

ECOLOGÍA DE POBLACIONES DE *Attalea butyracea* (ARECACEAE) EN UN ÁREA DE BOSQUE SECO TROPICAL (LAS BRISAS, SUCRE, COLOMBIA)

POPULATION ECOLOGY OF *Attalea butyracea* (ARECACEAE) IN A TROPICAL DRY FOREST (LAS BRISAS, SUCRE, COLOMBIA)

Alicia Uribe¹, Patricia Velásquez² y Miguel Montoya³

Resumen

En la región de Las Brisas (Sucre), con condiciones de bosque seco tropical (bs-T), *Attalea butyracea* (Arecaceae) es el elemento dominante del paisaje. La intervención humana en esta región ha sido factor de presión durante muchos años, lo que ha dado como resultado la manifestación de diferentes estados sucesionales, en los que *A. butyracea* presenta densidades elevadas. Se planteó la pregunta de cuál ha sido el efecto de la perturbación sobre la población de esta palma; si la densidad y la estructura poblacional de esta especie en este mosaico de vegetación varía entre los diferentes estados sucesionales, y si la población actual ha permanecido sin grandes modificaciones o es el resultado de esta perturbación. El estudio se centra en la comparación de dos sitios con diferente grado de perturbación y se comparan cuatro estados sucesionales presentes en ambos. Se demuestra que hay diferencias entre éstos, siendo mayor la densidad de palmas en el sitio con mayor perturbación ($p = 0.046$), y en los estados tempranos de la sucesión hay más plántulas y juveniles que en los avanzados. En estos últimos, la densidad de individuos adultos es mayor. Se concluye que la perturbación ha favorecido la alta densidad poblacional y la amplia distribución de los individuos de esta especie en la zona.

Palabras clave: ecología de poblaciones, palmas, bosque seco, Colombia, perturbación, *Attalea butyracea*.

Abstract

Las Brisas (Sucre) presents a dry forest condition, in which *Attalea butyracea* (Arecaceae) is the dominant element in the landscape. Human disturbance has been active in this zone for many years, generating different successional stages, in which *A. butyracea* shows high density. A question was raised about the effect of disturbance on population density and structure and if the actual palm population has been unmodified by the perturbation, or is the result of it. The study compares two sites with different degree of manipulation and four successional stages in each site. The population shows higher density in the most perturbed site ($p = 0.046$), with an increase in the juvenile population in the early stages of vegetational succession. The adult population is dominant in late succession. It is concluded that the actual population is the result of high disturbance.

Key words: population ecology, palms, dry forest, Colombia, perturbation, *Attalea butyracea*.

INTRODUCCIÓN

Una característica fundamental de las comunidades vegetales en el neotrópico es la abundancia de palmas, las cuales en algunos casos llegan a ser los elementos predominantes. Muchos ecosistemas contienen alta diversidad, biomasa y

densidad de palmas (Prance *et al.*, 1976; Takeuchi, 1960; Cuadros, 1990). Por ejemplo, en la cuenca amazónica de Brasil hay al menos veintidós especies, en trece géneros, que dominan varios tipos de vegetación (Anderson *et al.*,

Recibido: junio de 2000; aprobado para publicación: septiembre de 2000.

¹ Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, apartado 1226. E-mail: auribe@matematicas.udea.edu.co.

² Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, apartado 1226. E-mail: patvel@epm.net.co.

³ Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, apartado 1226. E-mail: miguelm@geo.net.co.

1991). Estas características son comunes tanto en el sotobosque como en el estrato alto, por lo cual autores como Martínez-Ramos *et al.* (1988) y Bernal y Galeano (1993) sugieren que las palmas deben representar un papel importante, no sólo en la estructura sino en la función de estos ecosistemas.

En estas regiones tropicales las palmas ofrecen la posibilidad de desarrollar estudios demográficos, ya que además de su densidad, muchas especies poseen características importantes que facilitan el desarrollo de un análisis poblacional, tales como ser de amplia distribución, tener un crecimiento que hace posible estimar edad y fertilidad, tener fases del ciclo de vida morfológicamente distintas y presentar abundancia de todos los estadios del ciclo de vida (De Steven, 1986). A pesar de esto y de la gran diversidad de especies (aproximadamente 2.700), son pocos los estudios que se han hecho y éstos han sido desarrollados principalmente en los últimos veinticinco años. A este respecto, Pinard y Putz (1992) aportan una lista de veintiuna especies de palmas en las que se han desarrollado investigaciones a nivel poblacional, iniciados a partir de Bannister (1970) sobre *Euterpe globosa*.

Varios trabajos han sido descriptivos, al presentar distribución de tamaños, tasas de crecimiento o curvas de supervivencia para especies, tanto del Viejo como del Nuevo Mundo; otros permiten explorar las respuestas de las poblaciones a la perturbación y presentan proyecciones a largo plazo, útiles para buscar opciones de manejo de estos recursos; y algunos se restringen sólo a especies de importancia económica. A continuación se relacionan algunos trabajos que abordan estos aspectos: Piñero *et al.* (1977, 1984 y 1986), Yeaton (1979), Bullock (1980), Piñero y Sarukhan (1982), Enright (1985), Kahn y De Castro (1985), De Steven (1986), Sist y Puig (1987), Sist (1989), Anderson *et al.* (1991), Durán y Franco (1992), Enright y Watson (1992), Orellana y Ayora (1993) y Palacio *et al.* (1998).

Con respecto a las consecuencias de las perturbaciones en las poblaciones de palmas, algunos reportes de diversas especies muestran los efectos sobre el crecimiento y la mortalidad para las distintas fases del desarrollo de los individuos. En el caso de *Oenocarpus bataua*, el crecimiento y la estructura de la población son controlados por la mayor intensidad de luz en sitios alterados (Sist y Puig, 1987); Kahn y De Castro (1985) demostraron que la frecuencia de claros incide positivamente en la regeneración de la comunidad de palmas, e igualmente, que su densidad es mayor en sitios con suelos hidromórficos y con mayor penetración de luz, resultante de las perturbaciones; De Steven (1986) presenta resultados en los cuales la población de *Oenocarpus mapora* se favorece con las perturbaciones, ya que responde muy bien a incrementos en los niveles de intensidad lumínica; Scariot *et al.* (1989) demuestran que la luz y la humedad son dos factores clave que determinan la densidad y distribución de palmas; Palacio *et al.* (1998) reportan efectos negativos de las perturbaciones sobre poblaciones de plántulas en *Dictyocaryum lamarkianum*; Durán y Franco (1992) y Orellana y Ayora (1993) demuestran, para algunas especies de palmas, que la transformación del hábitat afecta diferencialmente los distintos ciclos de vida y que las diferentes poblaciones muestran un comportamiento demográfico característico del hábitat en que se encuentran; Anderson *et al.* (1991) reportan que la palma "babassú" (*Orbignia phalerata*) predomina en la vegetación secundaria en forma abundante en zonas sometidas a perturbaciones humanas tales como deforestación y quemas, en las que hubo remoción del bosque primario desde hace mucho tiempo para establecer ganadería y agricultura nómada.

En muchas regiones neotropicales, el bosque seco ha sufrido un fuerte impacto de transformación humana. Las razones de esto, entre otras, obedecen a que son bosques de relativa baja altura y fáciles de tumbar, las condiciones climáticas son apropiadas para el establecimiento de ganadería,

sus suelos conservan la fertilidad puesto que no hay mucho lavado por las lluvias, hay menos agresividad competitiva con las malezas y el desarrollo de enfermedades humanas es menor (Murphy y Lugo, 1986). En estas regiones se han establecido, durante varios años, asentamientos humanos, en los que la forma de cultivo nómada ha predominado (agricultura semipermanente). El resultado de esto es la conformación de paisajes muy transformados con presencia de un mosaico de vegetación variado en el cual se mezclan potreros, rastrojos de diferentes edades y formaciones boscosas muy fragmentadas de tamaño reducido y poco frecuentes, en donde aún permanecen algunos elementos de la flora original.

En varias zonas del departamento de Sucre (Colombia) se observa este proceso de transformación. Extensiones considerables de vegetación natural han sido transformadas en potreros y rastrojos, donde grandes poblaciones de palmas son los elementos dominantes del paisaje, entre las cuales se pueden observar *Sabal mauritiiformes*, *Copernicia tectorum*, *Elaeis oleifera*, *Cocos nucifera*, *Bactris minor* y *Attalea butyracea*. Parti-

cularmente, en la región de Las Brisas (Sucre), *A. butyracea* está ampliamente distribuida, con gran densidad y muy conspicua dado el gran tamaño de los individuos adultos. En esta zona, dada la alta heterogeneidad de estados sucesionales, es posible plantear la pregunta de si existen diferencias en la densidad y en la estructura poblacional de esta especie entre sitios con diferente grado de intervención antrópica, y entre los estadios sucesionales, y si en el mosaico de vegetación las poblaciones de esta especie han permanecido sin grandes modificaciones o son el resultado de éstas.

METODOLOGÍA

Área de estudio

La región de Las Brisas se localiza en el municipio de San Onofre, al noroccidente del departamento de Sucre, en el Caribe colombiano, a $75^{\circ} 33' O$ y $9^{\circ} 50' N$ (figura 1). La región se caracteriza por presentar una planicie colinada, con alturas que pocas veces superan los 100 m, y una llanura costera.

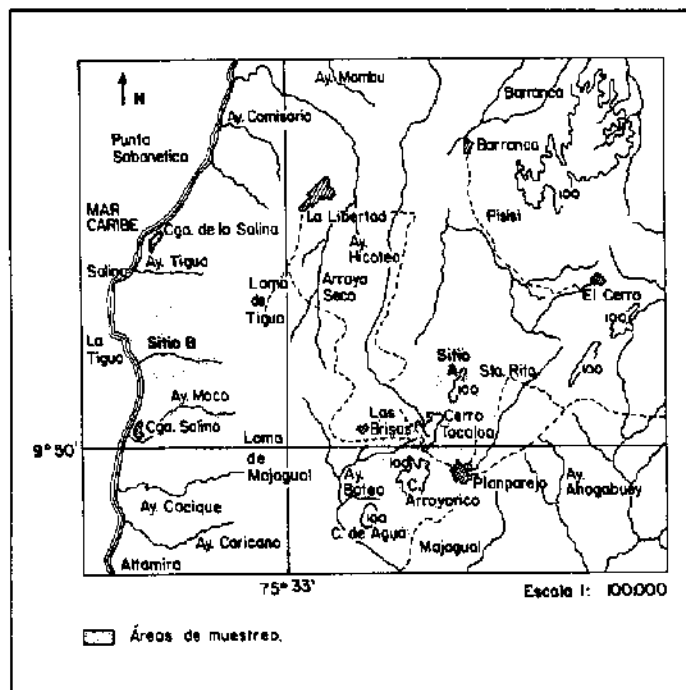


Figura 1. Ubicación de la zona de estudio (Las Brisas, Sucre)

Según la definición dada por el Instituto Alexander von Humboldt (1998), la región comprende bosque seco y muy seco tropical (bs-T y bms-T), con temperaturas y precipitación promedio anual de 28 °C y 1.300 mm, respectivamente, con una marcada estacionalidad; la época más seca se presenta entre diciembre y abril, cuando las precipitaciones mensuales no exceden los 100 mm.

Attalea butyracea (Mutis ex L.f) Wess. Boer

Su nombre común en la región es "palma de vino". En su estado adulto alcanza alrededor de 25 m de altura, un diámetro del estipe a la altura del pecho (DAP) aproximadamente de 75 cm, y hasta 12 m de diámetro de copa. Su estipe, si no ha habido manipulación o quema, generalmente permanece cubierto con las vainas envolventes de las hojas viejas. En la descripción original de esta especie en la zona (Dugand, 1959) aparece con el nombre de *Scheelea magdalenica*; debido a su amplia distribución geográfica, se le han asignado diferentes nombres, por lo cual presenta varias sinonimias, hasta llegar a su actual denominación (Henderson et al., 1995).

Selección de sitios

La ubicación de los sitios para el estudio de esta población se realizó con base en un estudio previo (Uribe et al., 1994) y en las observaciones posteriores sobre diferencias en la vegetación en dos zonas separadas por las lomas de Tigua y Majagual: en el interior de la planicie colinada (sitio A) y hacia la costa, la llanura costera (sitio B) (figura 1). La primera presenta mayor área en uso para vivienda, cultivos y ganadería, así como vías de comunicación. En la segunda el uso es y ha sido menos intenso, y los procesos de regeneración están más avanzados. Los únicos y escasos fragmentos de bosque relativamente conservados se presentan en el sitio A, pero solamente en la parte alta de las colinas y cubriendo un área muy pequeña; la mayoría del terreno en este sitio está cubierto por potreros y rastrojos bajos. Es evidente la alta densidad de palmas en las dos zonas.

Selección de parcelas y muestreo de individuos

Se definieron cuatro estadios sucesionales en los dos sitios de estudio: estadio I ("potrero"), que es aquel que presenta una cobertura vegetal con altura no mayor a 50 cm; estadio II ("rastrojo bajo"), el que presenta cobertura hasta de 3 m de altura; estadio III ("rastrojo alto"), con cobertura vegetal superior a 3 m, pero inferior a 10; y estadio IV ("bosque"), con cobertura vegetal igual o superior a 10 m. Las características de la vegetación de cada uno de estos estadios fueron descritas por Montoya (1996).

En cada uno de los estadios sucesionales se trazaron tres parcelas cuadradas de una hectárea, para un total de doce parcelas muestreadas en cada sitio. Las parcelas de bosque en el sitio A se localizaron en los cerros Tacaloa, Arroyorrico y Del Agua, ya que en el resto de la zona la vegetación sólo alcanza a rastrojo alto.

En estas parcelas se censaron las palmas con altura igual o superior a 0.5 m y se agruparon en los siguientes rangos de altura (en metros): 0.5-< 1.0; 1.0-< 5.0; 5.0-< 10.0 y ≥ 10.0 . Las "plántulas" (individuos con altura menor a 0.5 m) se censaron en parcelas de 100 m² (50 x 2 m), trazadas en el interior de las parcelas de una hectárea. La anterior distribución se realizó con base en los resultados mostrados por la población en un estudio previo (Uribe et al., 1994).

En este muestreo sólo se consideró la altura como una estimación apropiada de categorías de edad. Estudios preliminares (Uribe et al., 1994; Montoya, 1996) mostraron que el diámetro es una característica muy variable, dado que palmas de baja altura pueden presentar diámetros elevados debido a la presencia de las vainas que rodean el estipe, y por el contrario, en situaciones de perturbación antrópica las quemaduras reducen este material e incluso consumen parte del estipe, presentándose diámetros menores en palmas de mayor altura. Otras variables, como el número

de hojas y el radio de la copa, son características que se conservan sin mucha modificación una vez la palma alcanza cierto desarrollo y, además, la continua manipulación no hacen de estas variables unos indicadores confiables de edad.

Análisis de la información

Se realizaron análisis de varianza no paramétrica (Kruskal y Wallis) para comparar las densidades de población entre los dos sitios, entre los estadios sucesionales y entre los grupos de altura para cada estadio sucesional.

RESULTADOS

Densidad

La densidad de palmas para todos los rangos de altura, incluidas las plántulas, se expresa en número de individuos por hectárea. Se observa que en los estadios sucesionales intermedios (II y III) y en el bosque, la densidad es mayor en el sitio A que en el B (figura 2).

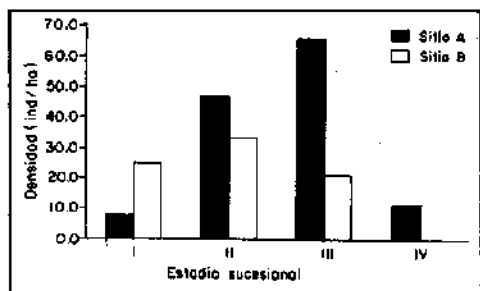


Figura 2. Densidad de la población de *Attalea butyracea*, considerando los diferentes estadios sucesionales, en los dos sitios analizados (individuos con altura ≥ 0.5 m) (Las Brisas, Sucre)

Estructura de la población

Es notoria la alta densidad de plántulas en el sitio A, particularmente en el estadio sucesional III (tabla 1). Hay ausencia o muy baja densidad de individuos en el "bosque" (estadio IV), y cuando éstos se presentaron fueron principalmente plántulas, las cuales generalmente estuvieron ubicadas en los bordes o en zonas afectadas por éstos. Al realizar el análisis de varianza no paramétrica, en el sitio A se encontró que existen diferencias

significativas de las densidades de palmas al comparar los estadios sucesionales ($p = 0.02$) y en cada estadio entre los rangos de altura ($p = 0.03$); en el sitio B, estas diferencias no fueron significativas ($p = 0.65$ y $p = 0.09$). Al comparar las poblaciones entre los sitios A y B, la diferencia es significativa ($p = 0.046$), o sea, es mayor la densidad en A, esto sin incluir las plántulas.

DISCUSIÓN

Analizando la información en conjunto, se deduce que las poblaciones en los dos sitios son jóvenes y en crecimiento, particularmente en el sitio A, y que han logrado las altas densidades actuales en los sitios intervenidos por el hombre (tala, quema, agricultura, ganadería), ya que la actividad es intensa en el sitio A, en el que se evidenciaron quemadas frecuentes y mayor presencia de ganado, cultivos y vivienda. Estas condiciones actuales propician la dispersión y la germinación de las semillas, lo que se manifiesta en la alta densidad de plántulas. Esta presión se reduce en los periodos de "descanso" de las diferentes parcelas luego del uso, descanso que puede durar entre cinco y siete años como mínimo, tiempo en el cual las palmas se establecen y alcanzan cierto grado de desarrollo. Al comenzar de nuevo el ciclo de quema para el desarrollo de cultivos o ganadería, muchos de estos individuos establecidos sobreviven. Así sucesivamente, la continua manipulación del sistema permite el incremento de la población, produciendo mayor población juvenil. Estudios sobre *Orbignia phalerata* (Anderson et al., 1991) presentan un patrón similar al observado en este trabajo: el manejo de la vegetación en ciclos de cultivo ha llevado a un incremento en la población de palmas.

Algunos aspectos de la biología de *Attalea butyracea*, tales como poseer semilla de testa dura, presentar un mecanismo de germinación criptogino, producir alta densidad de frutos, presentar forma de crecimiento con tallo subterráneo (Henderson et al., 1995) y utilizar el ganado como agente más probable para la dispersión de las semillas (obs. per.), pueden favorecerle, y así la

Tabla 1. Estructura de la población de *Attalea butyracea* por rangos de altura, para cada estadio sucesional, en los dos sitios de estudio (Las Brisas, Sucre). I: potrero; II: rastrojo bajo; III: rastrojo alto; IV: bosque

Rangos de altura (m)	Número de ind./ha Estadios sucesionales sitio A				Estadios sucesionales sitio B			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
< 0.5	233.3	125.0	1241.7	25.0	0.0	41.6	0.0	0.0
0.5-< 1.0	2.3	15.3	16.6	3.0	0.0	1.6	0.3	0.0
1.0-< 5.0	1.6	23.0	35.3	8.0	16.6	13.6	5.3	0.0
5.0-< 10.0	2.0	5.0	4.6	0.3	6.6	6.6	4.3	0.0
≥ 10.0	1.6	3.6	9.0	0.0	1.6	11.0	11.3	0.0
Total	240.8	148.9	1.497.5	36.3	24.8	74.4	21.2	0.0

especie resiste las perturbaciones (principalmente la quema) y puede colonizar y establecerse en los nuevos espacios. Hogan (1986) discute cómo mediante el conocimiento de la arquitectura de *Scheelea zonensis* (sin. *A. butyracea*), se pueden explicar sus patrones de distribución espacial y estructura poblacional; en este caso, la arquitectura de *S. zonensis* la convierte en una especie con altos requerimientos lumínicos a medida que crece, y por esta razón el crecimiento de los individuos muestra mayor respuesta a medida que se incrementan las aperturas del dosel, por lo que pueden alcanzar el estado adulto bajo condiciones de alta iluminación. Lo anterior confirma lo encontrado en este trabajo: en el sitio A, que es el más perturbado, se encontró la mayor densidad.

El sitio B presenta menor intensidad de uso actual, baja frecuencia de quemas y menor presencia de ganado, así que la población ha madurado hacia estados juveniles avanzados y adultos; las condiciones de vegetación (rastrojos altos y boscosos) parecen no favorecer la supervivencia de plántulas, por lo que el reclutamiento es menor y, por ende, la densidad poblacional disminuye. La densidad poblacional en bosques y rastrojos altos es menor que en rastrojos bajos y potreros.

Cabe anotar finalmente una observación que valdría la pena evaluar para predecir el futuro de esta población. Actualmente el campesino, en su

interés por obtener un máximo aprovechamiento del suelo y con la introducción de tecnologías de tala más eficientes, está eliminando los adultos de esta especie. Lo anterior podría llevar, si la tasa de tala es mayor a la del reclutamiento de adultos a la población, a la estabilización de la población y luego al descenso en un tiempo difícil de calcular, ya que depende de la longitud del ciclo de vida de esta especie, la cual define la velocidad de reclutamiento. Datos de *Orbignia phalerata* (Anderson et al., 1991), muestran que el tiempo necesario para que un individuo alcance su estado reproductivo es aproximadamente 90 años. Si este patrón se cumple para *A. butyracea*, las posibilidades de extinción de la población, si se mantiene el ritmo actual de tala, son altas. Es necesario continuar con estudios sobre poblaciones de esta especie para incrementar el nivel de conocimiento integral que permita su uso sostenido y conservación.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto contó con la financiación del Comité para el Desarrollo de la Investigación de la Universidad de Antioquia (CODI). Se agradece al profesor Abel Díaz su asesoría en el análisis de los datos y a los pobladores de la región de Las Brisas su colaboración permanente con los investigadores en el trabajo de campo.

REFERENCIAS

- Anderson AB, May PH, Balick MJ. 1991. *The subsidy from Nature. Palm Forest, Peasantry and Development on an Amazon Frontier*. Columbia University Press, New York.
- Bannister BA. 1970. Ecological life cycle of *Euterpe globosa*. In: Odum HT and Pigeon RF (eds.). *A tropical rain forest*. US Atomic Energy Comm. Washington DC.
- Bernal R, Galeano G. 1993. Las palmas del Andén Pacífico. En: Colombia Pacífico, tomo I pp. 221-231. Pablo Leyva Editor, Santafé de Bogotá, Fondo FEN.
- Bullock SH. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica* 12(4):247-255.
- Cuadros H. 1990. Vegetación caribeña. En: Caribe Colombia, pp. 67-84. Jimeno MC (ed.). Fondo FEN Colombia, 1ª. ed., Santafé de Bogotá.
- De Steven D. 1986. Comparative demography of a clonal palm (*Oenocarpus mapora*, subsp. *mapora*) in Panamá. *Principes* 30(3):100-104.
- Dugand A. 1959. Una palma nueva, *Scheelea*, del Bajo Magdalena, Colombia. *Mutisia* 25:1-5.
- Durán R, Franco M. 1992. Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargentii*. *Bull Inst Fr Études Andines* 21(2):609-621.
- Enright NI, Watson AD. 1992. Population dynamics of the nikau palm, *Rhopalostylis sapida* (Wendl. Et Drude), in a temperate forest remnant near Oukland, New Zealand. *New Zealand J Bot* 30:29-43.
- Enright NI. 1985. Age, reproduction and biomass allocation in *Rhopalostylis sapida* (Nikau palm). *Australian J Ecol* 10:461-467.
- Henderson A, Galeano G, Bernal R. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hogan KP. 1986. Plant architecture and population ecology in the palms *Socratea durissima* and *Scheelea zonenis* in Barro Colorado Island, Panamá. *Principes* 30(3):105-107.
- Instituto Alexander von Humboldt. 1998. El bosque seco tropical en Colombia. pp. 56-71. En: Chávez N y Arango N (eds.). *Informe Nacional sobre el estado de la Biodiversidad en Colombia*. 1997. Ministerio el Medio Ambiente-Naciones Unidas. Bogotá.
- Kahn F, De Castro A. 1985. The palm community in a forest of Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 17(3):210-216.
- Martínez-Ramos M, Álvarez-Buylla E, Sarukhan J, Piñero D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *J Ecol* 76:700-716.
- Montoya M. 1996. Algunos aspectos de ecología de poblaciones de *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f.) wess. Boer. (Arecaceae), composición y estructura de la vegetación asociada, en la vereda Las Brisas (Departamento de Sucre). Trabajo de grado. Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Murphy PG, Lugo AE. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann Rev Ecol Syst* 17:67-88.
- Orellana R, Ayora N. 1993. Population structure of two palm species in a community of sand dune scrub in the Yucatán Península, México. *Principes* 37(1):26-36.
- Palacio M, Sierra M, Uribe A. 1998. Ecología poblacional de *Dictyocaryum lamarckianum* (Mart.) H. Wendl en una región de la cordillera Central de Colombia. *Actual Biol* 20(69):115-120.
- Pinard MA, Putz FE. 1992. Population matrix models and palm resource management. *Bull Inst Fr Études Andines* 21(2):637-649.
- Piñero D, Sarukhan J. 1982. Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *J Ecol* 70:461-472.
- Piñero D, Sarukhan J, González E. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Lieh. I. Estructura de las poblaciones. *Bol Soc Bot México* 37:60-118.
- Piñero D, Martínez-Ramos M, Sarukhan J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensibility analysis of its finite rate of increase. *J Ecol* 72:977-991.
- Piñero D, Martínez-Ramos M, Mendoza A, Buylla E, Sarukhan J. 1986. Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes* 30(3):108- W. A.
- Prance GL, Rodríguez WA, Da Silva ME. 1976. Inventário forestal de um hectare de mata de terra firme. Km 30 da estrada Manaus-Iracotiara. *Acta Amazonica* 6(1):9-35.
- Scariot AO, Oliveira AT, Lleras E. 1989. Species richness, density and distribution of palms in an eastern amazonian seasonally flooded forest. *Principes* 33(4):172-179.
- Sist P, Puig H. 1987. Règèneration, dynamique des populations et dissèmination d'un palmier de Guyane Française: *Jessenia bataua* (Mart.) Burret subsp. *oligocarpa* (Griseb. & H. Wendl.) Balick. *Bull Mus Natn Hist Nat Paris* 4. Ser 9, section B. Adansonia, nro. 3:317-336.
- Sist P. 1989. Demography of *Astrocaryum sciophilum*, an understory palm of French Guiana. *Principes* 33(3):142-151.
- Takeuchi M. 1960. A estrutura da vegetação na Amazonia I. A mata pluvial tropical. *Bol MPEGNS Botânica* 6:1-17.
- Uribe A, Montoya M, Cuadros H, Romaña C. 1994. Ecología de una población de *Attalea butyracea* (Arecaceae), biotopo silvestre de triatomíneos. Memorias I Congreso Nacional sobre Biodiversidad, pp. 321-328. Universidad del Valle. Instituto de Estudios del Pacífico. Cali, Colombia.
- Yeaton RL. 1979. Intraspecific competition in a population of the stilt palm *Socratea durissima* (Oerst.) Wendl, on Barro Colorado Island, Panamá. *Biotropica* 11(2):155-158.