* parecen confirmar ésta tendencia tanto en el *guandal* mixto (San Isidro) como en el cuangarial (El Esterón) por cuanto son comunidades con baja riqueza de especies de árboles, las cuales se ajustaron a una serie geométrica y a una serie logarítmica, respectivamente.

Figura 4. Gráfico de la abundancia de las especies de árboles con $D \geq 10$ cm observada y estimada mediante una serie geométrica en un *guandal* mixto ($k = 0,1687$; $C_k = 1,0099$; $N = 495$; $S = 25$ especies).

Riqueza y diversidad de especies de árboles

En la Tabla 1 se han calculado varios

índices de riqueza y diversidad de especies de árboles en las comunidades denominadas *guandal* mixto, cuangarial y sajal del delta del río Patía. Como medida de la dominancia se ha empleado el recíproco de Simpson (Krebs, 1989)

Donde:

$1/D'$ = número de especies igualmente comunes requeridas para generar la heterogeneidad observada en la muestra,

$$1/D' = \sum \left(\frac{N(N-1)}{n_i(n_i-1)} \right)$$

n_i = número de individuos de la iava

N = número total de individuos en la muestra.

$$E = \frac{H'}{H' \max}$$

especie,

La equidad (E) o desorden relativo se ha calculado con base en el índice de equidad de Shannon-Wiener (Krebs, 1988).

donde:

N = total de individuos en la muestra.

$H' \max = \ln S$, nits/individuo,

S = número de especies en la muestra.

$$H' = -\sum p_i \ln p_i,$$

La cantidad media de información por individuo se ha determinado con el índice de Shannon-Wiener, el cual evalúa básicamente la riqueza florística (Magurran, 1988).

donde:

H' = nits/individuo,

$p_i \cong n_i/N$: proporción de individuos de la iava especie en la muestra,

n_i = número de individuos en la iava especie,

En las Figuras 5 a 7 se presenta la evolución de tres índices de diversidad: número de especies, recíproco de Simpson ($1/D$) y exponencial de Shannon $e^{H'}$ siguiendo la idea del modelo de Hill (1973) quien las denomina N_0 , N_1 y N_2 , respectivamente.

Esta forma de expresar los índices tiene la virtud de que todos ellos se expresan en las mismas unidades, especies, comparables y representables en una sola gráfica. En la Figura 5 se ha representado la evolución de éstos índices para el *guandal* mixto, el más diverso de los representados en la Tabla 1; la Figura 6 representa las parcelas 9 y 10 correspondientes al tipo de bosque cuangarial (Tabla 1). La Figura 7 el conjunto de las parcelas 11 y 12 (Tabla 1) correspondientes al bosque o asociación sajal. Las figuras siguen la idea de los cuadrantes acumulados de Pielou (Magurran, 1988). Lo primero que revelan las tres figuras es la gran sensibilidad del número de especies al área, siendo, por supuesto, una tendencia más quebrada cuando se emplea una sola aleatorización que cuando se promedian las diez aleatorizaciones.

Rollet (1978) comenta que en los bosques tropicales turbosos el número de especies crece muy rápidamente al principio para luego crecer con gran lentitud. Esto parece confirmarse en las curvas especie-área de los bosques de *guandal*.

Tabla 1. Caracterización de la riqueza y diversidad de especies de árboles con diámetro normal $D > 10$ cm en parcelas de los bosques de *guandal* características de las asociaciones o comunidades forestales *guandal* mixto, cuangarial y sajal.

Parcela	Tamaño ha	Especie más abundante %	No. de árboles (árb/ha)	No. de árboles (árb./par.)	No. de especies (esp./par.)	Simpson ($1/D$) (Especies)	Shannon (H') (Nits/indiv.)	Equidad (E)
GUANDAL MIXTO								
1. San Isidro	1	Mazamorro (15)	650	650	37	13,164	2,881	0,798
2. Naidizales	1	Cuángare (22)	642	643	32	9,367	2,572	0,742
3. Cepangué 3	0,5	Balsamacho (20)	592	296	28	10,175	2,693	0,808
4. Cepangué 4	0,5	Balsamacho (31)	602	301	26	7,355	2,486	0,763
5. Güinul	0,5	Naidí (25)	724	362	35	7,965	2,542	0,715
<i>E. bootstrap</i> ^a				265	30	10,810	2,700	0,792
Des. estándar ±				40	4	2,375	0,167	0,029
Li-Ls ^b				263-268	30-31	10,663-10,957	2,690-2,711	0,791-0,794
CUANGARIAL								
6. Esterón 1 y 2	1,47	Cuángare (36)	907	1333	42	4,708	2,119	0,567
7. Brazo Largo y Zanca Seca	1,35	Cuángare (26)	907	1224	47	6,082	2,449	0,636
8. Guabillales	0,5	Cuángare (34)	1016	508	37	6,498	2,495	0,691
9. Esterón 3	0,5	Cuángare (28)	642	321	23	6,587	2,449	0,781
10. Esterón 5	0,5	Cuángare (34)	470	235	21	5,716	2,160	0,710
<i>E. bootstrap</i>				366	29	5,542	2,276	0,677
Des. estándar ±				117	6	1,066	0,227	0,048
Li-Ls				359-373	29-30	5,476-5,608	2,262-2,290	0,674-0,680
SAJAL								
11. Cepangué 1	0,5	Sajo (76)	1132	566	9	1,692	0,977	0,361
12. Cepangué 2	0,5	Sajo (80)	1218	609	9	1,559	0,891	0,297
13. Esterón 4	0,5	Sajo (76)	344	172	8	1,718	0,963	0,463
14. Esterón 6	0,208	Sajo (66)	1856	386	15	2,183	1,253	0,463
<i>E. bootstrap</i>				392	11	2,039	0,999	0,408
Des. estándar ±				78	3	0,754	0,423	0,145

Li-Ls	387-396	11-11	1,993-2,086	0,973-1,025	0,399-0,417
-------	---------	-------	-------------	-------------	-------------

a Estimado *bootstrap*: todas las parcelas de cada comunidad fueron agrupadas y subdivididas en bloques de 100 m² y numeradas de 1 a *n*, desde un bloque escogido al azar se contaban 40 bloques completando 4000 m² y se calculaban los índices. El estimado *bootstrap* es el promedio de 1000 datos.

b Li-Ls: Límite inferior menos límite superior del intervalo de confianza calculado con $P = 0,05$.

Tanto una sola aleatorización como el promedio de las diez aleatorizaciones acumuladas muestra en las tres figuras que, a partir de un determinado número de cuadrantes, todos los índices se estabilizan. Magurran (1988) opina que el área mínima para muestrear una comunidad podría ser el área en que sus índices de diversidad se estabilicen. Con base en la curva producto de las diez aleatorizaciones esto sucede en los *guandales* mixtos y cuangariales aproximadamente a partir de los 4000 m² y en los sajales a partir de los 2000 m². Este resultado permite comparar, dentro de cada tipo de bosque, índices de parcelas de tamaños diferentes, siempre que superen el área mínima requerida para que se estabilicen dichos índices. Ello se cumple, por cuanto en

los *guandales* mixtos y los cuangariales el área mínima muestreada fue de 5000 m² y en los sajales de 2080 m². Se considera también (Magurran, 1988) que al comparar varias comunidades se debe emplear el área mínima de la comunidad más diversa. Esto también se cumple, con excepción de la parcela 14 en los sajales (Tabla 1). Se empleó el estimador *bootstrap* (Caswell, 1989; Krebs, 1989) de acuerdo con el procedimiento explicado en las notas de pie de página a y b de la Tabla 1, para comparar estadísticamente en 4000 m² el número de árboles, el número de especies así como los índices de Simpson, Shannon y de equidad. El criterio de comparación fue la *t* de Student (Tabla 2).

Figura 5. Curva de diversidad de árboles con $D \geq 10$ cm en una parcela de 1 ha (100 m x 100 m) de la vereda San Isidro correspondiente a un *guandal* mixto. Para cada uno de los tres índices se superpone una tendencia producto de promediar diez aleatorizaciones de cuadrantes de 100 m² (10 m x 10 m) a los que se les calculan los índices de manera acumulativa (curvas con tendencia menos divagante), así como una de las diez aleatorizaciones acumuladas empleadas para el promedio.

La Tabla 2 revela un gradiente de reducción de todos los índices de

diversidad de árboles con $D \geq 10$ cm desde el tipo de bosque o comunidad *guandal* mixto, pasando por el cuangarial, hasta el sajal donde se revelan condiciones de homogeneidad con pocos precedentes en los bosques tropicales influidos por aguas dulces. En los *guandales* mixtos la especie más abundante representa en promedio 23% de la abundancia. Entre las cinco parcelas en sólo dos la misma especie fue la más abundante. El número de especies en las 3,5 ha fue de 67. En los cuangariales la especie más abundante siempre fue el cuángare con 32% en promedio. Aunque el número de especies acumuladas en las 4,32 ha resultó ser 58, inferior al *guandal* mixto, el número de especies en los 4000 m² fue muy parecido: 30 ± 4 (\pm la desviación estándar) en el *guandal* mixto y 29 ± 6 en el cuangarial. No obstante la Tabla 2 revela diferencias estadísticas en este criterio.

Ambas comunidades resultaron muy superiores a las 11 ± 3 especies encontradas en lo 4000 m² de los sajales y que las 19 registradas en los 1,708 ha muestreadas. En las parcelas de los sajales 74% de los árboles fueron sajos. La comparación de las medias entre el cuangarial y el sajal arroja un valor enorme de $t = 85$ con 1998 grados de libertad, lo que asegura que el número de especies es diferente para $P < 0,001$ (Tabla 2). En las demás comparaciones t fue aún mayor.

Whitmore (1975) describe los bosques sobre pantanos de turba del estuario de

Baram, en Sarawak, los cuales tienen alguna similitud en cuanto a su estructura, fisonomía, diversidad, suelos y existencia de aguas negras, con los bosques de *guandal* del delta del río Patía. Estos bosques se desarrollan en zonas concéntricas entre dos ríos y los ha clasificado desde Tipo 1 hasta 6, siendo los de Tipo 1 los más cercanos a los ríos y los de Tipo 6 los más alejados y que ocupan la parte central de la llanura. En esta misma dirección sus catenas muestran desde los bosques más diversos y con los árboles más corpulentos (Tipos 1 a 3), denominados bosques mixtos pantanosos con doseles entre 42 y 54m, para luego aparecer una asociación de *Shorea albida-Litsea crassifolia - Parastemon spicatum* (Tipo 4) cuyo dosel frisa los 37 m de altura y que, a su vez, da lugar a otra asociación (Tipo 5) de *Tristania- Parastemon - Pallaquium* cuyo dosel de 12 a 23m de altura es continuo. Finalmente, se presenta el Tipo 6 que es una asociación abierta de *Combreto-carpus dactylocladus* cuyo dosel se encuentra entre 12 y 18 m de altura. En este mismo sentido tiende a disminuir la riqueza de árboles en la catena en parcelas de 232 m²: Tipo 1, 34 especies; Tipo 2, 28 especies; Tipo 3, 10 especies; Tipo 4, 9 especies; Tipo 5, 6 especies, Tipo 6; 6 especies. Siguiendo los tipos de bosque el nivel del suelo asciende desde el río hasta unos 6 m; igual tendencia se observa en la profundidad de la turba siendo casi nula cerca de los ríos y de varios metros de

profundidad en las zonas concéntricas centrales formando una especie de lente biconvexo. Según Whitmore (1975) dicho patrón de zonación es común en este tipo de bosques en el sudeste asiático.

Figura 6. Curva de diversidad de árboles con $D \geq 10$ cm en una parcela de 1 ha (Resultante de unir dos parcelas de 100 m x 50 m cada una) de la vereda El Esterón correspondiente a un cuangarial. Para cada uno de los tres índices se superpone una tendencia producto de promediar diez aleatorizaciones de cuadrantes de 100 m² (10 m x 10 m) a los que se les calculan los índices de manera acumulativa (curvas con tendencia menos divagante), así como una de las diez aleatorizaciones acumuladas empleadas para el promedio .

Un patrón similar pareciera existir en los *guandales* aquí descritos, equivaliendo los *guandales* mixtos a los Tipos 1 a 2; los cuangariales al Tipo 3 y los sajales a los Tipos 4 y 5. El tipo 6 quizá no tiene equivalente en los bosques de *guandal*. No obstante, no se ha demostrado en los bosques de *guandal* la existencia del microrrelieve en forma de domo o lente biconvexo que caracteriza los humedales

forestales turbosos del sudeste asiático (Whitmore, 1975, 1980; Richards, 1952), quizá por ser de evolución más reciente (comunicación personal del Prof. Doctor Heino von Christen). La turba más profunda hasta ahora datada en los bosques de *guandal* (cerca de 7 m) arrojó 4370 ± 70 años AP según análisis de C^{14} 82335 de Beta Analytic (del Valle, 1996); las del sudeste asiático son más profundas, hasta de 20 m según Whitmore(1975) y, probablemente, más antiguas.

Estudios palinológicos llevados a cabo en los bosques pantanosos del delta del río Baram han mostrado que la secuencia catenaria de tipos de bosques representa una sucesión temporal. En el fondo, a 13 m de profundidad, se alcanzó una arcilla compacta y sobre ella polen de mangles, luego una asociación de *Campnosperma coriaceum* - *Cystostachys lakka* - *Salacca conferta* seguidas luego por las seis comunidades citadas (Whitmore, 1975). Los estudios palinológicos podrían revelar una sucesión similar en los bosques de *guandal*. Hipotéticamente podría esperarse encontrar comunidades de árboles en el siguiente orden: polen de mangle (*Rizophora* entre otros) en las turbas y sedimentos más profundos, luego nato (*Mora megistosperma*) y naidí (*Euterpe oleraceae*), poniendo de presente una progresiva disminución de la salinidad, hasta que aparezca el sajo, especie típica de humedales dulciacuícolas, luego el cuángare para finalizar con especies del *guandal* mixto en la medida que el levantamiento relativo

del suelo mejore el drenaje. Es decir, que la misma secuencia o hidrosera (Richards, 1952) hoy existente desde los manglares, tierra adentro, hasta los *guandales* mixtos (manglar, natal, naidizal, sajal, cuangarial, *guandal* mixto), debe registrarse en los sedimentos y turbas desde el fondo, cuando la gran depresión de la geosinclinal Bolívar se colmató con sedimentos, hasta la situación actual. A grandes rasgos, esta podría ser la secuencia de la sucesión primaria allí ocurrida. Van der Hammen (1992) describe un proceso algo similar en las costas de Guyana y Surinam.

Se estima que la disminución de la diversidad de árboles desde los *guandales* mixtos hasta los sajales se debe al aumento de factores limitantes producidos tanto por el anegamiento permanente como por la pobreza y acidez de los suelos más turbosos que caracterizan los sajales (del Valle, 1996). Tales patrones de disminución de la diversidad se han descrito desde Richards (1952), y luego por Whitmore (1980,1975), quien menciona rodales puros de naturaleza tanto secundaria como primaria en bosques pantanosos de aguas dulces de *Campnosperma brevipetiolatum* y de la palma sagú (*Metroxylon sagu*) en Nueva Guinea, así como de *Campnosperma coriaceum* en Malasia, de la especie gregaria *Shorea albida* que domina varios bosques de turba en Borneo (Whitmore, 1980), y de *Campnosperma macrophyllum* que, según Richards (1952), forma rodales casi puros en los bosques pantanosos de

turba en el delta del río Moesi en Sumatra.

Igualmente, en la Amazonia existen comunidades prácticamente puras de la palma *Mauritia flexuosa* en suelos

El rango de la riqueza de especies de árboles con $D \geq 10$ cm en una hectárea de diversos bosques tropicales del mundo se sitúa entre 40 y 300 especies (Richards, 1952; Whitmore, 1975; Bernhard-Reversat *et al.*, 1980; Proctor, 1983; Gentry, 1988, 1990; Londoño, 1993; Boontawee *et al.*, 1995). En este contexto aun los *guandales* mixtos se pueden considerar como de baja riqueza de árboles por cuanto en una hectárea sólo se encontraron 28 y 37 especies de árboles y en las 3,5 ha 67 especies. Las otras dos comunidades o tipos de bosque son aun más pobres en especies de árboles como lo revela la Tabla 1. Los

permanente-mente encharcados (Pires y Prance, 1985; Urrego, 1997).

guandales se pueden comparar con bosques donde el suelo mal drenado limita la diversidad de los árboles tales como los bosques de *Mora excelsa* de la Guayana Británica, donde esta especie representa 23,4% de todos los árboles con $D \geq 10$ cm y en 1,5 ha de bosque se registraron 60 especies de árboles (Richards, 1952). Igualmente, algunos bosques de *vársea* de la Amazonia también reflejan tal reducción de la diversidad por efecto del anegamiento temporal. Campbell *et al.* (1986) reportaron en 0,5 ha 40 especies de árboles, cifra muy cercana a las 35 halladas en la parcela Güinul (Tabla 1).

Figura 7. Curva de diversidad de árboles con $D \geq 10$ cm en una parcela de 1 ha (Resultante de unir dos parcelas de 100 m x 50 m cada una) de la vereda Cepangué

correspondiente a un sajal. Para cada uno de los tres índices se superpone una tendencia producto de promediar diez aleatorizaciones de cuadrantes de 100 m² (10 m x 10 m) a los que se les calculan los índices de manera acumulativa (curvas con tendencia menos divagante), así como una de las diez aleatorizaciones acumuladas empleadas para el promedio.

Duivenvoorden y Lips (1993) señalan que en los bosques cercanos al río Caquetá el número de especies de árboles disminuía en la medida que el drenaje era más limitante: mayor en los paisajes sin ésta limitación, intermedio en los paisajes con suelos moderadamente bien drenados y bajo cuando los suelos eran mal drenados. Urrego (1997) obtuvo resultados similares en la Amazonia. Londoño (1993) encontró 190 especies con $D \geq 10$ cm en una hectárea de un bosque de tierra firme en la cuenca del río Caquetá, en tanto que en un bosque de

Aunque se ha publicado muy poca información acerca de los índices de Simpson ($1/D$), Shannon (H') y de equidad (E) para áreas, dimensiones, forma de calcular a Simpson, base de logaritmos (Shannon) y tamaños similares a los aquí reportados (Tabla 1) se puede anticipar la conclusión de que aún en los *guandales* mixtos estos índices están entre los más bajos conocidos para bosques tropicales húmedos.

Los correspondientes a los cuangariales y, en especial, a los sajales no tienen parangón por lo bajos entre la literatura disponible para compararlos. Por cuanto los citados índices son mucho menos sensibles al área que el número de especies, como ya se había mencionado, es posible hacer comparaciones aunque las áreas no sean

vársea, esporádicamente inundado, sólo registró 147 especies para igual área y clases de tamaño. Londoño (1993) encontró en once estudios donde se evaluó el número de especies de árboles con $D \geq 10$ cm en parcelas de 1 ha (100 m x 100 m) en los bosques de tierra firme de la Amazonia, que la cifra varió desde 94 hasta 300 especies; para tamaños y áreas iguales en seis estudios llevados a cabo en bosques de *vársea* se obtuvieron entre 36 y 165 especies.

exactamente iguales. Bongers (1988) encontró en dos parcelas de 1 ha y 0,5 ha en los bosques húmedos tropicales de los Tuxlas, México, los siguientes índices para los árboles, escandentes y arbustos con $D \geq 10$ cm: ($1/D$) 18,5 y 17,2; Shannon (H') 3,68 y 3,44; equilibrio (E) 0,82 y 0,85, respectivamente. Connell *et al.*, (1984) calcularon H' y E para árboles con $D \geq 10$ cm en dos sitios de bosques tropicales de Australia. En el sitio 1 en 16 ha, $H' = 4,070$ y $E = 0,850$; en el sitio 2 en 19 ha $H' = 3,321$ y $E = 0,770$. En los bosques amazónicos de Araracuara Londoño (1993) encontró en los bosques de tierra firme para 0,5 ha lo siguiente: $H' = 4,419$; $1/D = 62,5$, $E = 0,905$, en todos los casos para $D \geq 10$ cm. En el mismo

sitio para 1,0 ha e igual tamaño, los índices fueron: $H' = 4,620$, $1/D = 66,66$, $E = 0,880$. En un bosque de *vársea* Londoño (1993) reportó los siguientes resultados para la misma clase de tamaño: en 0,5 ha, $H' = 4,091$, $1/D = 32,258$, $E = 0,874$ y en 1,0 ha $H' = 4,200$, $1/D = 28,571$, $E = 0,842$. Boontawee *et al.* (1995) clasifican los bosques de Tailandia en ocho ecosistemas siendo los más diversos los Bosques Tropicales Húmedos con índices de Shannon entre 5 y 6,2 para diámetros mayores de 4,5 cm (no especifica el área), y los menos diversos los Bosques Secos de Dipterocarpaceas con índices de Shannon entre 1,9 y 3,0. Como se aprecia en la Tabla 1 en los *guandales* mixtos $1/D$ fluctuó entre 7,3 y 13,2, H' entre 2,5 y 2,9 y E entre 0,71 y 0,81; en los cuangariales $1/D$ varió entre 4,7 y 6,6; H' entre 2,2 y 2,5; E entre 0,57 y 0,78; en los sajales $1/D$ varió entre 1,2 y 2,7; H' entre 0,4 y 1,4 y E entre 0,19 y 0,57.

Para los índices de Simpson, Shannon, equidad y número de especies, se calculó el estimador *bootstrap* para 4000 m² (Tabla 1), y usando pruebas de *t* de Student (Tabla 2) se encontró que todos diferían estadísticamente con

Tabla 2. Comparación mediante la prueba de *t* de Student de las medias de diversos criterios estructurales. Las medias y la desviación estándar se calcularon mediante el procedimiento *bootstrap* en parcelas de 4000 m² (Tabla 1). Por cuanto todos los valores de *t* calculados (*tc*) superan ampliamente la *t* tubular (3,29) para $P < 0,001$, en todas se rechaza la hipótesis de igualdad entre las medias. (1998 grados de libertad).

Variable

$P < 0,001$. En todos se detectó esta secuencia *guandal* mixto > cuangarial > sajal. Con esto se demuestra estadísticamente que los bosques mixtos, los cuangariales y los sajales muestreados presentan diferente diversidad y riqueza de árboles.

Relaciones entre las dimensiones de los árboles

Altura (*h*) en función del diámetro normal (*D*). La relación entre las dimensiones de los árboles son elementos estructurales importantes, tanto para caracterizar la vegetación como para estimar unas variables en función de otras, lo que es de gran ayuda en la dasonomía.

	Guandal mixto (G.M.)	Cuangaral (C.) (S.)	Sajal
N^a	G.M. vs C. $t_c = 577$	C. vs S. $t_c = 106$	
S^b	G.M. vs C. $t_c = 98$	C. vs S. $t_c = 85$	
I/D'	G.M. vs C. $t_c = 1430$	C. vs S. $t_c = 1896$	
H^d	G.M. vs C. $t_c = 47$	C. vs S. $t_c = 1713$	
E^e	G.M. vs C. $t_c = 1474$	C. vs S. $t_c = 106$	

^a N = número de árboles. ^d H = índice de Shannon.

^b S = número de especies. ^e E = índice de Shannon

^c I/D' = índice de Simpson

La Figura 8 muestra las nubes de puntos correspondientes a la relación entre la altura total y el diámetro normal o a la altura del pecho para sajo, cuángare y el resto de las especies, así como para el conjunto de todas las especies arbóreas. La nube de puntos correspondiente a sajo tiene forma de ojiva, en tanto que la de cuángare tiene forma de "cola de cometa".

De acuerdo con Pires (1980) estas son las formas típicas para las especies exigentes en luz y tolerantes a la sombra, respectivamente, como en efecto es el caso aquí mencionado.

Para relacionar funcionalmente la altura (h) con el diámetro normal (D) para el sajo, el cuángare y el resto de las especies, se ajustó, mediante una regresión anidada, el modelo alométrico simple con base en los pares de valores registrados en la Figura 8. Tanto las dispersiones en "cola de cometa" como en

"ojiva" revelan que la varianza no es homogénea. Ello se caracteriza como heterocedasticidad y viola uno de los principios de la regresión por mínimos cuadrados. Diversos autores (Bell, 1984; Neter *et al.*, 1983) recomiendan linealizar la función mediante transformación logarítmica; ello tiene la virtud de homogeneizar la varianza. Tal recomendación se siguió en este documento para remediar este efecto de los residuales. Igual procedimiento se siguió para relacionar el diámetro de copa (\emptyset) en función del diámetro normal (D) así como la altura (h) en función del diámetro de copa (\emptyset). Los estimadores de los parámetros de estas regresiones se presentan en la Tabla 3 correspondientes al modelo

$$\ln(Y) = (\alpha_1 + \alpha_2 I_1 + \alpha_3 I_2) + (\beta_1 + \beta_2 I_1 + \beta_3 I_2) \ln(X)$$

donde:

$Y = h$ ó \emptyset en m,

$X = D$ en cm, ó h en m,

$\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \beta_1, \beta_2, \beta_3$ = son parámetros que se estimaron por mínimos cuadrados,

$I_1 = 1$ para sajo; $I_1 = 0$ para otras especies,

$I_2 = 1$ para cuángare; $I_2 = 0$ para otras especies.

Las líneas de regresión indican que, dentro del rango de las observaciones, el sajo siempre tiene una mayor altura para cualquier diámetro normal que el cuángare y que el resto de las especies;

La función $\emptyset = f(D)$ en el cuángare es una curva cóncava hacia abajo la cual se mantiene por encima de la del sajo, cuya tendencia es básicamente lineal hasta $D < 60$ cm y, por tanto, con mayores diámetros de copas (Figura 9). Para los sajós más grandes ($D = 70$ cm), el sajo muestra una copa estrecha ($\emptyset = 10,5$ m) casi igual a la del cuángare para igual diámetro de fuste; a partir de este punto el cuángare continúa aumentando el diámetro normal y de copa desarrollando copas mayores que las del sajo. Indudablemente, las altas densidades en términos de área basal y número de árboles por hectárea encontradas en los sajales tienen relación con su tendencia a desarrollar menores diámetros de copa. Las demás especies del *guandal*, en conjunto, desarrollan diámetros de copas mayores que el sajo o el cuángare. Al sajo lo superan en 2,5 m para $D \geq 20$ cm.

En el sajo la relación \emptyset/D es casi constante, en torno de 15. Para cuángare la relación \emptyset/D es variable: 23, 17 y 14

diferencias que se hacen más notables en los árboles con diámetros menores y se atenúan en los mayores, hasta 70 cm, diámetro máximo registrado para la especie. A partir de allí el cuángare, especie que puede alcanzar y aun superar los 100 cm de diámetro normal (Lamb, 1959), desarrolla las mayores alturas entre todas las especies presentes en este bosque.

Diámetro de copa (\emptyset) en función del diámetro normal (D)

para diámetros normales de 20, 40 y 70 cm, respectivamente; para iguales diámetros normales la relación \emptyset/D para las demás especies de los bosques de *guandal* fue: 25, 22 y 18. Comparando estos resultados con la información revisada por Rollet (1978) quien informa que en los bosques tropicales de América (Amazonia) y Asia (Filipinas) los árboles dominantes presentan un cociente promedio \emptyset/D entre 30 y 33, se concluye que las especies arbóreas de los bosques de *guandal* presentan bajos cocientes \emptyset/D , en especial el sajo y el cuángare. La arquitectura monopódica-escuriente de estas dos especies y su buen control epinástico, probablemente expliquen en parte este resultado; pero la historia de la explotación recurrente de estos bosques también influye por cuanto ha conducido a la eliminación de muchos árboles emergentes que debieron desarrollar grandes copas.

Con frecuencia se emplea la regresión opuesta ($D = f(\emptyset)$) con el fin de estimar el

diámetro normal de los árboles emergentes y del dosel, visibles en fotografías aéreas. Ello permite llegar a estimaciones preliminares del volumen o de la biomasa de los bosques, dada la ajustada relación existente entre estas variables y el cuadrado del diámetro normal (Rollet, 1978).

Altura total (h) en función del diámetro de copas (\emptyset)

Entre la regresiones (Tabla 3) ésta fue la que alcanzó los ajustes más deficientes de acuerdo con el coeficiente de determinación ($R^2=50,33\%$) y los valores más bajos de t , en especial para α_2 ($t = 0,8$) el cual es válido sólo para sajo ($I=1$) y con nivel bajo de significación estadística ($P=0,43$). Al dibujar las tres últimas líneas de regresión se pone de presente que en esta característica el sajo es diferente de las demás especies de los bosques de *guandal* (Figura 10). El cuángare y el resto de las especies de árboles de los bosques de *guandal* tienen comportamientos similares. El sajo es diferente por cuanto hasta los 20 m de altura total su diámetro de copa aumenta muy lentamente, para luego crecer con gran rapidez entre los 20 y los 27 m de altura. Esta función es también útil en inventarios forestales con fotografías aéreas, por cuanto permite estimar la altura de los árboles cuyas copas se registran en las fotos.

Tabla 3. Estimadores de los parámetros de la regresión anidada calculada para la altura total (h) en función del diámetro normal (D), el diámetro de copa (\emptyset) en función del diámetro normal y la altura en función del diámetro de copa para árboles de los bosques de guandal. h y \emptyset en m y D en cm. Para cada estimador se presenta el valor de t Student y su probabilidad (P).

No.	Regresión ^a	Estimadores						Pares de datos (n)				
		α_1	α_2	α_3	β_1	β_2	β_3	R^2	Sajo	Cuángare	Resto	Total
1	$h = f(D)$	0,6328	0,8385	-0,0478	0,77043	-0,1734	0,0224	0,852	1940	964	2619	5523
	t	47,9	22,5	-1,3	129,7	-13,2	1,7					
	$P > t $	0,0000	0,0001	0,2003	0,0000	0,0001	0,0964					
2	$\emptyset = f(D)$	1,1451	1,2407	0,3060	1,0219	-0,4976	-0,0862	0,7022	1132	492	1304	2928
	t	51,0	34,0	5,6	68,5	-17,9	-2,4					
	$P > t $	0,0000	0,0001	0,0001	0,0000	0,0001	0,0190					
3	$h = f(\emptyset)$	-0,7124	0,1632	0,3797	0,8397	-0,2903	-0,1839	0,5033	1113	508	1340	2961
	t	-16,9	0,8	3,8	49,5	-4,4	-4,8					
	$P > t $	0,0001	0,42	0,0002	0,0000	0,0001	0,0001					

^A Modelos de regresión $\ln(Y) = (\alpha_1 + \alpha_2 I_1 + \alpha_3 I_2) + (\beta_1 + \beta_2 I_1 + \beta_3 I_2) \ln(X)$,

$I_1 = 1$ para sajo; $I_1 = 0$ para otras especies,

$I_2 = 1$ para cuángare; $I_2 = 0$ para otras especies

Figura 8. Líneas de regresión y nubes de puntos para la regresión alométrica simple $h = f(D)$ en los bosques de guandal.

Figura 9. Líneas de regresión y nubes de puntos para la regresión alométrica simple $\emptyset = f(D)$ en los bosques de guandal.

Figura 10. Líneas de regresión y nubes de puntos para la regresión alométrica simple $h = f(\emptyset)$ en los bosques de guandal.

Índice de valor de importancia (IVI)

Por ser el resultado de la suma de la abundancia, la frecuencia y la dominancia, expresadas todas en forma relativa, el IVI detecta las especies que mayor peso tienen en la comunidad. Las especies más abundantes, más uniformemente distribuidas y de mayor tamaño, tenderán a alcanzar los mayores índices. En las Tablas 4 a 6 se presentan sendos cálculos del IVI para parcelas de una hectárea representativas de las asociaciones o comunidades *guandal* mixto, cuangarial y sajal. La primera, San Isidro, había sido intervenida hacía 20 años; la segunda parcela, El Esterón, aparentemente no había sido previamente explotada, y la tercera, Cepangué, venía recuperándose después de una intervención ocurrida hacía unos 26 años.

Como parcela representativa del *guandal* mixto se presenta la parcela San Isidro (Tabla 4), localizada cerca de un dique natural del río Sanquianga donde el grado de anegamiento en los bosques de *guandal* es menor. De hecho, lugares como éste se suelen habilitar para cultivar el plátano cavando zanjas que mejoran el avenamiento. La parcela tiene una baja riqueza de sólo 37 especies de árboles con $D \geq 10$ cm, comparada con lo que es usual en los bosques tropicales en los que corrientemente se citan cifras de 40 a 300 especies diferentes de árboles con $D \geq 10$ cm en una hectárea (Londoño, 1993) debido, seguramente, a las condiciones de anegamiento del suelo.

Cinco especies comparten índices relativamente similares (24 a 35) sumando entre ellas el 49% del IVI total. La especie de mayor importancia es el cuángare seguida, muy de cerca, por el mazamorro (*Psychotria santaritensis*), árbol pequeño a mediano del sotobosque y el subdosel. Además de las especies mencionadas las otras tres son la palma cecilia (*Euterpe precatória*), la palma zancona (*Socratea exorrhiza*) y balsamacho (*Alchornea leptogyna*). Esta tabla permite concluir que no hay una especie que acapare por sí sola una gran proporción del IVI, de allí su nombre de *guandales* mixtos. El área basal, relativamente baja (17,9 m²/ha), se explica por la explotación selectiva a que estuvo sometido el bosque, existiendo aun especies pioneras de gran porte como el balsamacho cuya baja frecuencia y alta abundancia y dominancia, indica que sus individuos son relativamente grandes ($\bar{d} = 19$ cm) y con patrón gregario, quizá por haber tenido su origen en los claros producidos en la última intervención del bosque. También se encuentra el sajo, su condición de especie heliófita y su gran dimensión promedio ($\bar{d} = 30$ cm) sugieren que su ingreso data de la época del disturbio. Igual explicación cabría para otras especies heliófitas tales como el camarón.

La parcela El Esterón, cercana a la quebrada del mismo nombre, municipio Francisco Pizarro, se ha empleado para caracterizar un cuangarial. Obtenida de sumar las áreas de dos parcelas cercanas de 5000 m² cada una (Tabla 5).

Tabla 4. Cálculo del índice de valor de importancia (IVI) para una parcela representativa de la asociación *guanadal* mixto localizada en la vereda San Isidro, Olaya Herrera: Área 1 ha (100 m x 100 m); se incluyeron todos los árboles con $D \geq 10$ cm.

No.	Especie	Abundancia		Frecuencia ^a		Dominancia ^b		IVI ^c
		Abs. (No.)	Rel. (%)	Abs. (No.)	Rel. (%)	Abs. (m ² /ha)	Rel. (%)	
1	<i>Otoba gracilipes</i> (cuángare)	51	7,846	0,31	6,78	3,622	20,254	34,879
2	<i>Psychotria santaritensis</i> (mazamorro)	100	15,385	0,46	10,169	1,332	7,447	33,001
3	<i>Euterpe precatoria</i> (cecilia)	58	8,923	0,69	15,254	0,774	4,33	28,507
4	<i>Socratea exorrhiza</i> (mulata)	55	8,462	0,62	13,559	0,772	4,319	26,339
5	<i>Alchornea leptogyna</i> (balsa macho)	72	11,077	0,08	1,695	2,027	11,333	24,105
6	<i>Cenocarpus mapora</i> (chopililla)	48	7,385	0,38	8,475	0,474	2,65	18,509
7	<i>Matisia</i> cf. <i>idroboi</i> (vainillo)	36	5,538	0,31	6,78	0,878	4,909	17,227
8	<i>Campnosperma panamensis</i> (sajo)	24	3,692	0,15	3,39	1,665	9,314	16,396
9	<i>Alchorneopsis floribunda</i> (camarón)	35	5,385	0,08	1,695	1,336	7,472	14,552
10	<i>Cespedezia macrophylla</i> (pacora)	39	6,000	0,08	1,695	1,024	5,724	13,419
11	<i>Hyeronima</i> sp. (mascarey)	26	4,000	0,08	1,695	0,934	5,226	10,921
12	<i>Eugenia</i> sp. (guayabillo)	10	1,538	0,23	5,085	0,187	1,044	7,667
13	<i>Hernandia didymantha</i> (aguacatillo)	5	0,769	0,15	3,39	0,271	1,517	5,676
14	<i>Terminalia amazonia</i> (roble)	12	1,846	0	0	0,322	1,802	3,648
15	<i>Isertia pittierii</i> (mapán)	10	1,538	0	0	0,352	1,967	3,505
16	<i>Ocotea oblonga</i> (chimbusa)	3	0,462	0,08	1,695	0,215	1,204	3,36
17	<i>Ficus hartwegii</i> var. <i>tumacana</i>	1	0,154	0,08	1,695	0,252	1,407	3,256
18	<i>Tovomita weddelliana</i> (manglillo)	6	0,923	0,08	1,695	0,084	0,472	3,09
19	<i>Rheedia edulis</i> (madroño)	4	0,615	0,08	1,695	0,137	0,766	3,076
20	<i>Inga</i> sp. (guabo)	5	0,769	0,08	1,695	0,089	0,499	2,963
21	<i>Clusia</i> sp.	5	0,769	0,08	1,695	0,078	0,434	2,898
22	<i>Lacmellea panamensis</i> (tachuelo)	4	0,615	0,08	1,695	0,055	0,31	2,621
23	Lauraceae (laurel)	3	0,462	0,08	1,695	0,058	0,323	2,479
24	<i>Virola sebifera</i> (sebo)	3	0,462	0,08	1,695	0,05	0,281	2,438
25	<i>Andira inermis</i> (purga)	2	0,308	0,08	1,695	0,063	0,354	2,356
26	<i>Cecropia obtusifolia</i> subsp. <i>burriada</i>	3	0,462	0,08	1,695	0,034	0,192	2,349
27	<i>Hasseltia floribunda</i> (tosta)	2	0,308	0,08	1,695	0,049	0,273	2,275
28	<i>Guarea chalde</i> (chalde)	5	0,769	0	0	0,152	0,851	1,62
29	<i>Symphonia globulifera</i> (machare)	2	0,308	0	0	0,227	1,269	1,577
30	<i>Vismia baccifera</i> (sangregallina)	5	0,769	0	0	0,093	0,519	1,288
31	<i>Guatteria amplifolia</i> (cargadero)	4	0,615	0	0	0,076	0,422	1,038
32	<i>Ocotea ira</i> (pava)	3	0,462	0	0	0,046	0,258	0,72
33	<i>Ocotea cernua</i> (jigua baboso)	1	0,154	0	0	0,067	0,375	0,528
34	“Sabaletto”	2	0,308	0	0	0,027	0,15	0,458
35	<i>Banara guianensis</i> (piedrita)	2	0,308	0	0	0,023	0,129	0,437
36	<i>Bactris setulosa</i> (piganá)	2	0,308	0	0	0,019	0,108	0,416
37	<i>Swartzia amplifolia</i> var. <i>rigida</i> (cuña)	2	0,308	0	0	0,018	0,098	0,406
Total		650	100	4,54	100	17,881	100	300

^a Con base en la frecuencia de la especie en cuadrantes de 10 mx10 m .

^b Calculada con el área basal.

^c $IVI = \text{Abundancia relativa} + \text{Frecuencia relativa} + \text{Dominancia relativa}$.

Tabla 5. Cálculo del índice de valor de importancia (IVI) para una parcela representativa de la asociación cuangarial localizada cerca de la quebrada El Esterón, municipio Francisco Pizarro, la cual, aparentemente, había sido poco o nada intervenida para la extracción de madera en el pasado. Área: 1 ha (Dos parcelas de 50 m x 100 m cada una), se incluyeron todos los árboles con $D \geq 10$ cm.

No.	Especie	Abundancia		Frecuencia ^a		Dominancia ^b		IVI ^c
		Abs. (No.)	Rel. (%)	Abs. (No.)	Rel. (%)	Abs. (m ² /ha)	Rel. (%)	
1	<i>Otoba gracilipes</i> (cuángare)	221	39,748	0,98	20,000	15,860	49,517	109,266
2	<i>Campnosperma panamensis</i> (sajo)	108	19,424	0,86	17,551	9,971	31,130	68,105
3	<i>Euterpe oleracea</i> (naidí)	68	12,230	0,60	12,245	0,973	3,038	27,513
4	<i>Pterocarpus officinalis</i> (jullero)	32	5,755	0,40	8,163	1,873	5,846	19,765
5	<i>Swartzia amplifolia</i> (cuña)	17	3,058	0,32	6,531	0,352	1,099	10,687
6	<i>Symphonia globulifera</i> (machare)	15	2,698	0,28	5,714	0,553	1,726	10,138
7	<i>Mauritiella macroclada</i> (quitasol)	21	3,777	0,16	3,265	0,388	1,056	8,098
8	"Purgachonta"	10	1,799	0,20	4,082	0,384	1,198	7,078
9	<i>Tabebuia rosea</i> (garza)	7	1,259	0,14	2,857	0,620	1,937	6,053
10	<i>Hirtella carbonaria</i> (carboncillo)	11	1,978	0,16	3,265	0,229	0,715	5,959
11	<i>Socratea exorrhiza</i> (mulata)	9	1,619	0,14	2,857	0,108	0,337	4,813
12	<i>Cecropia obtusifolia</i> subsp. <i>burriada</i> (cogedera)	7	1,259	0,14	2,857	0,097	0,304	4,420
13	<i>Alchorneopsis floribunda</i> (camarón)	5	0,899	0,10	2,041	0,254	0,792	3,732
14	<i>Oenocarpus mapora</i> (chopililla)	5	0,899	0,10	2,041	0,048	0,150	3,090
15	<i>Bactris setulosa</i> (piganá)	7	1,259	0,06	1,224	0,061	0,190	2,674
16	<i>Cespedezia macrophylla</i> (pacora)	3	0,540	0,06	1,234	0,047	0,146	1,910
17	<i>Calophyllum longifolium</i> (maría)	2	0,360	0,04	0,816	0,117	0,366	1,542
18	<i>Inga</i> sp. (guabo)	2	0,360	0,04	0,816	0,055	0,171	1,347
19	<i>Isertia pittierii</i> (mapán)	2	0,360	0,04	0,816	0,022	0,070	1,246
20	<i>Ficus hartwegii</i> var. <i>tumacana</i> (matapalo)	1	0,180	0,02	0,408	0,031	0,098	0,686
21	<i>Tovomita weddelliana</i> (manglillo)	1	0,180	0,02	0,408	0,014	0,045	0,633
22	NN1	1	0,180	0,02	0,408	0,012	0,038	0,626
23	<i>Pithecellobium latifolium</i> (pinde)	1	0,180	0,02	0,408	0,011	0,033	0,621
Total		556	100	4,9	100	32,029	100	300

^a Con base en la frecuencia de la especies en cuadrantes de 10 m x 10 m.

^b Calculada con el área basal.

^c $IVI = \text{Abundancia relativa} + \text{Frecuencia relativa} + \text{Dominancia relativa}$

El área donde se establecieron no presentaba evidencias de explotaciones madereras tales como "cunetas" cercanas (canales de extracción). Quien detenta su

posesión asegura que en los últimos 40 años no se le ha extraído madera al bosque. Al compararla con la parcela anterior (Tabla 4) el área basal es 77% superior y el número de árboles por hectárea 14% menor; por tanto, los árboles son de mayor tamaño ($\bar{d} = 27$ cm vs. $\bar{d} = 19$ cm). El número de especies es también significativamente inferior (23 especies de árboles con $D \geq 10$ cm). El cuángare representa 36% del IVI total, cuando se le suma el sajo, ambas responden por 59% del IVI y al agregarle la palma naidí (*Euterpe oleracea*) las tres representan 68% del IVI y 71% del número de individuos. Los cuangariales son entonces comunidades de baja diversidad de especies de árboles en las cuales el cuángare tiene una amplia superioridad en frecuencia, abundancia y dominancia. El omnipresente sajo es siempre una especie importante en los cuangariales, aun si no han estado sometidos a intervenciones antrópicas como parece ser el caso de ésta parcela, quizá porque tiende a invadir claros naturales producto de los procesos endógenos que caracterizan la dinámica de las selvas tropicales y que algunos han dado en llamar la sucesión cíclica (Whitmore, 1975). De hecho, el sajo es la especie con mayor diámetro promedio en la parcela ($\bar{d} = 34$ cm), por cuanto los árboles pequeños son muy escasos. Igual razón explicaría la existencia de otras especies heliófitas en esta porción de bosque primario como son garza (*Tabebuia rosea*), jullero (*Pterocarpus officinalis*), camarón y cogedera (*Cecropia*

obtusifolia subsp. *burriada*). Naidí, aunque también heliófita, puede perpetuarse mediante rebrotes de cepa dependiendo en menor grado de la formación de claros; ello explica su permanencia e importancia en estos bosques. El cuangarial ocupa suelos más anegados que el *guandal* mixto.

La comunidad o asociación denominada sajal se ha tipificado con una parcela de una hectárea producto de la adición de dos parcelas cercanas de 5000 m² (Tabla 6) levantadas en cercanías del estero Cepangué, vereda Pambul, perteneciente al municipio Olaya Herrera.

Corresponde esta parcela a una comunidad seral establecida después de una explotación casi integral ocurrida dos a tres décadas antes del establecimiento de la parcela, de acuerdo con la información suministrada por la comunidad local.

El cambio con respecto a las parcelas anteriores (Tabla 4 y Tabla 5) es notable. La riqueza de especies de árboles con $D \geq 10$ cm está representada por sólo nueve especies; de ellas el sajo participa con más del 85% de los individuos, en tanto que tres de las nueve especies sólo tienen de a un individuo y, en conjunto, apenas representan cerca de 0,26% de la población. El sajo acapara más del 74% del IVI (222,5/300) y entre el sajo y la palma quitasol (*Mauritiella macroclada*), cerca del 92%. Con toda propiedad a estas comunidades se les denomina sajales. El alto número de individuos y su área basal, relativamente alta, tienen

explicación en lo reciente del estado seral, en plena fase de "construcción", a la arquitectura del sajo con relaciones bajas entre el diámetro de la copa y el del fuste, discutido antes, y a que los árboles aun no alcanzan diámetros comercializables, no siendo aun atractiva el área para los *tuqueros*. Por lo regular los sajales habitan los suelos más anegados.

Tabla 6. Cálculo del índice de valor de importancia (IVI) para una parcela representativa de la asociación sajal localizada en la vereda Pambul, cerca del estero Cepangué, municipio de Olaya Herrera. Área: 1 ha (Dos parcelas de 50 m x 100 m cada una); se incluyen todos los árboles con $D \geq 10$ cm.

No.	Especie	Abundancia		Frecuencia ^a		Dominancia ^b		IVI ^c
		Abs. (No.)	Rel. (%)	Abs. (No.)	Rel. (%)	Abs. (m ² /ha)	Rel. (%)	
1	<i>Campnosperma panamensis</i> (sajo)	981	85,527	1,00	45,455	30,978	91,550	222,532
2	<i>Mauritiella macroclada</i> (quitasol)	140	12,206	0,74	33,636	2,476	7,318	53,160
3	<i>Psychotria santaritensis</i> (mazamorro)	8	0,697	0,14	6,364	0,091	0,267	7,329
4	<i>Ficus hastwegii</i> var. <i>tumacana</i> (matapalo)	7	0,610	0,12	5,455	0,166	0,492	6,557
5	<i>Cecropia obtusifolia</i> subsp. <i>burriada</i> (cogedera)	5	0,436	0,08	3,636	0,064	0,189	4,261
6	<i>Phyllanthus acuminatus</i> (barbasquillo)	3	0,262	0,06	2,727	0,029	0,086	3,074
7	<i>Euterpe precatória</i> (cecilia)	1	0,087	0,02	0,909	0,015	0,044	1,040
8	<i>Euterpe oleracea</i> (nãidi)	1	0,087	0,02	0,909	0,011	0,031	1,028
9	<i>Hasseltia floribunda</i> (tosta)	1	0,087	0,02	0,909	0,008	0,023	1,019
Total		1147	100	2,2	100	33,837	100	300

^a Con base en la frecuencia de la especie en cuadrantes de 10 m x 10 m.

^b Calculada con el área basal.

^c IVI = Abundancia relativa + Frecuencia relativa + Dominancia relativa

Agradecimientos

guandal, Convenio PNUD -

Deseo expresar mis agradecimientos a numerosos exalumnos, colegas y compañeros de labor cuya enumeración sería prolija y se prestaría para imperdonables olvidos u omisiones, quienes entre 1984 y 1996 colaboraron en la toma de la información requerida para este documento. Igualmente, a numerosos miembros de la comunidad local del delta del río Patía quienes me enseñaron mucho acerca de los bosques de *guandal* y me asistieron en el trabajo de campo. Entre 1992 y 1995 la toma de información la financió el Programa de Investigación del Proyecto Bosques de

Corponariño - Universidad Nacional, fuera de este lapso Corponariño ha suministrado un invaluable apoyo logístico; la Universidad me proporcionó tiempo para su redacción. Agradezco a todas estas instituciones. Agradezco también a mi asistente el Ing. Javier Martínez y a mi secretaria la señora Beatriz Ospina por todo su empeño y colaboración en el procesamiento de datos, elaboración de

BIBLIOGRAFÍA

ALONSO, C. Estudio de la regeneración natural en zonas explotadas de los bosques pantanosos de la costa sur del Pacífico en Colombia. Turrialba, 1967. 80p. Tesis (Magister Scientiae). Instituto Interamericano de Ciencias Agropecuarias.

BELL, F.J. Section on timber measurement. *En*: WREGLER, K., ed. Forestry handbook. New York: The Ronald, 1984. p.361 - 413.

BERNHARD-REVERSAT, F.; HUTTEL, C. y LEMÉE G. Estructura y funcionamiento del bosque pluvial siempre verde de Costa de Marfil. *En*: ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA EDUCACIÓN LA CIENCIA Y LA CULTURA y CIFCA, eds. Ecosistemas de bosques tropicales: informe sobre el estado de conocimientos Madrid: UNESCO, 1980. p. 631-651. (Serie Investigaciones sobre los Recursos Naturales, No. 16).

BONGERS, F. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxlas, México. *En*: Vegetatio. Vol.74 (1988); p.55-80.

BOONTAWEE, B.; PLENGKLAI, C., and

figuras y digitación del texto, y al Ing. Oscar Galeano por el programa para el cálculo con el procedimiento *bootstrap*. Finalmente, hago extensivos mis agradecimientos a un arbitro anónimo por hacerme notar algunas inconsistencias existentes en el documento enviado a la Revista.

KAO-SA-ARD, A. Monitorig and measuring forest biodiversity in Thailand. *En*: BOYLE, T.J.B. y BOONTAWEE, ed. Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forest. Malaysia: CIFOR, 1995. p.113-126.

BURKHART, H.; BARRETT, J.P. y LUND, M.G. Section on timber inventory. *En*: WENGER, K, ed. Forestry handbook. New York: Wiley, 1984. 361-412.

- CAMPBELL, A.G. *et al.* Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. *Err. Brittonia*. Vol. 38, No. 4 (1986); p.369-393.
- CAÑADAS, L. Los bosques pantanosos en la zona de San Lorenzo, Ecuador. *Err. Turrialba*. Vol. 15, No.3 (1965); p.25-230.
- CASWELL, H. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 1989. 228p.
- CONNELL, J.H.; TRACEY, J.G. and WEBB, L.J. Compensatory recruitment, growth and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Err. Ecological Monographs*. Vol. 54, No. 2 (1984); p.141-164.
- DEL VALLE, J.I. Silvicultura y uso sostenible de los bosques: referencia especial a los *guanuales*, Nariño. *Err. LEYVA, P., ed. Colombia pacífico, Santafé de Bogotá: Fondo para la Protección del Medio Ambiente "José Celestino Mutis", 1993. v.2, p.693-729.*
- _____ y GALEANO, R.E.. Metodología para realizar entresacas en la asociación sajal de los bosques de *guanual* del litoral Pacífico colombiano. *Err. Interciencia*. Vol. 20, No.3 (1995); p.149-153.
- DUIVENVOORDEN, J. F. and LIPS, J.M. Ecología del paisaje del medio Caquetá: memoria explicativa de los mapas. Santafé de Bogotá: TROPOMBOS Colombia, 1993. 302 p.
- EVANS, J. Plantation forestry in the tropics. 2ed. Oxford: Clarendon, 1992. 404 p.
- CLUTTER, J. *et al.* Timber management: a quantitative approach. New York: Wiley, 1983. 333p.
- DANIEL, T.W., J.A. HELMS, Y F.S. BAKER.. Principios de silvicultura. New York: McGraw-Hill, 1982. 492 p.
- DEL VALLE, J.I. Los bosques de *guanual* del delta del río Patía (Colombia). *Err. Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*. Vol. 20, No.78 (1996); p.475-489.
- _____. ¿Será sostenible la producción maderera en los bosques de *guanual*? Distrito Forestal Satinga. *Err. Crónica Forestal y del Medio Ambiente (Medellín)*. Vol. 12 (1997); p.63-78.
- GENTRY, A. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradient. *Err. Annals of the Missouri Botanical Garden*. Vol. 75, No.1 (1988); p.1-34.
- _____ Speciation in tropical forest. In: GENTRY, A., ed. Four neotropical rainforest, p. 142-160. New Haven: Yale University, 1990. 627 p.
- HILL, M.O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Err. Ecology*. Vol. 54 (1973); p.427-431.
- KREBS, C.J. Ecological methodology. New York: Harper and Row, 1989. 654 p.
- LAMB, B. The coastal swamp forests of Nariño, Colombia. *Err. Caribbean Forester*, Vol.

20, No. 3/4 (1959); p.79-89.

LEMA, A. Dasometría: algunas aproximaciones estadísticas a la medición forestal. Medellín: Universidad Nacional de Colombia, 1995. 401 p.

LONDOÑO, A.C. . Análisis estructural de dos bosques asociados a unidades fisiográficas contrastantes en la región de Araracuara (Amazonia colombiana). Medellín. 1993. 478p. Tesis (Ingeniería Forestal). Universidad Nacional de Colombia Facultad de Ciencias Agropecuarias.

MAGURRAN, A.E. Ecological diversity and its measurement. Princeton University, 1988. 179 p.

MORENO, F.H. Fotosíntesis y crecimiento en plántulas de sajo (*Camposperma panamensis* Standl.) y cuángare (*Otoba gracilipes* (A.C. Smith) A. Gentry). Medellín, 1995, 96p. Tesis (Magister en Silvicultura y PIREs, J.M. and PRANCE G.T.. The vegetation types of the Brazilian Amazon. *En: PRANCE, G.T. and LOVEJO, Thomas E., eds. Key environments: Amazonia, Oxford: Pergamon, 1985. p.442*

POSADA, F.; GUERRERO, M. y COSSIO, G. Inventario y mapeación forestal de la región de Barbacoas (Nariño). Bogotá: INDERENA, 1970 124p.

PROCTOR, J. Ecological studies in four contrasting lowland rain forest in Gumung Mulu National Park, Sarawak, Part I. Forest environment: structure and floristic. *En: Journal of Ecology. Vol. 71 (1983); p.237-260.*

Manejo de Bosques). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias.

NETER, J., WASSERMAN, W. and HUTNER, M.H. Applied linear regression models. Homewood, Illinois: Richard D. Irwin, 1984. 547 p.

OLIVER, C.D. and LARSON, B.C. Forest stand dynamics. New York: McGraw-Hill, 1990. 470 p.

PIRES, J.M. El ecosistema forestal del Amazonas brasileño: descripción funcionamiento y necesidades de investigación. *En: ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA EDUCACION LA CIENCIA Y LA CULTURA Y CIFCA, eds. Ecosistemas de bosques tropicales: Informe sobre el estado de conocimientos. Madrid: UNESCO, 1980. P.687-708. (Serie de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, No. 16).*

PRODAN, M. Forest biometrics. Oxford: Pergamon, 1968. 448p.

RICHARDS, R.W. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University, 1952. 450 p.

ROLLET, B. Organization. *En: ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA EDUCACIÓN LA CIENCIA Y LA CULTURA Y CIFCA, eds. Tropical forest ecosystems: a state-of- know-*

ledge report. Verdôme: Presses Universitaires de France, 1978. p.112-142.

SHEPHERD, R. Plantation silviculture. The Netherlands: Martinus Nijhoff, 1986. 322 p.

URREGO, L.E. Los bosques inundables del medio Caquetá, Amazonia colombiana: caracterización y sucesión. Amsterdam, 1997. 334 p. Tesis (Ph.D.). Universidad de Amsterdam. Facultad de Biología.

VAN DER HAMMEN. Th. Historia, ecología y vegetación. Santafé de Bogotá: Fondo FEN Colombia, 1992. 411 p.

WHITMORE, T.C. Los ecosistemas forestales de Malasia, Singapur y Brunei: descripción funcionamiento e investigaciones necesarias. *En*: ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA EDUCACIÓN LA CIENCIA Y LA CULTURA Y CIFCA, eds. Ecosistemas de bosques tropicales. Informe sobre el estado de conocimientos. Madrid: UNESCO, 1980. p.724-738. (Serie Investigaciones sobre los Recursos Naturales. No. 16).

_____. Tropical rain forests of the far east. Oxford: Clarendon, 1975. 282 p.