

**ASPECTOS FENOLÓGICOS Y POBLACIONALES DE
MAURITIA FLEXUOSA (ARECACEAE: CALAMOIDEAE)
EN LA CUENCA ALTA DEL RÍO TIGRE
(ANZOÁTEGUI, VENEZUELA)**

**Phenological and population aspects of *Mauritia flexuosa*
(ARECACEAE: CALAMOIDEAE) in the upper basin
of the Tigre River (Anzoátegui, Venezuela)**

Carolina PEÑA-COLMENAREZ^{1,3}, Elisabeth GORDON COLÓN^{2,3}

¹Postgrado en Ecología, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias,
Universidad Central de Venezuela, Caracas

²Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical,
Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, AP: 47058, Caracas
egordoncolon@gmail.com, elizabeth.gordon@ciens.ucv.ve

³Grupo Humedales de Venezuela

RESUMEN

Mauritia flexuosa (moriche) es la especie más importante del bosque ribereño de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela). Se evaluaron algunos aspectos fenológicos en poblaciones del moriche distribuidas a lo largo del río en ocho parcelas, cada una de 0,1 ha, con muestreos entre mayo-2000 y mayo-2001. En cada parcela se contaron los individuos en flor: masculinos o femeninos, y en frutos. Las palmas femeninas y masculinas florecieron en los meses de sequía. Los frutos están disponibles todo el año, con mayor producción en la temporada de sequía y transición sequía-lluvia. La estrategia reproductiva del moriche pareciera estar relacionada con la temporada de mayor incidencia solar, cuando las aguas retroceden, de modo que las plantas no están sometidas a una condición de estrés por inundación, y cuando se supone hay mayor actividad de agentes polinizadores y dispersores. En general hubo mayor proporción de individuos femeninos sobre los masculinos. A lo largo del río hubo diferencias en la fenología y en la proporción de sexos, quizás vinculados con el tipo de vegetación, desde un morichal abierto hasta un bosque siempreverde estacionalmente inundado.

Palabras clave: fenología reproductiva, moriche, palmares de pantano, Venezuela

ABSTRACT

Mauritia flexuosa (Moriche) is the most important species of the riparian forest of the upper basin of the Tigre River (Anzoátegui, Venezuela). Some phenological aspects and populations of the Moriche were evaluated along the river in eight (8) plots, each one of 0.1 ha, with samplings between May-2000 and May-2001. In each plot the individuals in flower were counted: male or female, and in fruit. Both sexes flourished in the dry months. The fruits are available all year round, with higher production in the dry season and drought-rainy transition. The reproductive strategy of Moriche seems to be related with the season of greatest insolation, when the waters recede, so that the plants are not subjected to flood stress, and when it is supposed that there is greater activity of pollinators and dispersers. In general, there was a higher proportion of female over male individuals. Along the river there were changes in phenology and sex ratio, perhaps related to vegetation type from an open Morichal (palm swamp) to a seasonally flooded evergreen forest.

Key words: Moriche, palm swamp, reproductive phenology, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Mauritia flexuosa L.f. (Arecaceae: Calamoideae) se encuentra distribuida en la mayor parte del norte de Sudamérica (Trujillo-González *et al.* 2011), específicamente en las cuencas del Orinoco y del Amazonas (González-B. 2016), donde sus nombres comunes dependiendo del país, van desde palma de moriche o moriche (Venezuela), aguaje (Perú), buriti (Brasil), canangucha (Colombia), morete (Ecuador) y palma real (Bolivia). El ecosistema de Morichal es conocido por ofrecer importantes servicios ecosistémicos, como regulación del agua y secuestro de carbono (Freitas *et al.* 2006; Fernández 2007; Vegas-Vilarrúbia *et al.* 2010; Lasso & Rial 2013; Goodman *et al.* 2013; Draper *et al.* 2014; Pinzón 2020); además, provee hábitats y alimento a la fauna silvestre (González 1987; Brightsmith & Bravo 2006; González & Rial 2011; Marrero & Rodríguez-Olarte 2014; González-B. 2016). Van der Hoek *et al.* (2019) consideraron a *M. flexuosa* como una especie hiperclave entre otras razones, porque proporciona múltiples tipos de recursos (alimento, nidos, hábitat) a una amplia variedad de especies (al menos 940 especies de vertebrados), además de un importante número de invertebrados, y cuyos cambios en la abundancia y distribución de sus poblaciones, probablemente tenga múltiples efectos en cascada sobre los ecosistemas neotropicales. Este vasto papel ecológico de *M. flexuosa*, combinado con su importancia económica y cultural para las personas en sus áreas de ocurrencia (Heinen & Ruddle 1974; Ponce *et al.* 2000; Paniagua-Zambrana 2005; Manzi & Coomes 2009; Gilmore *et al.* 2013; Toro Vanegas 2014;

Torres-Mora *et al.* 2015; Delascio-Chitty 2016; Sánchez & Tomalá-Nieto 2019; Bezerra-Barros *et al.* 2021), hace que la especie sea única y debe considerarse prioritaria en la conservación y en los planes de manejo sustentable a través del Neotrópico (Virapongse *et al.* 2017; van der Hoek *et al.* 2019).

Por otro lado, la fenología comprende el estudio del comportamiento de las plantas en relación con su entorno, abarca patrones estacionales de floración, fructificación y producción de follaje (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974; Fenner 1998). Los ciclos fenológicos en plantas tropicales son complejos, presentando patrones irregulares de difícil reconocimiento e interpretación, principalmente cuando se trata de estudios a corto plazo (Bencke & Morellato 2002). Además de la fenología de las plantas, también hay que considerar las características estructurales y dinámicas que determinan los procesos poblacionales, que incluyen entre otros factores: densidad, estados de desarrollo, proporción de sexos, dispersión, supervivencia (Krebs 1978; Morláns 2004; Godínez-Álvarez *et al.* 2008), los cuales se pueden medir para comparar diferentes poblaciones o una misma población en diferentes tiempos y hábitats (Odum 1993; Godínez-Álvarez *et al.* 2008; Zamora-Abrego *et al.* 2016; Escamilla & Bustos 2018). Todos estos aspectos estructurales, dinámicos y fenológicos son muy importantes para conocer la biología de las poblaciones, lo cual se relaciona con interacciones interespecíficas tales como competencia, herbivoría, polinización y frugivoría, los ciclos del crecimiento y la reproducción de las plantas, aspectos que son cruciales para comprender el funcionamiento de las especies de plantas en el ecosistema y su función en la comunidad (Newstrom *et al.* 1993, cit. Abreu 2001; Fenner 1998).

Las investigaciones sobre diversos aspectos de *M. flexuosa* y sus pantanos en Venezuela fueron reseñadas por Peña-Colmenarez & Gordon (2019). Respecto al estudio del comportamiento fenológico de *M. flexuosa* en Sudamérica, necesarios para entender la dinámica de sus poblaciones y sentar las bases para emprender acciones para su conservación y manejo (Toro Vanegas 2014), se ha encontrado que sus estados fenológicos no siguen un patrón único en su distribución, siendo diferentes sus períodos reproductivos entre hábitats y temporadas del año (Heinen & Ruddle 1974; Ponce 2002; Núñez & Carreño 2013). Las poblaciones han sido reportadas en floración mayormente en la temporada de lluvias (Storti 1993; Abreu 2001; Hernández *et al.* 2004; Cabrera & Wallace 2007; Toro Vanegas 2014; Ureta *et al.* 2014) y en la transición lluvia-sequía (Rosa 2013). Así mismo, los resultados dependen de la duración del estudio y de los criterios metodológicos empleados (Bencke & Morellato 2002), lo que ha puesto en evidencia discrepancias en la definición del patrón de floración y fructificación de dicha especie. Algunos autores indican que el ciclo fenológico del moriche

es anual (Storti 1993; Abreu 2001; Ponce 2002; Cabrera & Wallace 2007; Rosa 2013; Toro Vanegas 2014), mientras que otros señalan que es mayor a un año o supra-anual (Hernández *et al.* 2004; Ureta *et al.* 2014). Hernández *et al.* (2004) agregaron que el período reproductivo del moriche no está determinado exclusivamente por condiciones de estacionalidad climática, sino que también puede deberse a procesos endógenos de las plantas y factores bióticos que posiblemente influyen en la periodicidad de las fenofases (Hernández *et al.* 2004; Núñez & Carreño 2013).

En este trabajo se presentan resultados sobre aspectos fenológicos y proporción de sexos de *M. flexuosa*, la cual por su densidad, altura y cobertura constituye el elemento dominante del bosque ribereño de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela) (Peña-Colmenarez & Gordon 2019). Con base a la estacionalidad del clima en el área de estudio y a los cambios en la vegetación a lo largo del río, se espera que la fenología sea estacional y con un comportamiento distinto en dicha cuenca. Este sistema en su recorrido atraviesa varias ciudades, lo que ocasiona que esté sometido a diversas perturbaciones por actividades antrópicas. De allí que conocer la dinámica de las poblaciones y la capacidad de regeneración del moriche contribuye a comprender el comportamiento de esta especie, así como a generar las bases para establecer programas de conservación y manejo sostenible de dicho ecosistema, sobre todo por la dependencia económica y social de grupos humanos de esta palma, así como el impacto directo en la sobrevivencia de importantes grupos de fauna silvestre.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El río Tigre se encuentra en la altiplanicie de los Llanos orientales, entre los municipios Simón Rodríguez (El Tigre), Guanipa (El Tigrito), Freitas (Cantaura) e Independencia (Soledad) en el estado Anzoátegui. Desde su nacimiento en la Mesa de Guanipa, recorre 304 km y desemboca en el río Morichal Largo, 10 km antes de la descarga al caño Mánamo (MARNR-PDVSA 1987). En los primeros kilómetros recibe la descarga del río Guaraguara; posteriormente sus afluentes principales en la margen izquierda son el Aisme y el Oritupano, que a su vez recibe el Chive y el Ñato y en la margen derecha al Areo (MARNR-PDVSA 1987). La zona de estudio corresponde a la cuenca alta del río Tigre, la cual atraviesa Cantaura, El Tigre y El Tigrito (Fig. 1). En dicha figura se muestra la ubicación de las ocho estaciones de muestreo en las localidades de: I: Fundo Valle del Nilo; II: Granja Puig; III: Paso La Línea; IV: Escuela Granja El Vasquero; V: Fundo El Valle;

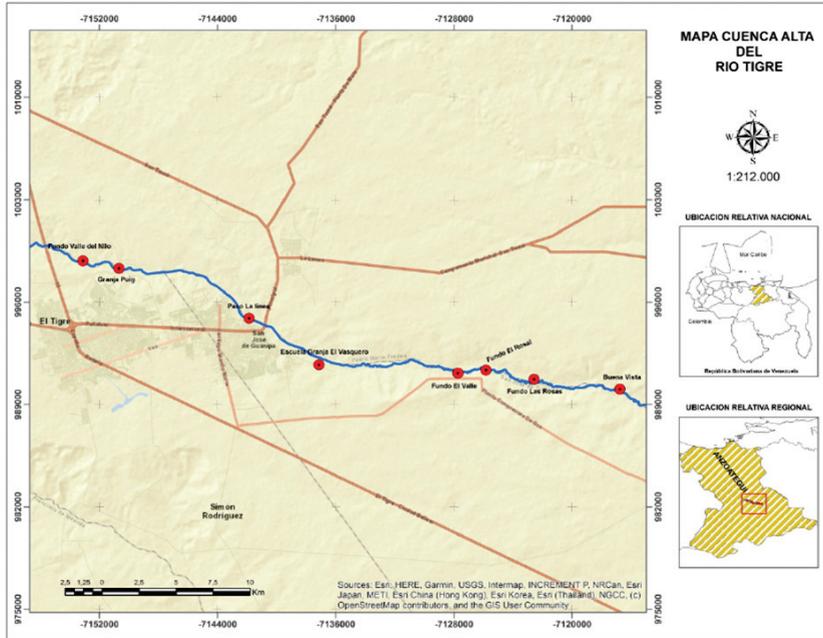


Fig. 1. Ubicación relativa nacional y regional del área de estudio (cuenca alta del río Tigre, Anzoátegui, Venezuela)

VI: Fundo El Rosal; VII: Fundo Las Rosas; VIII: Buena Vista (Fig. 1). Aspectos generales sobre geología, suelos y vegetación del área de estudio, así como las distintas actividades antrópicas que se desarrollan en cada sitio de muestreo fueron descritos por Peña-Colmenarez y Gordon (2019).

El clima dominante es cálido, con una temperatura media anual entre los 27 y 28 °C, y un régimen pluviométrico biestacional, que se caracteriza por la alternancia de una pronunciada estación seca de cuatro a cinco meses entre noviembre y marzo o abril, y con un período húmedo menos prolongado de tres a cuatro meses (Duno *et al.* 2007). Los meses de máxima precipitación corresponden a julio y agosto, con más del 50% de las precipitaciones anuales (COPLANARH 1974). La Fig. 2 muestra la distribución de la precipitación total y la temperatura promedio mensual registradas por el Centro de Análisis PDVSA - San Tomé entre abril 2000 y julio 2001, en la que se observan dos picos de precipitación: julio y noviembre.

A lo largo de la cuenca alta del río Tigre se encuentra una vegetación forestal tipo Palmar de Pantano (“Palm Swamp”), dominada por *M. flexuosa* seguida en importancia por *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., *Calophyllum brasiliense* Cambess. e *Inga vera* Will. (Peña-Colmenarez & Gordon 2019).

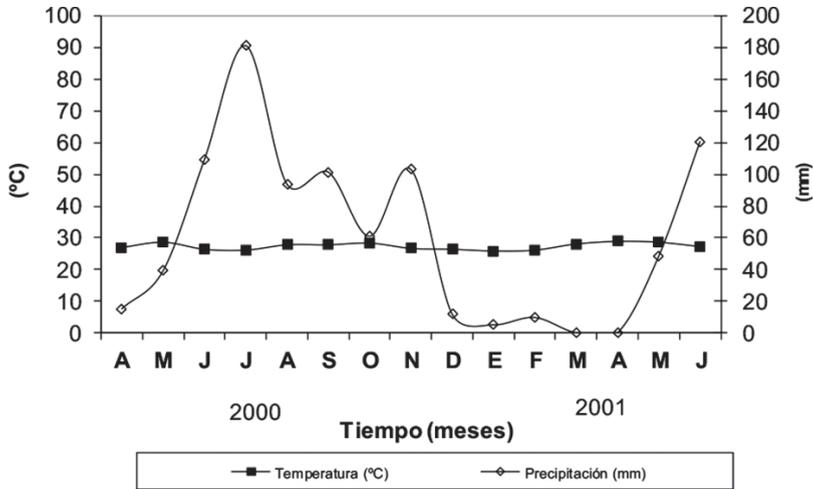


Fig. 2. Temperatura media mensual y precipitación total mensual entre abril 2000 y julio 2001 (Fuente: Laboratorio de Petróleo, PDVSA - San Tomé)

De acuerdo con la terminología definida por González (1987) y Fernández (2007) respecto a los tipos de morichales, en las estaciones V, VI, VII, con base a la riqueza de especies y complejidad estructural, la vegetación corresponde a un bosque siempreverde de pantano estacionalmente inundado (BSVPEI). En las estaciones II y III conforme a la composición de especies y estructura de la vegetación se asoció a un bosque transicional entre un morichal cerrado y un BSVPEI. La vegetación de las estaciones I y VIII se relacionó con un morichal abierto, mientras que la estación IV con un morichal cerrado (Peña-Colmenarez & Gordon 2019). A lo largo de la cuenca del río Tigre se configura un mosaico de comunidades cuya distribución de las especies de plantas y complejidad estructural refleja principalmente la naturaleza de los procesos ecológicos, por lo que la composición de la comunidad vegetal en cualquier posición a lo largo del río denota tanto la hidrología y su dinámica como la tolerancia de las plantas a la inundación (Peña-Colmenarez & Gordon 2019).

Trabajo de campo

A lo largo de la cuenca alta del río Tigre se llevaron a cabo siete salidas de campo, cada dos meses desde mayo del 2000 hasta mayo del 2001, de tal forma que se tuvieron registros de la temporada de lluvias (julio, septiembre y noviembre de 2000), sequía (enero y marzo de 2001) y los períodos transicionales sequía-lluvia (mayo de 2000 y de 2001).

En el tramo comprendido entre el sector Puente Piedra hasta el sector Buena Vista, que cubre una distancia aproximada sobre el río de 37,67 km (Fig. 1), como se indicó previamente se ubicaron ocho estaciones de muestreo, en cada una de ellas se estableció una parcela de 0,1 ha (50 m × 20 m), específicamente sobre el banco u orillas del río, para un total de 0,8 ha de área de muestreo.

Contrario a lo que se realiza en investigaciones sobre fenología, que involucra seleccionar y marcar individuos (Abreu 2001; Toro Vanegas 2014; Ureta, *et al.* 2014, entre otros), en este trabajo las fases fenológicas se siguieron a través del conteo de todos los individuos en floración, ya sean masculinos o femeninos y en frutos verdes o maduros dentro de cada parcela en cada estación y mes de muestreo, por lo que se obtuvieron datos de densidad (número de individuos/0,1 ha) en cada fenofase a lo largo de la cuenca alta.

M. flexuosa es una especie dioica, cuyas inflorescencias masculinas y femeninas están en plantas separadas y es imposible distinguir los sexos hasta que florecen, de allí que las observaciones de las fenofases se realizaron desde el suelo con binoculares Tasco Essentials 8'21, diferenciándolas a través de la coloración de las flores anaranjadas o naranjas en los individuos masculinos y amarillentas o beige en los femeninos. Como se mencionó, los individuos no se marcaron, por lo que el conteo de un mes en particular puede contener individuos enumerados en el mes anterior. La proporción de sexos se obtuvo a partir de las palmas femeninas florecidas y/o fructificadas registradas en las observaciones realizadas durante el periodo evaluado.

Se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Hammer 1999-2015a) para determinar si había diferencias significativas en las densidades de individuos masculinos y femeninos en flor, así como en frutos, respecto a las estaciones y períodos de muestreo. El procesamiento de los datos se hizo a través del paquete estadístico PAST Ver. 3.10 (Hammer 1999-2015b).

RESULTADOS

Floración

En la cuenca alta del río Tigre, la fenología de la palma moriche se muestra en la Fig. 3, la cual denota que durante el período de muestreo la floración en esta especie ocurrió en cortos lapsos durante el año, principalmente en la temporada de sequía, pero hay desfase entre sexos, donde los individuos femeninos comenzaron a florecer al final del período de lluvias (noviembre-2000), mientras que los masculinos florecieron en la época de sequía. Esto es, no se observó un patrón de floración único entre ambos

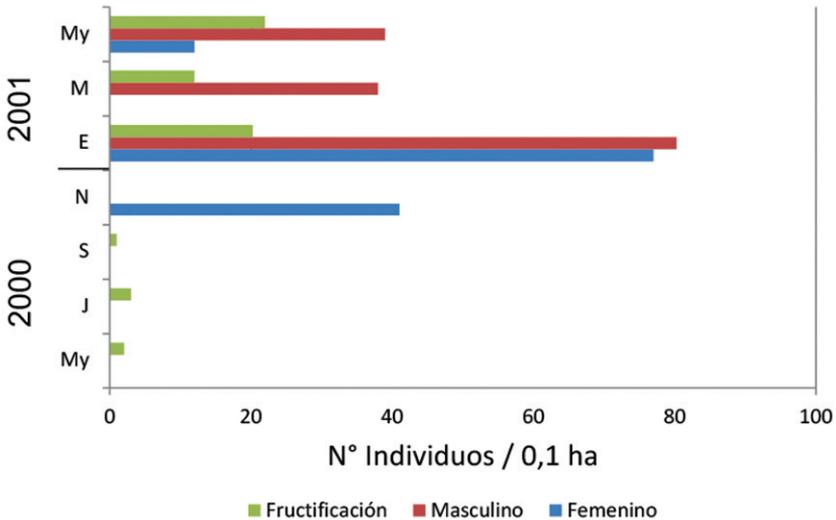


Fig. 3. Número de individuos de *Mauritia flexuosa* con frutos y flores femeninas y masculinas observados en la cuenca alta del río Tigre, durante la temporada de lluvia: julio (J), septiembre (S) y noviembre (N) de 2000, sequía (enero y marzo de 2001) y transición sequía-lluvia (mayo (My)) 2000 y 2001.

sexos, donde la presencia de flores varía entre ellos dependiendo del mes; así considerando solo el inicio de la floración, se infiere una asincronía en los eventos fenológicos de ambos sexos. Sin embargo, en los meses enero y mayo de 2001 coinciden los eventos reproductivos, es decir, ambos sexos son sincrónicos en su floración, presentándose los máximos de floración de ambos sexos en enero-2001 (Fig. 3).

La Fig. 4 muestra la densidad de individuos en floración y fructificación del moriche a lo largo de la cuenca alta del río Tigre, durante los meses de mayor actividad reproductiva: noviembre-2000, enero-2001, marzo-2001 y mayo-2001. En el mes de noviembre-2000, el máximo de floración de los individuos femeninos se dio en la estación IV y en enero-2001 en la estación V. Por su parte, el máximo de floración de los individuos masculinos en enero-2001 fue en las estaciones I y IV, mientras que en marzo-2001, fue en la estación III y en mayo-2001 en la estación II. Los mínimos dependen de la variable considerada, a saber, si son individuos femeninos o masculinos; así en noviembre-2000, enero-2001 y mayo-2001 los mínimos de individuos femeninos se encontraron en las estaciones VIII, II y VI, respectivamente, en tanto que los menores valores de densidad de los individuos masculinos en enero-2001, marzo-2001 y mayo-2001 se dieron en las estaciones II, I y VII, respectivamente.

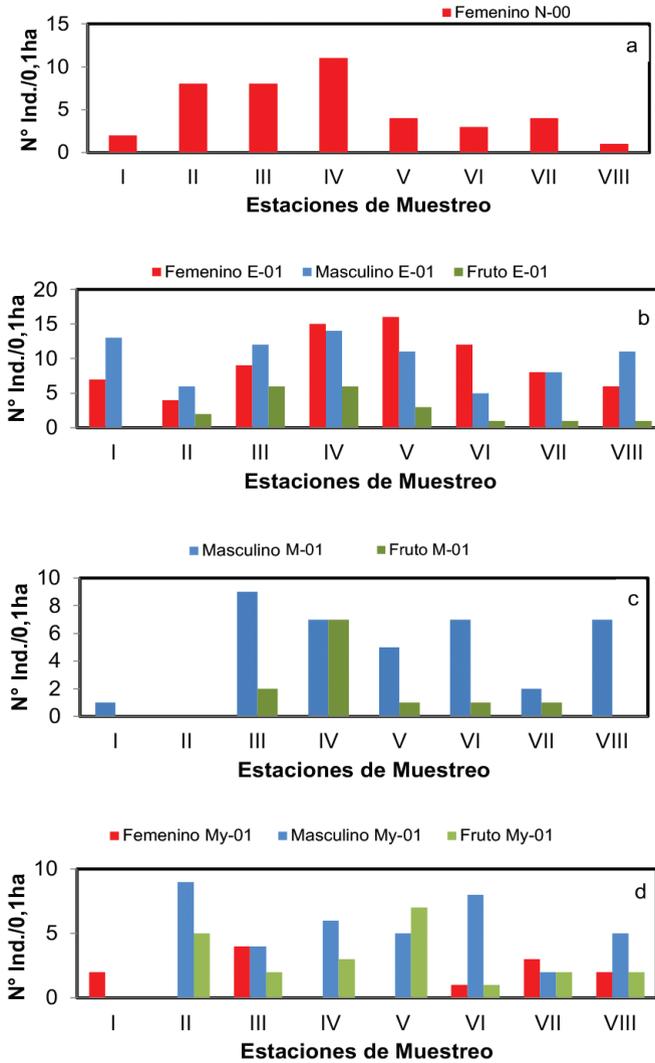


Fig. 4. Número de individuos femeninos, masculinos y en fruto de *Mauritia flexuosa* observados en la cuenca alta del río Tigre respecto a las estaciones de muestreo. **a.** noviembre (N-00) 2000; **b.** enero (E-01) 2001; **c.** marzo (M-01) 2001; **d.** mayo (My-01) 2001.

El análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis demostró que la densidad de individuos masculinos y femeninos en floración no difieren significativamente entre estaciones de muestreo ($H = 3,58$; $p < 0,82$; $H = 3,62$, $p < 0,88$, respectivamente), no así entre los meses de muestreo ($H = 8,2$; $p < 0,02$; $H = 13,55$; $p < 0,001$, respectivamente).

Fructificación

Se determinó que la carga de una infrutescencia de *M. flexuosa* en promedio fue de 2713 ± 266 frutos. Respecto a las temporadas del año, en la cuenca alta del río Tigre (Fig. 3) se encontró que, si bien se producen frutos durante todo el año, la mayor densidad de individuos en fruto fue identificada en la temporada de sequía y en la transición sequía-lluvia, con un máximo en mayo-2001; únicamente al inicio del segundo máximo de lluvias (noviembre-2000) no se observaron individuos en fruto. Esto indica que *M. flexuosa* presenta frutos durante la mayor parte del año, ya que los frutos no se desarrollan y caen todos al mismo tiempo, probablemente correlacionado con una estrategia para la regeneración y/o el mantenimiento de los agentes dispersores activos. Sin embargo, la intensidad es estacional, ya que durante la estación de sequía se identificó un mayor número de individuos en fruto.

Respecto a las estaciones de muestreo a lo largo del río, la Fig. 4 muestra que el mayor número de individuos en frutos en el mes de enero-2001 se encontró en las estaciones III y IV, en marzo en la IV, mientras que en mayo-01 fue en la estación V, por lo que en general a lo largo de la cuenca alta del río Tigre la mayor fructificación fue identificada en las estaciones III, IV y V. Cabe mencionar que la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre estaciones de muestreo ($H=14,05$; $p<0,04$), más no a través del tiempo ($H=2,63$; $p<0,25$).

Proporción de sexos

Si se suman todos los individuos en floración y fructificación durante los meses de mayor actividad reproductiva (noviembre-2000 y mayo-2001) mostrados en la Fig. 3, se observa el predominio de los femeninos sobre los masculinos, con un total de 23 individuos/0,01 ha femeninos y 19,6 individuos/0,1 ha masculinos; sin embargo, hay una variación entre los meses, de modo que la mayor abundancia de los femeninos se encontró entre noviembre-2000 y enero-2001.

En la Fig. 4 se muestra que no solo hay variación entre los meses, sino también entre estaciones de muestreo en la densidad de plantas femeninas y masculinas. En noviembre-2000 cuando solo se observaron plantas femeninas, la mayor densidad fue en la estación IV y la menor en la VIII (Fig. 4a). Entre los meses enero-mayo-2001 (Fig. 4b, c y d), lapso en el cual ambos sexos están en actividad reproductiva, a través de la suma de los individuos en flor y en fruto se obtuvo el total de plantas femeninas y se compararon con los individuos masculinos por estación de muestreo. En el mes de enero-2001 cuando hubo la densidad más elevada de ambos sexos que fue en total 22,1 individuos/0,1 ha, hubo mayor abundancia de plantas

femeninas, con la excepción de las estaciones I y VIII (Fig. 4b), que en términos de porcentajes resultó 55% plantas femeninas y 45% individuos masculinos, en una proporción 1,21 femeninos:1 masculinos para ese mes. En los meses de marzo-2001 y mayo-2001 cuando la abundancia total de individuos en etapa reproductiva disminuyó, pasando a 6,3 y 9,1 individuos / 0,1 ha respectivamente, de manera que en marzo-2001 con la excepción de la estación IV, donde ambos sexos estaban igualmente representados, predominan los masculinos sobre los femeninos (Fig. 4c), de modo que, del total de plantas el 76% correspondió a plantas masculinas y 24% femeninas, con una proporción 1 femenino:3,2 masculino para ese mes. En el mes de mayo-2001 las plantas femeninas fueron más abundantes en las estaciones I, V y VII, mientras hubo mayor densidad de las plantas masculinas en las estaciones II y VI (Fig. 4d), de allí que del total de individuos en reproducción observados en ese mes (9,1 individuos/0,1 ha), el 47% fueron palmas femeninas y 53% palmas masculinas, en una relación 1 femenino:1,1 masculino.

La prueba de Kruskal-Wallis no dio significativa cuando se compararon los individuos femeninos entre estaciones de muestreo ($H=6,55$; $p<0,50$), no así en el tiempo ($H=18,24$; $p<0,0004$), dando de acuerdo con la prueba a posteriori de Mann-Whitney que la densidad del mes de noviembre-2000 difiere del mes de enero-2001 y de marzo-2001 ($p<0,02$ y $p<0,1$, respectivamente; la densidad de enero-2001 difiere de los meses de marzo y mayo de 2001 ($p<0,002$). La prueba de Kruskal-Wallis igualmente no dio significativa al comparar la densidad de individuos masculinos entre estaciones de muestreo ($H=3,62$; $p<0,82$), no así cuando se cotejan a través de los meses ($H=8,19$; $p<0,02$), que con base a la prueba a posteriori de Mann-Whitney, la densidad del mes de enero-2001 difiere de los meses de marzo y mayo de 2001 ($p<0,02$; $p<0,01$, respectivamente).

DISCUSIÓN

Floración

Núñez & Carreño (2013) señalaron que los patrones de floración y fructificación de *M. flexuosa* son muy variables y cambian según la localidad, atribuyendo este fenómeno a factores ambientales locales, además consideran que igualmente depende de la latitud y longitud geográfica donde se haya la especie. Estos autores también indicaron que habría que preguntarse si esta variabilidad no es consecuencia del método de muestreo (Bencke & Morellato 2002), lo que incluye la duración y los intervalos de tiempo entre muestreos.

De las observaciones fenológicas realizadas en este trabajo resultó que no hay un patrón único de floración entre ambos sexos, esto es, la presencia de flores varía entre ellos dependiendo del mes, con cierto grado de asincronía en el inicio de la floración, la cual ha sido atribuida a la heterogeneidad espacial y temporal (Ponce 2002). El desfase en el inicio de floración entre ambos sexos coincide con lo hallado por Heinen & Ruddle (1974) en poblaciones del Delta del Orinoco, por Abreu (2001) en el municipio de Uberlândia-MG en Brasil y por Núñez & Carreño (2013) en las poblaciones del río Casanare en Colombia. Sin embargo, hay superposición en los eventos reproductivos entre ambos sexos en los meses de sequía, lo cual sugiere como lo planteó Rosa (2013) que, en una especie dioica como *M. flexuosa*, es necesario un cierto grado de superposición en la floración entre sexos para asegurar la reproducción, y consecuentemente la permanencia de la especie en la comunidad.

Como se señaló previamente, las distintas investigaciones sobre fenología del moriche en Sudamérica han hallado que florece principalmente en la temporada de lluvias (Abreu 2001; Cabrera & Wallace 2007; Núñez & Carreño 2013; Toro Vanegas 2014; Ureta, *et al.* 2014), no obstante, el comportamiento fenológico del moriche en la cuenca alta del río Tigre es distinto, con el máximo de floración durante el inicio de la temporada de sequía (enero), lo cual como se indicó antes, la fenología de *M. flexuosa* pareciera depender de la latitud y longitud geográfica donde se halla esta especie. Este resultado concuerda con lo encontrado por Sousa (2017) en Santa Luz, estado de Piauí (Brasil) y Mendes (2013) en Restinga, estado de Maranhão (Nordeste de Brasil), quienes reportaron que el patrón fenológico de la especie fue anual, estacional, concentrado en la estación seca. Mendes (2013) planteó que la principal estrategia reproductiva del moriche es sincronizar la floración y polinización con las actividades de los polinizadores y dispersores, garantizando de esta forma su reproducción, lo cual iría en detrimento de la germinación y establecimiento de las plántulas, puesto que es de suponer que durante las lluvias hay condiciones apropiadas de humedad para la germinación del moriche. Asimismo, coinciden con lo hallado por Triana (1998, cit. Trujillo-González *et al.* 2011), en el piedemonte Caquetense (Colombia), quien encontró una estrecha relación entre la dinámica hídrica y los ciclos fenológicos de la especie, y que la mayor floración se presentó entre meses secos y con vientos.

Los resultados del Moriche en la cuenca alta del río Tigre, así como los de Mendes (2013) y Sousa (2017), contribuyen a la idea de que el clima, procesos endógenos de las plantas y factores bióticos, también influyen en la periodicidad de las fenofases (Hernández *et al.* 2004; Núñez & Carreño 2013). En este sentido, Mendes (2013) y van Schaik *et al.* (1993) plantearon

que la insolación afecta la floración, en este caso la especie florece y fructifica en el período de mayor incidencia solar (época de sequía). Rosa (2013) observó máximos de floración del moriche en la interfase estación lluviosa-seca cuando la inundación retrocede, lapso en el cual las plantas no están sometidas a una condición de estrés por inundación o sequía. La respuesta fenológica a la variación climática podría tener implicaciones en la distribución y conservación de esta especie clave. Hernández *et al.* (2004) indicaron que generalmente la floración del moriche en Colombia es estacional, señalando además que en las palmas la fisiología de la floración no es bien conocida, no obstante, parece estar determinada por el aumento de sustancias para el crecimiento bajo la influencia de la luz, factor climático que se considera como el de mayor incidencia sobre la floración y, en algunos casos, sobre la maduración de los frutos.

Los cambios en la floración de *M. flexuosa*, a lo largo del río, quizás es el resultado de las variaciones en las condiciones fisicoquímicas de los suelos, generados por la heterogeneidad ambiental determinada por el gradiente altitudinal del río, las inundaciones, el depósito y el transporte de materiales, tanto lateral o transversal como longitudinalmente, a lo que se agrega las perturbaciones ambientales que se generan en la cuenca alta del río Tigre (Peña-Colmenarez & Gordon 2019). Ureta *et al.* (2014) en Perú reportaron que la duración de la floración varió entre hábitats. No obstante, el hecho que no haya diferencias significativas entre los sitios de muestreo incluidos en esta investigación coincide con el estudio de Rosa (2013) sobre poblaciones del estado brasilero de Roraima (norte de la Amazonía brasileña), quien encontró que ni el final ni el inicio de la floración de individuos masculinos y femeninos diferían significativamente entre hábitats. Considerando que un evento fenológico o una respuesta fisiológica de las plantas es provocado por el ambiente (Fenner 1998), es probable que diversos factores bióticos y abióticos propios de cada ecosistema afecten de manera diferenciada a las poblaciones, ocasionando un comportamiento fenológico distinto para una misma especie (Mendes 2013).

Fructificación

La cantidad promedio de frutos por inflorescencia estimada en la cuenca alta del río Tigre se puede considerar alta cuando se compara con otros trabajos. Al respecto, Ponce (2000) encontró que una infrutescencia de moriche produce entre 1020 y 1040 frutos, y que una planta femenina puede presentar hasta 7 infrutescencias/año, lo que atribuyó a las características de la comunidad -bosque siempreverde, morichal cerrado o abierto- y al año en cuestión. Delgado *et al.* (2007) en Perú reportaron que una planta

puede tener hasta ocho inflorescencias por año en diferentes estados de desarrollo y cada inflorescencia puede producir 900 frutos. Núñez & Carreño (2013) (Casanare, Colombia) hallaron que el número de flores por inflorescencia varió entre 814 y 3753, de las cuales, en promedio 875 ± 273 fueron fecundadas y se convirtieron en frutos viables y cada palma puede producir en promedio 4 ± 3 infrutescencias. Storti (1993) en Manaos (Brasil) observó que cada planta producía de 4 a 7 inflorescencias por año (media fue $4,78 \pm 0,88$), donde la cantidad de frutos, desde que empiezan a desprenderse del raquis, varía de 9 a 12 meses.

En cuanto a la disponibilidad de frutos todo el año (Fig. 3), cabe mencionar a Hernández *et al.* (2004) en Colombia, quienes encontraron que, si bien la mayor cantidad de frutos maduros fue en la época de transición húmeda-seca, los frutos en desarrollo se producían durante todo el año. Esto último también fue reportado por Delgado *et al.* (2007) en Perú. Toro Vanegas 2014 encontró que el ciclo completo de formación de frutos, desde verdes hasta maduros, tuvo una duración de 11,2 meses, entre agosto de un año y octubre del siguiente, por lo que la especie asegura la producción de flores y frutos todos los años. Rosa (2013), en Brasil, encontró que la fructificación se inició al principio de la estación seca y la maduración de los frutos durante la estación lluviosa. Sin embargo, Heinen & Ruddle (1974) reportaron que los frutos del moriche no estaban disponibles todo el año, y su abundancia fluctuaba durante el transcurso del año de acuerdo con las variaciones en la precipitación anual.

En este trabajo la cantidad de plantas en fruto más alta se encontró principalmente en el lapso de sequía, lo cual es contrario a lo hallado por Ponce (2000) en Guárico (Venezuela), por Cabrera & Wallace (2007) en Bolivia, por Delgado *et al.* (2007) en Perú y por Isaza *et al.* (2011) en la región del Amazonas colombiano. Similarmente, Bonadie (1998) reportó que en el pantano Nariva de Trinidad el máximo de disponibilidad de frutos ocurrió durante el comienzo de la estación húmeda, cuando las condiciones del suelo fueron más favorables para la germinación.

Respecto a la concentración de la fructificación durante la temporada de sequía, Mendes (2013) también encontró un resultado similar. Este autor señaló que la fructificación se da de manera sincrónica, con frutos maduros en la estación seca, cuando la nubosidad es más baja, y que la maduración del fruto debe ocurrir durante la estación húmeda, cuando las condiciones de germinación de la semilla son óptimas. Así, una fructificación más acentuada en la temporada de sequía muestra que la principal estrategia reproductiva del moriche, como se indicó previamente, es sincronizar la floración con las actividades de los dispersores, garantizando de esta forma su reproducción, en detrimento de la germinación y establecimiento de las plántulas. Se

considera que en la época húmeda se garantiza la germinación y establecimiento del moriche (González 1987; González & Rial 2011; Mendes 2013), no obstante Peña (2004) encontró que la mayor densidad de plántulas fue entre los meses enero y marzo de 2001 y la menor en mayo-2001.

La temporada de lluvias, si bien puede que sean las condiciones apropiadas para la germinación, y el agua actúe como un agente que redistribuye los frutos y semillas dentro de la comunidad, podría ocurrir que al ser arrasados por las inundaciones éstos sean dispersados fuera de la comunidad (dispersión secundaria) (Gordon & van der Valk 2003), asimismo, en dicha temporada es muy probable que muchos se pierdan al no caer en sitios seguros ni para la germinación, ni para los agentes dispersores de semillas y frutos.

El número de individuos en frutos varió entre las estaciones de muestreo. Al respecto, es importante señalar que en la cuenca alta del río Tigre la vegetación en las estaciones III, IV, y V va desde un bosque transicional entre un morichal cerrado y un bosque siempreverde de pantano estacionalmente inundado (BSVPEI) en la estación III, un morichal cerrado en la estación IV y un BSVPEI en la estación V (Peña-Colmenarez & Gordon 2019). Siendo estos dos últimos sitios los que presentan mayor densidad de individuos en frutos durante todo el período de muestreo y los menos afectados por actividades humanas (Peña-Colmenarez & Gordon 2019). Por su parte, en las estaciones I y VIII, definidos como morichales abiertos y la II, referida como bosque transicional entre un morichal cerrado y un BSVPEI, no hubo individuos en frutos o si presentes, en cantidades muy bajas, en los cuales se evidenció una alta incidencia de actividades humanas (Peña-Colmenarez & Gordon 2019). Ureta *et al.* (2014), en Perú, reportaron que la producción de frutos dependía del lugar. Rosa (2013), en Roraima, planteó que la heterogeneidad y fragmentación del hábitat afecta el éxito reproductivo de las plantas, corroborando lo señalado por otros autores, ya que el número de semillas y masa del fruto fueron significativamente menores en una sabana perturbada en comparación con el bosque y el ecotono bosque-sabana no perturbados.

Si bien *M. flexuosa* en la cuenca alta del río Tigre florece y fructifica durante la época sequía, el número de individuos en frutos a lo largo del río depende de las condiciones particulares de cada estación, esto es, de las características bióticas y abióticas del lugar y de las perturbaciones antrópicas, las cuales inciden notablemente en la producción de frutos y posiblemente en la germinación y establecimiento de plántulas, de modo que las estaciones menos perturbadas había mayor número de individuos en fruto, lo que se tradujo en menor densidad de plántulas como lo hallado por Peña (2004) en la estación VI, caracterizada por una vegetación BSVPEI.

Proporción de sexos

La relación entre individuos femeninos/masculinos de *M. flexuosa* varía dependiendo de la ubicación geográfica, la heterogeneidad ambiental y perturbaciones del hábitat, lo cual afecta el éxito reproductivo de esta especie. En la cuenca alta de río Tigre la tendencia general de mayor relación femeninos/masculinos coinciden con lo hallado por Toro Vanegas (2014); similarmente Rosa (2013) encontró mayor cantidad de individuos femeninos, sin relación alguna entre hábitat y sexo. Romero-Castillo & Sánchez-Mercado (2021) en un morichal del estado Monagas (Venezuela), reportaron que la proporción de femeninos/masculinos fue mayor en sitios medianamente intervenidos en comparación con no intervenidos. Es de suponer que el mayor número de individuos femeninos sobre masculinos es parte de las estrategias de mantenimiento de la población, ya que se incrementa la producción de frutos, y con ello las probabilidades de germinación y de tener nuevos individuos en la población.

Sin embargo, la proporción de sexos varió entre estaciones de muestreo, en donde la mayor cantidad de individuos masculinos sobre los femeninos se observó en las estaciones I, II y VIII, que como se señaló antes corresponden con áreas donde se han observado perturbaciones moderadas a fuertes por actividades humanas (Peña-Colmenarez & Gordon 2019). Este resultado en tres de las ocho estaciones de muestreo, concuerda con lo hallado por Novoa (2010), Isaza *et al.* (2013), Zárata-Gómez *et al.* (2019), así como con Freitas *et al.* (2020), quienes lo atribuyeron al factor de perturbación humana ocasionado por la tala de palmeras femeninas para la cosecha de sus frutos, señalando además que en morichales sin intervención la proporción de individuos femeninos sobre masculinos es más alta (Urrego 1987, cit. Freitas *et al.* 2020). En el caso del río Tigre las perturbaciones humanas no son para la cosecha de frutos propiamente dicho, sino por las distintas actividades económicas y sociales que actúan simultáneamente en la cuenca alta del río Tigre, siendo las más severas: deforestación y quema para labores agrícolas (conucos), granjas avícolas, tuberías de gas y petróleo (Peña-Colmenarez & Gordon 2019). Según lo reportado por Ponce *et al.* (1996), este patrón de reclutamiento es común dentro de las comunidades sucesionales de morichales, que puede producirse por causas naturales de competencia, dirigiéndose hacia un reemplazo de estados intermedios y establecimiento de una comunidad clímax de bosque siempreverde de pantano estacional o por intervenciones antrópicas como en el caso evidenciado en el presente trabajo.

En general, los resultados indican que independientemente del lugar las plantas florecerán principalmente en sequía, pero su intensidad varía a lo largo del río, evidenciado por los cambios en la densidad de individuos

en fruto y proporción de sexos entre las estaciones de muestreo, ello como parte de la estrategia de mantenimiento de la población, y por las condiciones ambientales determinadas por factores abióticos y bióticos y perturbaciones antrópicas en la cuenca alta del río Tigre.

CONCLUSIÓN

Mauritia flexuosa en la cuenca alta del río Tigre florece mayormente en la temporada de sequía. Fructifica durante todo el año, con la más alta densidad de individuos en frutos igualmente en el período de sequía, cuando las aguas retroceden, de modo que las plantas no están sometidas a una condición de estrés por inundación, y cuando se supone hay mayor actividad de agentes dispersores. En cuanto a la proporción de sexos, en general, de las ocho estaciones de muestreo estudiadas, en cinco de ellas predominan los individuos femeninos sobre los masculinos, principalmente en los ambientes menos perturbados por actividades antrópicas; en las otras tres estaciones predominan los masculinos, y constituyen sitios donde se dan perturbaciones moderadas a fuertes producto de las actividades humanas. La heterogeneidad del sustrato como resultado del gradiente altitudinal del río, las inundaciones, el depósito y el transporte de materiales, tanto lateral como longitudinalmente, que inciden en las características de suelos, estacionalidad de la precipitación, factores bióticos y perturbaciones antrópicas que influyen en el tipo de vegetación a lo largo de la cuenca alta del río Tigre, pueden explicar los cambios en la floración, fructificación y proporción de sexos observados para esta especie en dicha cuenca.

AGRADECIMIENTOS

A la Gerencia del Distrito San Tomé de PDVSA y la Coordinación Operacional Oriente de PDVSA, FONACIT y CDCH-UCV por cubrir los aspectos financieros y logísticos de este proyecto desde marzo del 2000 hasta septiembre del 2001. A Jesús Segovia y al personal del Laboratorio de Petróleo de San Tomé - PDVSA, por apoyar todo el trabajo de campo y de laboratorio. A los señores Luis Rafael Yaguare, Franklin Díaz, Juan Guevara, Anselmo Boada y a la Dirección de la Escuela Granja El Vasquero, quienes facilitaron el acceso a las diferentes estaciones o sitios de muestreo. Al Dr. Miguel Ángel Sánchez Mercado por la revisión de este manuscrito. A los árbitros que con sus observaciones y sugerencias contribuyeron a la edición final de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Abreu, S.A. 2001. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) em Vereda no Município de Uberlândia-MG. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia MG, Brasil.
- Bencke, C.S.C. & L.P.C. Morellato. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasil. Bot.* 25(3): 269-275.
- Bezerra-Barros, F.B., F. Freires de Sousa, J. Pantoja de Andrade, F. Meneses Ramos & C. Vieira-da-Silva. 2021. Ethnoecology of *miriti* (*Mauritia flexuosa*, L.f.) fruit extraction in the Brazilian Amazon: knowledge and practices of riverine peoples contribute to the biodiversity conservation. *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 17(1): 10.1186/s13002-020-00430-z.
- Bonadie, W.A. 1998. The ecology of *Roystonea oleracea* palm swamp forest in the Nariva Swamp (Trinidad). *Wetlands* 18(3): 249-255.
- Brightsmith, D. & A. Bravo. 2006. Ecology and management of nesting blue and yellow macaws (*Ara ararauna*) in *Mauritia* palm swamps. *Biodivers. & Conservation* 15: 4271-4287.
- Cabrera, H. & R. Wallace. 2007. Patrones fenológicos de ocho especies de palmeras en el bosque amazónico de Bolivia. *Rev. Bol. Ecol. Cons. Amb.* 21: 1-18.
- COPLANARH (Comisión del Plan Nacional de Aprovechamiento de los Recursos Hidráulicos). 1974. *Inventario nacional de tierras, regiones Centro Oriental y Oriental*. Publicación No. 35, Ministerio de Agricultura y Cría, Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Caracas, Venezuela.
- Delascio-Chitty, F. 2016. Palmas (Arecaceae) de los morichales de Venezuela: Composición, distribución y uso. In: Lasso, C.A., G. Colonnello & M. Moraes (eds.). *VII. Morichales y Canangunchales de la Orinoquia y Amazonia Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Cap. 3, pp. 85-107. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Delgado C., G. Couturier & K. Mejía. 2007. *Mauritia flexuosa* (Arecaceae: Calamoideae), an Amazonian palm with cultivation purposes in Peru. *Fruits* 62: 157-169.
- Draper, F.C., K.H. Roucoux, I.T. Lawson, E.T. Mitchard, E.N.H. Coronado, O. Lähteenoja, L. Montenegro, E. Valderrama, R. Zarate & T.R. Baker. 2014. The distribution and amount of carbon in the largest peatland complex in Amazonia. *Environmental Research Letters* 9(12): 124-017. doi:10.1088/1748-9326/9/12/124017.
- Duno de Stefano, R., G. Aymard & O. Huber (eds.). 2007. *Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de los Llanos de Venezuela*. Fundación para

- la Defensa de la Naturaleza - Fudena, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lässer"- FIBV, Fundación Empresas Polar, Caracas, Venezuela.
- Escamilla, D. & T. Bustos. 2018. Estructura poblacional y parámetros de aprovechamiento para la hoja de *Mauritia flexuosa* L.f. en los municipios de Vistahermosa y Puerto López Meta). T.E.G Ingeniero Forestal, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá D.C.
- Fenner, M. 1998. The Phenology of growth and reproduction in plants. *Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 1: 78-91.
- Fernández, A. 2007. Los morichales de los Llanos orientales. In: Duno, R., G. Aymard & O. Huber (eds.). *Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela*, pp. 91-98. Fudena, Fundación Empresas Polar, FIBV. Caracas, Venezuela.
- Freitas, A.L., V. Dávila Macedo, P. Pérez Peña, R. Pezo Díaz & K. Mejía. 2020. Estructura poblacional de *Mauritia flexuosa* y *Oenocarpus bataua* en tres comunidades de la cuenca alta del Putumayo, frontera Perú - Colombia. *Ciencia Amazónica (Iquitos)* 8(2): 151-166.
- Freitas, A.L., E.O. Acevedo, D. del Castillo, C. Linares, P. Martínez & G.A. Malca. 2006. Servicios ambientales de almacenamiento y secuestro de carbono del ecosistema aguajal en la Reserva Nacional Pacaya Samiria, Loreto-Perú. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Documento Técnico N° 29.
- Gilmore, M.P., B. Endress & C. Horn. 2013. The socio-cultural importance of *Mauritia flexuosa* palm swamps (aguajales) and implications for multi-use management in two Maijuna communities of the Peruvian Amazon. *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 9: 29-52.
- Godínez-Álvarez, H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, Roldán, L. Ríos Casanova & R. Lira. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mex. Biodivers.* 79: 393- 403.
- González, V. 1987. *Los morichales de los Llanos Orientales: Un enfoque ecológico*. Ediciones Corpoven. Caracas, Venezuela.
- González-B., V. 2016. Los palmares de pantano de *Mauritia flexuosa* en Suramérica: Una revisión. In: Lasso, C.A., G. Colonnello & M. Moraes (eds.). *XIV. Morichales, Cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Cap. 2: 45-83. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- González-B., V. & A. Rial. 2011. Las comunidades de morichal en los Llanos Orientales de Venezuela, Colombia y el delta del Orinoco: impactos de la actividad humana sobre su integridad y funcionamiento. In: Lasso, C., A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz-Pulido, G.

- Corzo & A. Machado-Allison (eds.). *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: II Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible*, pp. 124-147. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia. Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D.C., Colombia.
- Goodman, R.C., O.L. Phillips, D. Del Castillo, L. Freitas, S. Tapia, A. Monteagudo & T.R. Baker. 2013. Amazon palm biomass and allometry. *Forest Ecol. Managem.* 310: 994-1004.
- Gordon, E. & A. van der Valk. 2003. Secondary seed dispersal in *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. dominated wetlands in Laguna Grande, Venezuela. *Pl. Ecol.* 168: 177-190.
- Hammer, Ø. 1999-2015a. *PAST Ver. 3.10. Reference manual*. Natural History Museum, University of Oslo. Oslo, Noruega.
- Hammer, Ø. 1999-2015b. *PAST (Paleontological Statistics)*, Version 3.10. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>.
- Heinen, H. & K. Ruddle. 1974. Ecology, ritual and economic organization in the distribution of palm starch among Warao of the Orinoco delta. *J. Anthropol. Res.* 30(1): 116-138.
- Hernández, G.M.S., J.A.G. Barrera, D. Páez, E.A. Oviedo & H.R. Romero. 2004. *Aspectos biológicos y conservación de frutas promisorias de la amazonia colombiana*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, SINCHI, Universidad de la Amazonia, Bogotá, Colombia.
- Isaza, C., G. Galeano & R. Bernal. 2013. Manejo actual de *Mauritia flexuosa* para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana. In: Lasso, C.A., A. Rial & V. González-B. (eds.). *VII. Morichales y Canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Cap. 15: 243-273. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Isaza, A.C., G. Galeano & R. Bernal. 2011. Manejo, rendimiento y estructura poblacional de las palmas productoras de frutos *Euterpe precatoria*, *Mauritia flexuosa* y *Oenocarpus bataua* en el Amazonas colombiano. Libro de resúmenes, p. 36. Simposio Internacional: Impacto De La Cosecha De Palmas En Los Bosques Tropicales Leticia, Colombia Disponible en: https://pure.au.dk/ws/files/41989097/Libro_Resumen_Simposio_Internacional_IMPACTO_DE_LA_COSECHA_DE_PALMAS_EN_LOS_BOSQUES_TROPICALES_copy.pdf.
- Krebs, C.J. 1978. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Second Edition. Harper & Row. Nueva York, USA.
- Lasso, C.A. & A. Rial. 2013. Introducción. In: Lasso, C.A., A. Rial & V. González-B. (eds.). *VII. Morichales y Canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Parte I, pp. 25-30. Serie Editorial Recursos

- Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Manzi, M. & O. Coomes. 2009. Managing Amazonian palms for community use: A case of aguaje palm (*Mauritia flexuosa*) in Peru. *Forest Ecol. Managem.* 257: 510-517.
- MARNR - PDVSA (Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables - Petróleos de Venezuela). 1987. Monitoreo de aguas de los ríos de la Faja Petrolífera del Orinoco. Proyecto del Programa de Protección Ambiental. Caracas, Venezuela.
- Marrero, C. & D. Rodríguez-Olarte. 2014. *Ríos de morichal de la Orinoquia venezolana: Modeladores del paisaje, soportes de biodiversidad, flujo geohídrico e identidad cultural*. Editorial Académica Española. Alemania. <https://www.eae-publishing.com>
- Mendes, F.N. 2013. Ecología da polinização do Buriti (*Mauritia flexuosa* L.f., Areaceae) na Restinga de Barreirinhas, Maranhão, Brasil. Tese de Doutorado Universidade Federal do Pará, Belém. Disponible en: <http://repositorio.ufpa.br/jspui/handle/2011/6924>.
- Morlans, M.C. 2004. *Introducción a la Ecología de Poblaciones*. Editorial Científica Universitaria - Universidad Nacional de Catamarca. Argentina.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons. New York, USA.
- Novoa, J.Y. 2010. Evaluación de las principales características poblacionales de *Mauritia flexuosa* frente al cambio climático en el área de conservación municipal asociación hídrica aguajal - Renacal Alto Mayo. Tesis de Grado de Ingeniero. Universidad Nacional de San Martín, Facultad de Ecología. Perú.
- Núñez, L.A. & J. Carreño. 2013. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. In: Lasso, C.A., A. Rial & V. González-B. (eds.). *VII. Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Cap.7.: 119-147. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Odum, E.P. 1993. *Ecology and our endangered life-support systems*. 2da. Ed. Sinauer Associates, INC - Publisher, Sunderland. Massachusetts, USA.
- Paniagua-Zambrana, M.N.Y. 2005. Diversidad, densidad, distribución y uso de las palmas en la región del Madidi, noreste del departamento de La Paz (Bolivia). *Ecol. Bolivia* 40(3): 265-280.
- Peña, C. 2004. Variaciones en la estructura y composición florística de las comunidades de Morichal en la cuenca alta del río Tigre (Edo. Anzoátegui). Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.

- Peña-Colmenarez, C. & E. Gordon. 2019. Morichal de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela): Aguas, suelos y vegetación. *Acta Biol. Venez.* 39(2): 137-228.
- Pinzón, M.D. 2020. *Evaluación potencial de fijación de CO₂ en una población silvestre de la palma de moriche *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en Casanare, Orinoquia Colombiana.* Disponible en: https://ciencia.lasalle.edu.co/ing_ambiental_sanitaria/1892/
- Ponce, M.E. 2000. Algunos aspectos de la biología poblacional de *Mauritia flexuosa* L.f. (Palma moriche) en los Llanos Sur Orientales del Edo. Guárico, Venezuela. Tesis Doctoral. Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias, UCV. Caracas, Venezuela.
- Ponce, M.E. 2002. Patrones de caída de frutos en *Mauritia flexuosa* L.F. y fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas. *Acta Bot. Venez.* 25(1): 119-142.
- Ponce, M.E., F.W. Stauffer, M.L. Olivo & M.A. Ponce. 2000. *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae). Una revisión de su utilidad y estado de conservación en la cuenca Amazónica, con especial énfasis en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 23(1): 19-46.
- Ponce, M.E., J. Brandín, V. González-B. & M.A. Ponce. 1996. Causas de la mortalidad en plántulas de *Mauritia flexuosa* L. f. (Palma moriche) en los Llanos Centro-Orientales de Venezuela. *Ecotropicos* 9(1): 33-38.
- Romero-Castillo, Y.J. & M.A. Sánchez-Mercado. 2021. Caracterización preliminar del componente arbóreo de *Mauritia flexuosa* L.f. en un tramo del morichal Mapirito, Monagas, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 41(1): 1-16.
- Rosa, K.R.S. 2013. Influence of habitat on the reproductive ecology of the Amazonian palm, *Mauritia flexuosa*, in Roraima, Brazil. FIU Electronic Theses and Dissertations. 842. PhD Tesis, Florida International University. Miami, Florida. Disponible en: http://digitalcommons.fiu.edu/etd/842_
- Sánchez, E.M. & D.R.A. Tomalá Nieto. 2019. Estudio de la fruta Morete proveniente del oriente ecuatoriano y su aplicación culinaria. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ingeniería Química, Licenciatura en Gastronomía, Universidad de Guayaquil, Guayaquil. Disponible en: <http://repositorio.uq.edu.ec/bitstream/redug/42459/1/BINGQ-GS-19P52.pdf>
- Sousa, P.H.A.A. 2017. Evaluation of the potential of *Mauritia flexuosa* Linnaeus Filius (Burity) for the Production of Bee Pollen. Dissertation Master's degree in Zootechnical, Federal University of Piauí, Bom Jesus, Brasil. Disponible en: <https://repositorio.ufpi.br/xmlui/bitstream/handle/123456789/1592/Disserta%C3%A7%C3%A3o%20Paulo%20Henrique.pdf?sequence=1>.
- Storti, E.F. 1993. Biología floral de *Mauritia flexuosa* Lin. Fil, na região de Manaus, Am, Brasil. *Acta Amazon.* 23(4): 371-381.
- Toro Vanegas, E. 2014. Fenología y producción de frutos de *Mauritia flexuosa* L. f. en cananguchales del sur de la Amazonia colombiana. Tesis de

- Maestría, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Ciencias Forestales, Posgrado en Bosques y Conservación Ambiental. Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia.
- Torres-Mora, M.A., M.A. Rubio-Cruz & J.M. Trujillo-González. 2015. Approximation of the socio-cultural importance of the Moriche palm tree (*Mauritia flexuosa* L.f.) in the Wacoyo indigenous community (Sikuaní) in the municipality of Puerto Gaitán, Colombia. Universidad de los Llanos - Villavicencio, Meta. Colombia. *ORINOQUIA* 19 - No 2.
- Trujillo-González, J., M.A. Torres-Mora & E. Santana-Castañeda 2011. La palma de Moriche (*Mauritia flexuosa* L.f) un ecosistema estratégico. *Revista Orinoquia* 15(1): 62-70.
- Ureta, A., P. Martínez Gonzales, R. Tupayachi Trujillo & A. Zúñiga Hartley. 2014. Fenología de palmeras arborescentes nativas de Madre de Dios Perú. *Rev. Intropica* 9: 60-74.
- van Schaik, C., J.W. Terborgh, & S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumer. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- van der Hoek Y., S. Álvarez Solas & M.C. Peñuela. 2019. The palm *Mauritia flexuosa*, a keystone plant resource on multiple fronts. *Biodivers. & Conservation* 28: 539-551. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s10531-018-01686-4>
- Vegas-Vilarrúbia T., F. Baritto, P. López, G. Meleán, M.E. Ponce, L. Mora & O. Gómez. 2010. Tropical histosols of the lower Orinoco Delta, features and preliminary quantification of their carbon storage. *Geoderma* 155: 280-288.
- Virapongse, A., B.A. Endress, M.P. Gilmore, C. Horn & C. Romulo. 2017. Ecology, livelihoods, and management of the *Mauritia flexuosa* palm in South America. *Glob. Ecol. Conserv.* 10: 70-92.
- Zamora-Abrego, J.G., E. Ruiz-Martínez, L.E. Urrego-Giraldo, Y.A. Galeano-González, J.F. Acevedo-Quintero & M.C. Peñuela-Mora. 2016. Aproximación demográfica de una población de la palma *Mauritia flexuosa* en la Amazonia colombiana. In: Lasso, C.A., G. Colonnello & M. Moraes (eds.). *XIV. Morichales, Cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Cap. 4, pp. 109-130. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Zárate-Gómez, R., J.J. Palacios, K. Mejía & G.C. Huaymacari. 2019. Aspectos ecológicos de *Mauritia flexuosa* y *Oenocarpus bataua*. In: Pérez-Peña, P.E., M.C. Ramos-Rodríguez, J. Díaz-Alván, R. Zárate-Gómez & K. Mejía (eds.). *Biodiversidad en la cuenca alta del Putumayo, Perú*. Cap. 2: 63-79. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Iquitos, Perú.

