



SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS
Y PESQUEROS CONTINENTALES
DE COLOMBIA

XIV. MORICHALES, CANANGUCHALES Y OTROS PALMARES INUNDABLES DE SURAMÉRICA

PARTE II:
Colombia, Venezuela, Brasil, Perú,
Bolivia, Paraguay, Uruguay
y Argentina

Homenaje a Gloria Galeano
y Jean-Christophe Pintaud

Carlos A. Lasso, Giuseppe Colonnello
y Monica Moraes R.
(Editores)



COMITÉ CIENTÍFICO



Mauritia flexuosa en morichal de Tauramena. Foto: F. Castro-Lima



TABLA DE CONTENIDO

Presentación

Prólogo

Autores y afiliaciones

Resumen ejecutivo

Executive summary

Agradecimientos

Homenaje a Gloria Galeano y Jean-Christophe Pintaud

1. Introducción

PRIMERA PARTE. *Mauritia flexuosa* en Suramérica: generalidades

2. Los palmares de pantano de *Mauritia flexuosa* en Suramérica: una revisión

SEGUNDA PARTE. *Mauritia flexuosa* en Suramérica: casos de estudio

3. Palmas (Arecaceae) de los morichales de Venezuela: composición, distribución y uso

4. Aproximación demográfica de una población de la palma *Mauritia flexuosa* en la Amazonia colombiana

5. Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del moriche (*Mauritia flexuosa*: Arecaceae) en Colombia

6. Aves y mamíferos asociados a ecosistemas de morichal en Venezuela
7. Caracterización, uso y manejo de la mastofauna asociada a los morichales de los Llanos Orientales colombianos
8. Mamíferos medianos y grandes asociados a un cananguchal de la Amazonia colombiana
9. Floristic diversity of *Mauritia flexuosa* wetlands in the Brazilian Amazon
10. Los palmares en ecosistemas inundables de la Amazonia peruana: bajo ucajali y el alto Huallaga
11. Ecología, uso y conservación de los aguajales en el alto Mayo, San Martín. Un estudio sobre las concentraciones de *Mauritia flexuosa* en la selva peruana
12. Puente Anaconda sobre el aguajal Inkaterri: un manejo ecoturístico sostenible de humedales amazónicos en Perú

TERCERA PARTE. Otros palmares inundables en Suramérica: casos de estudio

ARGENTINA

13. Palmares de *Copernicia alba* en la cuenca inundable del Chaco argentino
14. ¿Es posible recuperar los palmares de *Butia paraguayensis* en el nordeste argentino?

BOLIVIA

15. Vertebrados de Espíritu, Llanos de Moxos: un palmar estacionalmente inundable de Bolivia
16. Palmares asociados a los llanos inundados en Bolivia: ecorregiones de Heath, Moxos, Pantanal y Chaco
17. Palmeras utilizadas en tierras bajas de Bolivia: casos de estudio

BRASIL

18. Dinâmica de populações, ecologia e estratégias de dispersão de *Astrocaryum jauari* no rio Negro, Amazônia Central, Brasil

COLOMBIA

19. Biología poblacional y reproductiva, usos y manejo de la palma cabecinegro (*Manicaria saccifera*) en los bosques inundables del Chocó, Colombia.
20. Ecología, uso y manejo de los palmares de *Copernicia tectorum* en la Depresión Momposina, región Caribe de Colombia.
21. Los naidizales (*Euterpe oleracea*) del Pacífico colombiano.

PARAGUAY

22. Estructura, composición florística, ecología, distribución y estado de conservación de los palmares de *Copernicia alba* en el Paraguay

URUGUAY

23. Palmares de *Butia odorata* en los Bañados del Este de Uruguay

VENEZUELA

24. Humedales del Caño La Pica, estado Apure, Venezuela: estructura y composición florística de las comunidades de *Mauritiella aculeata* (Arecaceae), con consideraciones del entorno biofísico
25. Comunidades de *Roystonea oleracea* de Venezuela: aspectos fitogeográficos y principales componentes florísticos
26. Conservación de las comunidades de *Roystonea oleracea* (palma “chaguaramo” o “mapora”) en Venezuela

CUARTA PARTE. Conservación de los morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica

27. Conclusiones y recomendaciones para la conservación



PRESENTACIÓN



Antes de finalizar la impresión del primer volumen sobre los “Morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia – Venezuela” en 2013, varios investigadores interesados en el tema nos solicitaron una nueva edición o un segundo número de la Serie que incluyeran nuevas o algunas investigaciones anteriores sobre morichales y cananguchales, que no quedaron recogidas en el primer número. De la misma forma surgió, casi que de manera inmediata, la necesidad de complementar estos estudios con otras especies adicionales al moriche o canangucho (*Mauritia flexuosa*), incluyendo también otros palmares inundables no solo de Colombia y Venezuela, sino del resto de Suramérica. Es así, que nace esta nueva obra “Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina”, cuya idea terminó de coger forma durante la realización del Simposio

Internacional de Palmas (World Palm Symposium), realizado en Montenegro (Quindío, Colombia) del 22 al 26 de junio de 2015.

Este segundo libro considera entonces además del morichal, a otros palmares suramericanos, con especies adaptadas a regímenes de carácter estacional a permanentemente inundados. En él participaron 66 investigadores independientes y/o asociados a 18 universidades, 12 organizaciones gubernamentales incluyendo institutos de investigación de carácter oficial y seis ONG de diez países: Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Francia, Paraguay, Perú, Suiza y Venezuela. Por todo ello, es un honor y gran alegría para el Instituto Humboldt, haber contado con una participación tan amplia.

El libro está dividido en cuatro partes. En la primera sección se incluye un análisis muy completo sobre el estado del conocimiento,

PRESENTACIÓN

uso y conservación de *Mauritia flexuosa* en Suramérica. En la segunda parte se consideran varios casos de estudio (11) sobre comunidades de plantas asociadas, demografía, polinizadores, aves y mamíferos relacionados, así como temas de manejo y ecoturismo en palmares de *Mauritia flexuosa*. La tercera sección incluye aportes de varios países sobre otros palmares, principalmente de *Astrocaryum jauari*, *Butia odorata*, *Butia paraguayensis*, *Copernicia alba*, *Copernicia tectorum*, *Euterpe oleracea*, *Manicaria saccifera*, *Mauritiella aculeata* y *Roystonea oleracea*. También se aporta información de 25 especies adicionales de palmas, incluyendo los usos, dinámica de poblaciones, biología reproductiva, florística de humedales asociados y conservación, entre otros aspectos. Por último, en la cuarta parte se dan las conclusiones y recomendaciones sobre la

conservación de los palmares inundables en Suramérica.

Esta nueva publicación representa el número XIV de la Serie de Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, cuyo ámbito de investigación está abierto cada vez más a otros países del Neotrópico con los cuales compartimos esta rica y variada diversidad de especies de palmas y ecosistemas acuáticos asociados.

Finalmente, no podemos terminar esta presentación sin rendir un homenaje póstumo a dos grandes investigadores que estuvieron involucrados en esta publicación y cuya obra perdurará por mucho tiempo. Nos referimos a Gloria Galeano y Jean-Cristophe Pintaud. A ellos y sus familias está dedicado este libro.

Hernando García

Director General (E) y Subdirector de Investigaciones

Carlos A. Lasso

Editor Serie Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt



PRÓLOGO



AUTORES Y AFILIACIONES

**Arbórea Consultores Ambientales,
C.A. Caracas, Venezuela**

Wílder Becerra
wilmer.becerra@gmail.com

**Centro de Ecología Aplicada del
Litoral -CONICET-. Universidad
Nacional del Nordeste -UNNE-,
Argentina**

Juan José Neiff
jj@neiff.com.ar

Violeta Amancay Zambiasio
violetazambiasio@gmail.com

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
y Agrimensura

Sylvina Lorena Casco
sylvina.casco@gmail.com

**Centro para el Desarrollo de
la Investigación Científica -
CEDIC-. Fundación Moisés
Bertoni para la Conservación
de la Naturaleza y Laboratorios
Díaz-Gill. Programa Nacional de
Incentivo a Investigadores, Consejo
Nacional de Ciencia Tecnología**

**-PRONII-CONACYT-, Asunción,
Paraguay**

Fátima Mereles
fmereles@sce.cnc.una.py

**Estación ITA - Canopy en Reserva
Ecológica Inkaterra. Puerto
Maldonado, Perú**

Héctor A. Méndez Fachin
hector@tecnogen.pe

José S. Purisaca Puicón
jpurisaca@inkaterra-asociacion.org

**Fundación La Salle de Ciencias
Naturales - FLSCN**

Museo de Historia Natural La Salle.
Caracas, Venezuela

Arnaldo Ferrer
aferrerperez@hotmail.com

Giuseppe Colonnello
giuseppe.colonnello1@fundaciónlasalle.
org.ve

Olga Herrera-Trujillo
olgah82@gmail.com

AUTORES Y AFILIACIONES



J. A. Grassia

Vicky C. Malavé-Moreno
vicky.malave@fundacionlasalle.org.ve

Fundación Moisés Bertoni para la Conservación de la Naturaleza.
Asunción, Paraguay

Laura Rodríguez
mrodriguez@mbertoni.org.py

Danilo Salas Dueñas
dsalas@mbertoni.org.py

Fundación Omacha, Bogotá, Colombia

Fernando Trujillo
fernando@omacha.org

Fundación Omacha. Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología, Grupo de Ecología del Paisaje y Modelación de Ecosistemas-ECOLMOD. Bogotá, Colombia

Federico Mosquera-Guerra
federico.mosqueraguerra@gmail.com

Fundacion Phelps. Venezuela

Miguel Lentino
mlentino@fundacionwhphelps.org

Gobierno Autónomo Municipal de San Carlos. Santa Cruz, Bolivia

Fabiola Montoya
fabiola.montoya.m@gmail.com

Institut de Recherche pour le Développement - IRD, DIADE/ DYNADIV, Lima, Perú

Jean-Christophe Pintaud †

Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana - IIAP, Programa

de Investigación en Biodiversidad
Amazónica - PIBA. **Perú**

María de Fátima Sánchez Márquez
mfatima.sanchezm@gmail.com

Sandro De la Roca Sánchez
sandrodelaroca@gmail.com
Sede Central Loreto, Iquitos

Kember Mejía Carhuana
kmejia@iiap.org.pe

Nandy Macedo Vásquez
nandymacedo27@gmail.com

Sede Regional San Martín, Tarapoto

Ángel Martín Rodríguez del Castillo
arodriguez@iiap.org.pe

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia -INPA-, Grupo MAUA. Manaus, Brasil

Aline Lopes
alopesmga@gmail.com

Bianca Weiss
biaweissalbuquerque@gmail.com

Jochen Schöngart
jschongart@yahoo.com.br

Maria Teresa Fernandez Piedade
maitepp@inpa.gov.br

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia -INPA-, Grupo MAUA. Manaus, Brasil. **Botanical Research Institute of Texas. TX, USA**

John Ethan Householder
jehouseholder@gmail.com

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia -INPA-, Grupo MAUA. Manaus, Brasil. **Department of Biogeochemistry, Max Planck Institute for Chemistry. Mainz, Germany**

Florian Wittmann
F-Wittmann@web.de

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas -IVIC-, Caracas, Venezuela

Ángel Fernández
angelfern56@gmail.com

Reina Gonto
rgonto@gmail.com

Centro de Ecología, Laboratorio de Biología de Organismos

Sergio Zambrano-Martínez
szambran@ivic.gob.ve

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt - IAvH. Bogotá, Colombia

Carlos A. Lasso
classo@humboldt.org.co

Investigadores independientes

Bonn, Alemania

Rudolf Specht
cercomacra@t-online.de

Caracas, Venezuela

Francisco Delascio-Chitty
kikoch@hotmail.es

Uruguay

Gastón Colomina
gcolomina@hotmail.com

Jardín Botánico Carlos Thays, Buenos Aires, Argentina

Gabriela N. Benito
gbenito@buenosaires.gob.ar

Museo de Ciencias Naturales Augusto G. Schulz, Chaco, Argentina

José A. Grassia
jgrassia.museoschulz@gmail.com

Museo Nacional de Historia Natural, Colección Boliviana de Fauna

Jaime Sarmiento
jsarmientotavel@gmail.com

Pontificia Universidad Católica del Perú, San Miguel, Lima

Departamento de Comunicaciones y Escuela de Posgrado

Fernando Roca A.
froca@pucp.pe

Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz, Bolivia

Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado

Gabriel Toledo Villarroel
gtoledov21@gmail.com

Universidad Católica, Lima, Perú

Facultad de Ingeniería Agraria, Carrera Profesional de Ingeniería Ambiental

AUTORES Y AFILIACIONES



J. A. Grassia

Viviana Quinteros
vp.quinteros3@gmail.com

Universidad Central de Venezuela – UCV-, Venezuela

Hillary Cabrera
hilla3108@gmail.com

Valois González-B.
valois.gonzalez@gmail.com

Universidad de La Salle, Colombia

Programa de Biología. Grupo de Investigación en Bioprospección y Conservación Biológica

Luis Alberto Núñez A.
lanunez@unisalle.edu.co

Javier Carreño B.
jicarrenob@gmail.com

Universidad de Los Andes, Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Herbario MERF, Mérida, Venezuela. **Universidad Central de Venezuela**, Facultad de Ciencias, Posgrado en Botánica, Caracas, Venezuela

José Ramón Grande-Allende
jose.r.grande@gmail.com

Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia

Instituto de Ecología, Herbario Nacional de Bolivia

Mónica Moraes R.
mmoraes@fcpn.edu.bo
monicamoraes45@gmail.com

Rosember Hurtado U.
rosemberh@gmail.com

Sofia Miguez G.
c.sofia.miguez@gmail.com

Viviana Choque T.
vvchoquet@gmail.com

Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba, Bolivia

Centro de Biodiversidad y Genética

Luis F. Aguirre
laguirre@ficyt.umss.edu.bo

Universidad Nacional de Colombia Sede Bogotá

Instituto de Ciencias Naturales

Gloria Galeano †

Claudia Torres
ceresnativus@gmail.com

Martha Isabel Vallejo
martisavalajejo@gmail.com

Rodrigo Bernal
rgbernal@gmail.com

Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ciencias Agrarias, Colombia

Estefanía Ruiz-Martínez
esruizma@unal.edu.co

Ligia Stela Urrego-Giraldo
leurrego@unal.edu.co

Yurany Andrea Galeano-González
angagon@gmail.com

Grupo de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre –ECOFAUNAS–

Joan Gastón Zamora-Abrego
jogzamoraab@unal.edu.co

Juan Fernando Acevedo-Quintero
jfacevedoq@unal.edu.co

Universidad Nacional del Nordeste – UNNE-, Argentina
Facultad de Ciencias Agrarias

Nicolás Neiff
nneiff@icloud.com

Universidad Privada del Norte, Lima, Perú

Departamento de Ciencias

Yakov Quinteros
yakov.quinteros@upn.pe

Universidad Regional Amazónica IKIAM, Ecuador

María Cristina Peñuela-Mora
ecomino@hotmail.com

Universidad Tecnológica del Chocó, Colombia
Programa de Biología

Eva Ledezma Renteria
evaledezma06@gmail.com

Juan Carlos Copete
jccopetem@unal.edu.co

Universidade Federal de Mato Grosso. Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Áreas Úmidas –INAU-, Cuiabá, Brasil

Wolfgang J. Junk
wjj@evolbio.mpg.de

University of Zurich, Suiza

Ingrid Olivares
ingrid.olivares@systbot.uzh.ch



RESUMEN EJECUTIVO

Dentro del Plan Operativo Anual (2015) del Programa Ciencias de la Biodiversidad del Instituto Humboldt, Línea de Investigación Recursos Hidrobiológicos, Pesqueros y Fauna Silvestre, se llevó a cabo el proyecto editorial “Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica”, el cual representa la segunda parte de una iniciativa previa del 2013, que incluyó en su momento a los morichales de la cuenca del Orinoco y Amazonas en Colombia y Venezuela.

En el presente libro se incluyen seis países más (Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay, Perú y Uruguay) y en conjunto siete cuencas hidrográficas distribuidas así: Argentina (Paraná); Bolivia (Amazonas); Brasil (Amazonas); Colombia (Caribe, Magdalena-Cauca, Pacífico, Orinoco, Amazonas); Paraguay (Paraná); Uruguay (Paraná y drenajes atlánticos) y finalmente, Venezuela (Orinoco, Caribe). El libro está centrado en el moriche (*Mauritia flexuosa*) acompañado con estudios sobre otras nueve especies: *Astrocaryum jauari*, *Butia odorata*, *Butia paraguayensis*, *Copernicia alba*, *Copernicia tectorum*, *Euterpe oleracea*, *Manicaria saccifera*, *Mauritiella aculeata* y *Roystonea oleracea*. También se aporta información de 25 especies

adicionales de palmas. Se organiza en cuatro secciones o partes.

La primera considera una revisión muy completa sobre el estatus actual del moriche (*Mauritia flexuosa*) en Suramérica, incluyendo elementos biogeográficos, biológicos, ecológicos y ecofisiológicos de la especie; condiciones para el establecimiento de los palmares de pantano del moriche; tipología de palmares de pantano; origen de la especie; la sucesión y la influencia de la luz y el fuego; atributos de la historia de vida; el papel de los palmares de pantano como sumideros de carbono; genética molecular y fitogeografía; germinación; dispersión y depredación del fruto del moriche, incluyendo el papel de las aves y mamíferos; uso sustentable de los sistemas agroforestales o plantaciones comerciales del moriche y la relación con los pueblos y comunidades. La segunda sección expone 11 casos de estudio relacionados con los morichales o cananguchales en la Amazonia y/o Orinoquia en Venezuela, Colombia, Brasil, Perú y Bolivia, incluyendo información sobre la flora -especialmente otras palmas-; fauna asociada (mamíferos, aves, reptiles, anfibios y peces); polinizadores; demografía; ecología, uso y conservación, y finalmente

RESUMEN EJECUTIVO

iniciativas sobre el ecoturismo en estos hermosos palmares.

La tercera parte del libro se refiere ya a otras especies de palmas y palmares inundables también muy comunes e importantes en Suramérica. Considera siete países y varias especies representativas.

Para Argentina se presentan los estudios relativos a la conservación de los palmares de *Copernicia alba* en la cuenca inundable del Chaco argentino y los palmares de la palma enana, *Butia paraguayensis* en el nordeste del país. Para Bolivia se incluyen dos casos de estudio sobre los palmares asociados a los llanos inundados en las ecorregiones de Heath, Moxos, Pantanal y el Chaco y sobre el uso de las palmeras en la tierras bajas del país. Brasil aborda un estudio detallado sobre la dinámica poblacional, ecología y estrategias de dispersión de *Astrocaryum jauari* en la Amazonia central (Rio Negro). Para Colombia se muestran tres casos de estudio de tres especies de palmas en dos grandes regiones: Pacífico-Choco Biogeográfico y el Caribe. Se considera entonces la biología poblacional y reproductiva,

usos y manejo de la palma cabecinegro (*Manicaria saccifera*) en los bosques inundables del Chocó y los naidizales (*Euterpe oleracea*) del Pacífico. Cierra con un estudio sobre la ecología, usos y manejo de los palmares de *Copernicia tectorum* en la Depresión Momposina en el Caribe. En el caso de Paraguay se presenta un trabajo a nivel de todo el país sobre la estructura, composición florística, ecología, distribución y estado de conservación de los palmares de *Copernicia alba*. Para Uruguay se muestra un estudio sobre los palmares de *Butia odorata* en los Bañados del Este. Para completar esta sección se cierra con tres estudios en Venezuela, que incluyen las comunidades de *Mauritiella aculeata* en los llanos inundables y la palma chaguaramo o mapora, *Roystonea oleracea* con aspectos relativos a la fitogeografía, flora asociada y conservación.

Por último, el libro termina con una sección relativa a la conservación de los morichales, cananguchales y el resto de los palmares inundables en América del Sur, considerando aspectos sobre las amenazas, estrategias y recomendaciones para la conservación.

EXECUTIVE SUMMARY

Within the Annual Operating Plan (2015) of the Humboldt Institute's Biodiversity Science Program - Hydrobiological Resources, Fish and Wildlife research initiative, another book "Morichales, cananguchales and other flooded palm groves of South America" was produced. It represents the second part of a previous initiative begun in 2013 that included the morichales of the Orinoco and Amazon River basins in Colombia and Venezuela.

In this new book six more countries are included (Argentina, Bolivia, Brazil, Paraguay, Peru and Uruguay) and so in total, seven watersheds are now covered, distributed as follows: Argentina (Parana); Bolivia (Amazon); Brazil (Amazon); Colombia (Caribbean Sea, Magdalena-Cauca, Pacific, Orinoco, Amazon); Paraguay (Parana); Uruguay (Parana and Atlantic drainages) and finally, Venezuela (Orinoco, Caribbean). The book focuses on the moriche palm (*Mauritia flexuosa*) together with studies of nine other species: *Astrocaryum jauari*, *Butia odorata*, *Butia paraguayensis*, *Copernicia alba*, *Copernicia tectorum*, *Euterpe oleracea*, *Manicaria saccifera*, *Mauritiella aculeata* and *Roystonea oleracea*. Additional information on another 25 species of palms is also

provided. The volume is organized into four sections.

The first considers a comprehensive review of the current status of the moriche palm (*Mauritia flexuosa*) in South America, including biogeographic, biological, ecological and ecophysiological elements of the species; conditions for the establishment of swamp palm groves typology of the swamp palm; origin of the species; succession and the influence of light and fire; aspects of its life history; the role of palm swamps as carbon sinks; molecular genetics and plant geography; germination; dispersal and predation of the fruit of moriche palms, including the role of birds and mammals; sustainable use of agroforestry systems or commercial moriche palm plantations and the relationship with the peoples and communities.

The second section presents eleven case studies related to morichales or cananguchales in the Amazon and/or Orinoco Basin in Venezuela, Colombia, Brazil, Peru and Bolivia, including information on other flora especially other palms; associated fauna (mammals, birds, reptiles, amphibians and fish); pollinators; demography; ecology, use and conservation,

E. Harvey



EXECUTIVE SUMMARY

and finally ecotourism initiatives in these beautiful palm groves.

The third part of the book covers other species of palms and flooded palm groves that are also very common and important in South America. It covers seven countries and several representative species. For Argentina studies concerning the conservation of *Copernicia alba* palm groves in the floodplain basin of the Argentine Chaco and the saw palmetto palm, *Butia paraguayensis* in the northeast of the country are presented. For Bolivia two case studies on the palm groves associated with floodplains in the Heath, Moxos, Pantanal and Chaco ecoregions and the use of palm trees in the lowlands of the country are included. For Brazil there is a detailed study on the population dynamics, ecology and dispersal strategies of *Astrocaryum jauari* in the central Amazon Basin (Rio Negro). In Colombia three case studies of three palm species found in two large regions of the country are showcased: the Pacific Choco and the Caribbean. Next, the population and reproductive biology, uses and management of the blackhead palm (*Manicaria saccifera*) in the flooded forests of Choco

are presented along with another palm species (*Euterpe oleracea*) which forms the “naidizales” along the Pacific coast. The coverage of Colombia closes with a study of the ecology, uses and management of *Copernicia tectorum* palm groves in the Momposina Depression of the Caribbean. For Paraguay a study covering the entire country is presented that includes information on the structure, floristic composition, ecology, distribution and conservation status of the *Copernicia alba* palm groves. A study of the *Butia odorata* palm groves of the Bañados del Este in Uruguay is also included. Three studies in Venezuela complete this section; they include information on the *Mauritiella aculeata* communities in the Orinoco llanos floodplains and the Chaguaramo palm or Mapora, *Roystonea oleracea* with aspects of its plant geography, conservation and associated flora.

Finally, the book ends with a section on the conservation of morichales, cananguales and the rest of the floodable palm groves in South America, considering aspects of the threats they face, as well as strategies and recommendations for their conservation.

AGRADECIMIENTOS

Este libro es un homenaje a la Profesora Gloria Galeano (1958-2016) y Jean-Christophe Pintaud (1970 - 2015), quienes acompañaron y guiaron en los primeros pasos de este libro. Un reconocimiento muy especial al profesor Rodrigo Bernal, quien a pesar de todas las circunstancias difíciles por las que pasó, no dudó en ningún momento en apoyarnos para que este sueño de todos fuera una realidad.

Por supuesto, los editores agradecemos a la Directora del Instituto Humboldt (IAvH), Brigitte L. G. Baptiste; al Subdirector de Investigaciones, Germán Andrade y al Coordinador del Programa Ciencias de la Biodiversidad, Hernando García, así como a la Junta Directiva del IAvH, por todo el apoyo brindado. Al Ministerio de Ambiente y Desarrollo de Colombia por el financiamiento de esta publicación. A todos los colaboradores, sean autores o no, que brindaron y compartieron toda su información, incluyendo fotografías para que este libro pudiera ser publicado.

Desde **Argentina**, los autores del capítulo “¿Es posible recuperar los palmares de *Butia paraguayensis* en el nordeste argentino?”, dan reconocimientos a Arturo

Sandoval Saavedra, Paula Montenegro y Fabio Cancián, por su valiosa colaboración en el transcurso de los trabajos de campo. Este trabajo se realizó en el marco del convenio CONICET- EVASA-Las Misiones mediante el STAN 2013-2015.

En **Bolivia**, los autores del capítulo “Vertebrados de Espíritu, Llanos de Moxos: un palmar estacionalmente inundable de Bolivia”, dedican de manera muy especial este trabajo a nuestro amigo, colega y maestro Werner Hanagarth (RIP), uno de los pioneros de los estudios de zoología y ecología en las sabanas inundables del Beni en particular y de Bolivia en general. También al personal del Refugio de Vida Silvestre Estancias Espíritu, al proyecto “Ecología y uso del espacio por murciélagos insectívoros en una sabana neotropical de Bolivia” (DICyT, FC15). A Noel Ortuño por la elaboración del mapa de ubicación. A Jorge Salazar-Bravo que hizo comentarios para mejorar el manuscrito.

La autora del capítulo “Palmares asociados a los llanos inundados en Bolivia: ecorregiones de Heath, Moxos, Pantanal y Chaco” agradece a Noel Ortuño por la elaboración del mapa.

E. Harvey



AGRADECIMIENTOS



F. Wittman

Para **Colombia**, los autores del capítulo “Aproximación demográfica de una población de la palma *Mauritia flexuosa* en la Amazonia colombiana”, y los del capítulo “Mamíferos medianos y grandes asociados a un cananguchal de la Amazonia Colombiana” agradecen a la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia y sede Medellín, la cual a través de la Convocatoria Fortalecimiento de la investigación Amazónica - Universidad Nacional de Colombia 2011 -2012, financió estos trabajos. Asimismo, a todas aquellas personas que de alguna manera estuvieron involucrados en su desarrollo, especialmente a Ever Kuro, Miguel Arkangel, Wilder Flores y Gladys Yucuna. Adicionalmente el capítulo de Mamíferos medianos, agradece a María Cristina Peñuela, Andrea Galeano y Víctor Capera por todo el apoyo logístico y especialmente en el trabajo de campo.

Los autores del capítulo “Ecología, uso y manejo de los palmares de *Copernicia tectorum* en la Depresión Momposina, región Caribe de Colombia”, agradecen al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional por las facilidades para realizar esta investigación. A los cosechadores y artesanas de Plato y Magangué, a Nagyla Garrido y Leonardo Rivera por su apoyo durante el trabajo de campo. Recibimos apoyo del proyecto EU-FP-7 PALMS (No. 212631) y del proyecto “Formulación de planes de manejo y uso sostenible de palmas promisorias de la región Caribe” financiado por el Fondo Patrimonio Natural y USAID.

Los autores del capítulo “Los naidizales del Pacífico colombiano”, agradecen a las comunidades afrodescendientes de los municipios de Guapi (Cauca) e Iscuandé (Nariño), por su apoyo durante el trabajo

de investigación y al personal de Corpocampo por la información proporcionada sobre el comercio de palmito. Se recibió apoyo financiero de la Dirección de Investigaciones Sede Bogotá-DIB de Universidad Nacional de Colombia (Código 13293), Colciencias (Código 110148925263), y la Unión Europea (proyecto PALMS, Código 212631).

Los autores del capítulo “Biología poblacional y reproductiva, usos y manejo de la palma cabecinegro (*Manicaria saccifera*) en los bosques inundables del Chocó, Colombia”, le agradecen al Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico (IIAP) y el proyecto FP7-PALMS (No. 212631) por la financiación del trabajo de campo. Al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por el apoyo académico, a los colegas de la Universidad Tecnológica del Chocó Alicia Mena y Dani Mosquera por su apoyo logístico. A los cosecheros de San Isidro, a la comunidad de Puerto Pervel, a las artesanas de Quibdó y a los comercializadores de los productos del cabecinegro por haber facilitado su información.

El capítulo “Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del Moriche (*Mauritia flexuosa*: Arecaceae) en Colombia” se hace en memoria de Gloria Galeano -nuestra querida y admirada maestra [sic]-. Se agradece a los propietarios y sus familias por permitir acceder a sus predios en cada localidad muestreada. A la Universidad de La Salle por permitir el uso de equipos ópticos. A un sinnúmero de estudiantes que acompañaron la colecta y separación de las muestras. A los entomólogos Nazly Wilches (Apidae), Diego campos (Vespidae), Jhon C. Neita (Dynastidae) y Bruno de Medeiros

(Curculionidae) por la ayuda en la identificación de los visitantes.

Los autores del capítulo “Caracterización, uso y manejo de la mastofauna asociada a los morichales de los Llanos Orientales colombianos” quieren expresar su agradecimiento a los propietarios de los predios La India, La Candelaria y las Reservas privadas la Reseda y Bojonawi. Igualmente a Baker Castañeda y Erika Gómez por apoyar el proceso de fototrampeo en Bojonawi.

En **Brasil**, los autores del capítulo “Floristic diversity of *Mauritia flexuosa* wetlands in the Brazilian Amazon”, agradecen por el financiamiento del trabajo de campo al Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq—Process number 141727/2011-0), CNPQ Universal (Grant no. 475660/2011-0); al Max Planck Institute for Chemistry, y al Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Áreas Úmidas. A Maria Teresa Fernandez Piedade y Wolfgang Junk por su hospitalidad, colaboración y trabajo en campo.

El capítulo “Dinâmica de populações, ecologia e estratégias de dispersão de *Astrocaryum jauari* no rio Negro, Amazônia Central, Brasil”, fue financiado por el Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) y por la Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM), mediante el Proyecto Pronex “Tipologias Alagáveis” (CNPq/FAPEAM); Proyecto Universal CNPq (14/2009; 14/2011) e PELD MAUA (CNPq/FAPEAM) e à FAPEAM EDITAL N. 017/2014 - FIXAM/AM Processo 062.01174/ 2015, por la beca concedida a Aline Lopes. Agradecemos al Grupo de Pesquisas “Ecologia, monitoramento e uso

sustentável de áreas úmidas” (MAUA) por el apoyo logístico y a Celso Rabelo Costa, Mario Picanço e Valdeney Azevedo por su ayuda en la recolección de los datos de campo.

En **Paraguay**, los autores del del capítulo “Estructura, composición florística, ecología, distribución y estado de conservación de los palmares de *Copernicia alba* en el Paraguay”, agradecen al Departamento de Botánica, Dirección de Investigación, Facultad de Ciencias Químicas de la Universidad Nacional de Asunción.

De **Perú**, los autores del capítulo “Ecología, uso y conservación de aguajales en el alto Mayo, San Martín. Un estudio sobre las concentraciones de *Mauritia flexuosa* en la selva peruana”, agradecen profundamente a todos los integrantes de la familia Vásquez que cuidan y conservan los relictos de aguajales en Posic y quienes permitieron realizar el trabajo de campo. Asimismo, reconocen los valiosos aportes de José Campos quién fue el especialista encargado de la determinación de las especies botánicas.

En **Uruguay**, el autor del capítulo “Palmares de *Butia odorata*, en los Bañados del Este de Uruguay” agradece al profesor José Grassia por sus comentarios orientadores. A Ignacio Guani por permitir usar sus fotografías.

En **Venezuela**, los autores del capítulo “Aves y mamíferos asociados a ecosistemas de morichal en Venezuela”, quieren agradecer al Sr. Ilio Ulive dueño del campamento Caurama, a Eliceo (Culicio) y Alpidio por haberlos apoyado con la logística para la realización de la evaluación de la biodiversidad en los morichales. A los museos (MBUCV, EBRG, MHNLS y COP)

AGRADECIMIENTOS

por haberles brindado todo su apoyo para la revisión del material depositado.

Los autores del capítulo “Conservación de las comunidades de *Roystonea oleracea* (palma “chaguaramo” o “mapora”) en Venezuela”, desean agradecer a todos los propietarios y baqueanos contactados, por permitir el acceso y facilitar el trabajo en las localidades inventariadas. A La Fundación La Salle de Ciencias Naturales, el Banco Federal (Proyecto FED-MHNLS-10) y el Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto FONACIT N° 201100538), que apoyaron financieramente la realización de las salidas de campo.

Los autores del capítulo “Comunidades de *Roystonea oleracea* de Venezuela: aspectos fitogeográficos y principales componentes florísticos”, desean expresar su más sincero agradecimiento a todos los funcionarios, propietarios y baqueanos contactados, por permitir el acceso y facilitar el trabajo en las localidades inventariadas y facilitar información sobre la identidad y los usos de las especies, así como ayudar en la toma de las muestras. Manfred Speckmeier (Viena)

identificó las muestras de orquídeas. Charles Brewer Carías nos llamó la atención sobre la presencia de chaguaramales en los alrededores de El Palmar. La Fundación La Salle de Ciencias Naturales, el Banco Federal (Proyecto FED-MHNLS-10) y el Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto FONACIT N° 201100538), dieron el apoyo financiero necesario para realizar las salidas de campo.

Agradecemos a los investigadores, colegas y amigos que contribuyeron con parte del material fotográfico usado en la publicación, los nombramos a continuación: Alberto Blanco, Antonio Guardatti, Daniel Villarroel, Daniel Villarroel, Edwin Harvey, Felipe Villegas/IAvH, Francisco Castro-Lima, Francisco Mijares, Ignacio Guani, Javier Mesa, Kelvin Uchoa, Layon Demarchi, Lina M. Mesa-Salazar, Luis Freitas Alvarado, Marcela Portocarrero-Aya, Maria Fernanda González, Michel Jégu, Octavio Jiménez Robles, PALMS Project, Pascal Hablützel, Pia Parolin, Rodrigo Cámara-Leret, Soraya Barrera, Victor Hugo Capera-Moreno y Zully Franceschi.



HOMENAJE A Gloria Galeano (1958-2016)

Gloria Galeano rodeada de sus inseparables compañeras. Plato, Magdalena, febrero 2015.
Foto: R. Bernal.

En recuerdo a Gloria

Tratar de escribir, así sean unas pocas palabras en dos o tres páginas, tal que recojan y resuman la vida de un personaje tan especial como la Profesora Gloria Galeano, es todo un honor. Más aún para mí, un recién llegado al mundo de las palmas y que apenas alcancé a conocerla personalmente hace unos cinco años. Todavía recuerdo mi primer encuentro con Gloria a principios del 2012 cuando me recibió con su bonita sonrisa en su oficina del Instituto de Ciencias Naturales en Bogotá. En ese momento me acerqué a ella pues estábamos empezando a trabajar en el primer libro sobre los “Morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela)” que publicaríamos posteriormente en el 2013 en el volumen VII de la Serie de Recursos

Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Allí ella no solo participó como coautora, sino que contribuyó de manera decisiva para resolver aspectos burocráticos que ahogan en muchos casos la producción científica en nuestro país. Por ello, le estaré siempre agradecido.

Por otro lado, no puedo dejar de mencionar a su compañero de vida, Rodrigo Bernal, quien a pesar de la situación mantuvo la entereza y fue clave en todo el proceso editorial del nuevo libro (Parte II), “Morichales y palmares inundables de Suramérica” que hoy publicamos. Rodrigo también nos permitió acceder a valiosa información sobre la vida y obra de Gloria, que trataré de resumir a continuación con lo que eso conlleva y seguro de que dejaré muchas cosas por fuera. No obstante, es

HOMENAJES

oportuno hacer notar, que recientemente Ingrid Olivares y Henrik Balslev, publicaron un obituario muy completo sobre Gloria en el *Botanical Journal of the Linnean Society* 182: 2014-206 (2016).

Su carrera científica

Gloria tuvo durante su vida una producción científica muy prolija. De la misma manera formó un recurso humano muy importante que hoy día sigue, en la mayoría de los casos, sus pasos. Gloria nació en 1958 en Medellín donde pasó su infancia. Compañera sentimental de Rodrigo Bernal, tuvo una hija, Sabina, en 1995. En 1983 se graduó (pregrado) en Agronomía con una tesis sobre las “Palmas del Departamento de Antioquia”, trabajo que fue laureado. En 1997 obtuvo el título de Doctorado en Ciencias en la Universidad de Aarhus, Dinamarca, con la tesis “Quantitative forest inventories on the Pacific coast of Chocó, Colombia”. Desde 1984 estuvo vinculada al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, siendo Directora del mismo (2003-2006) y donde alcanzó el escalafón o categoría de Profesora Titular, el nivel más alto que puede alcanzar un profesor en la Universidad Nacional, labor que incluyó la docencia, investigación y extensión.

Su trabajo en estos tres ámbitos estuvo relacionado con el estudio de la flora colombiana y muy particularmente con las palmas, incluyendo aspectos sobre su taxonomía, sistemática, etnobotánica, historia natural, ecología, conservación y manejo. Supo combinar de manera acertada y eficiente el estudio de las palmas en el laboratorio y los principales herbarios de Colombia y del mundo, con un arduo trabajo de campo en toda la geografía colombiana, incluyendo otros países

del Neotrópico. Además de estudiar las palmas, también contribuyó al conocimiento de otras familias de plantas en diferentes regiones de Colombia y trabajó en proyectos de valoración de la biodiversidad y en el establecimiento de parcelas permanentes.

Durante varios años lideró la edición y publicación de los Libros Rojos de las plantas de Colombia y participó como editora de la Serie “Flora de Colombia”.; además fue invitada para acompañar en la preparación del libro rojo de parientes silvestres de plantas cultivadas de Bolivia gracias a los talleres que organizó con colegas botánicos. Así mismo, desde hace varios años trabajó con un equipo de botánicos para producir un Diccionario de las plantas de Colombia.

Como resultado de sus investigaciones en los diferentes temas, publicó 17 libros y más de 65 artículos científicos en revistas nacionales e internacionales, la mayoría de ellos relacionados con palmas de Colombia. Fue expositora de más de 80 presentaciones (entre posters, carteles y conferencias) en numerosos eventos científicos nacionales e internacionales. También desde edad temprana describió varias especies nuevas de palmas e incluso en el 2013, un nuevo género (*Sabinaria*) en reconocimiento a su hija.

A nivel de formación de recurso humano, Gloria mantuvo un record difícilmente alcanzable y como docente dirigió unos 20 trabajos de grado y 15 tesis de postgrado. Fue fundadora y Directora del Grupo de Investigación en Palmas Silvestres Neotropicales, que cuenta con tres investigadores principales y unos diez estudiantes, y en asocio con otras nueve instituciones internacionales desarrolló el Proyecto PALMS,

Gloria estudiando la palma corozo de lata (*Bactris guineensis*) en La Pastora, Sincelejo, mayo de 2014. Foto: R. Bernal.





que buscaba evaluar y reducir el impacto que tiene la cosecha de palmas silvestres sobre las poblaciones naturales. A raíz de esta laboriosa carrera Gloria recibió tres premios, tres distinciones y una mención de reconocimiento por su investigación.

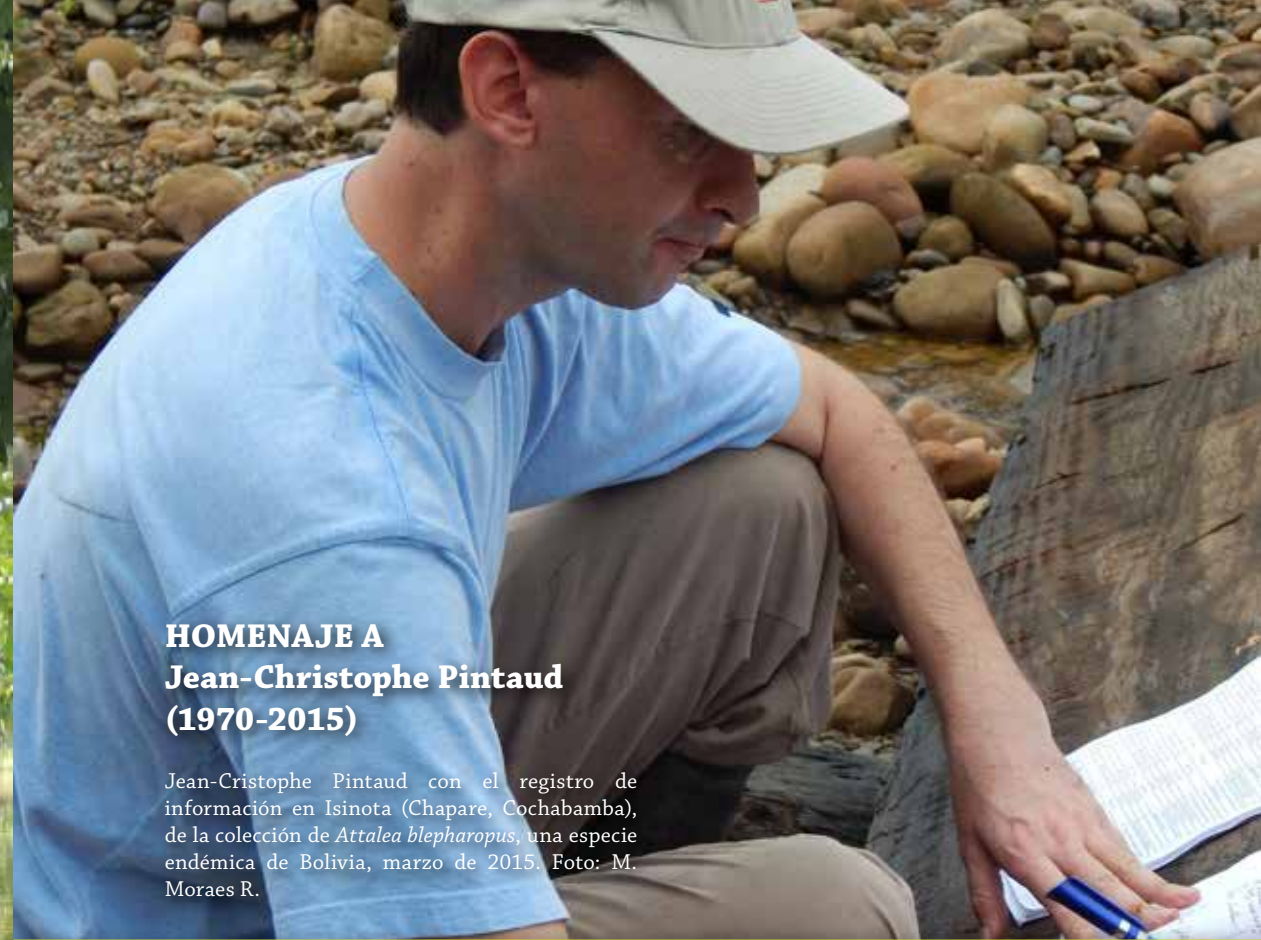
Su último legado

A mediados del 2015 Gloria fue co-organizadora del Simposio Mundial de Palmas realizado en Quindío, Colombia, del 22 al 27 de junio. En ese evento presentó nuevos trabajos y tuvimos la oportunidad de reunirnos, ella, Rodrigo Bernal, Mónica Moraes de Bolivia, Giuseppe Colonnello de Venezuela y yo, para organizar la edición de lo que sería el segundo libro de la Serie sobre los palmares inundables de Suramérica. Desgraciadamente no nos pudo acompañar en ese proceso como hubiera querido, pero es indudable que sus palabras e ideas quedaron plasmadas en el libro que hoy presentamos y le dedicamos junto con Jean-Cristophe Pintaud.

Carlos A. Lasso

Bogotá
Octubre 2016

Gloria, incansable caminante, en su última salida de campo, Serranía del Darién, junio 2015. Foto: R. Bernal.



HOMENAJE A Jean-Cristophe Pintaud (1970-2015)

Jean-Cristophe Pintaud con el registro de información en Isinota (Chapare, Cochabamba), de la colección de *Attalea blepharopus*, una especie endémica de Bolivia, marzo de 2015. Foto: M. Moraes R.

Un día de campo con Jean-Cristophe Pintaud (JCP)

Quienes compartimos con él algunas campañas de campo también conocimos algunas de sus manías, habilidades y especialmente su sistema personal de trabajar, pues había mucha organización, limpieza y un protocolo que estrictamente fue aplicado. Una de las peculiaridades más llamativas era su gran maleta roja sin ruedas, pero siempre compañera de cada uno de sus viajes; en su muy marcado acento francés, se refería a “mi maletita roja es como una tortuga con su casita, siempre la llevo conmigo a mis viajes”. La dejaba en el alojamiento y siempre organizaba los materiales y equipos en una mochila pequeña, que a su vez tenía un sitio especial para cada lápiz, libreta o bolsas para

recoger material, así como el estuche del vernier, las reglas, el papel con escala, entre muchas otras cosas.

Con una visión impresionante a distancia, localizaba la especie que buscaba y cuando se acercaba empezaba la mención de una suerte de clave dicotómica en que se ajustaban las características morfológicas y cómo se separaba esta planta de esta o aquella especie. El cuadro resultante es que con la práctica y la permanente mención a los descriptores morfológicos, los apéndices – que fuimos varios de los investigadores que lo acompañamos – reteníamos la combinación de caracteres en forma clara y sin confusión. Cada uno de nosotros replicaba esa reiteración de las características que luego eran mencionadas en



JCP y la colección de *Attalea blepharopus* en Bolivia.
Foto: Mónica Moraes R.

el cuaderno de campo como un respaldo inobjetable de haber registrado la especie precisa.

Bajo una palma de casi 22 m de altura, eventualmente uno se animaba a refutar, “me parece JCP que esta especie no tiene peciolo”. Pedía la máquina fotográfica y con el mayor aumento apuntaba y acercaba varias veces hasta lograr captar ese detalle que posteriormente serviría para separar entre grupos de especies. Bueno, para el registro fotográfico ciertamente no asignaba mucho tiempo, solo para captar ciertos detalles, como por ejemplo, el ápice asimétrico de la hoja con un buen contraste de fondo.

Sin embargo, el instrumento más importante de sus viajes de campo fue una herramienta que él se encargó de hacer ensamblar con un artesano. Consiguió un tubo extensible a modo de catalejo que había sido utilizado para pescar en Japón y en el extremo más estrecho y final, hizo fundir un serrucho de dientes muy afilados. Fue la salvación para muchos intentos para cortar la base de una hoja o para extraer una infrutescencia muy pegada al tronco. En todo caso, fue la envidia de muchos colectores en campo que normalmente tienen a disposición equipos muy voluminosos y aparatosos, cuando el de JCP se guardaba fácilmente y entraba en una mochila personal.

Finalmente y después de una salida de recolección, observación y registro fotográfico de todo un día, todos atacábamos cuanto plato se nos servía y antojaba, saciando el hambre y satisfaciendo el desgaste energético de las actividades de campo. Mientras JCP nos observaba con toda tranquilidad, masticando varias veces los bocados y también vaciando

el plato, aunque mucho después que los demás habíamos terminado.

Ahora un poco de su historia

Jean-Christophe Pintaud nació un 28 de febrero de 1970 en Niza (sur de Francia) y falleció en Lima el 10 de agosto de 2015. Sus estudios profesionales se iniciaron en las universidades de Niza-Sophia Antipolis, Paul Sabatier de Toulouse y París-Jussieu et-Orsay, donde se graduó en ecología en 1993. Para la maestría (1995) estudió la ecología de las palmas de Nueva Caledonia y de 1996-1999 realizó su tesis doctoral titulada “Filogenia, biogeografía y ecología de palmas de Nueva Caledonia” y fue la base para la publicación “Palmas de Nueva Caledonia,” en co-autoría con Don Hodel en 1998.

En 2000, Jean-Christophe fue contratado por el IRD (Instituto Francés de Investigación para el Desarrollo) a la Unidad de investigación DYNADIV (actualmente convertida en la Unidad Mixta de Investigación DIADE), donde inició un programa de investigación sobre las palmas neotropicales. Él siempre tuvo un enfoque multidisciplinario para el estudio de palmas, utilizando la biología molecular, filogenia, anatomía, fitoquímica y la taxonomía, así como la distribución y los usos de algunas especies. Luego de trabajar en el Ecuador (2002-2007), llegó a Perú en 2012 para trabajar en la Universidad Nacional Mayor de San Marcos en Lima y fue profesor honorario desde 2009 donde orientó a grupos de estudiantes. Sus investigaciones en el Perú se centraron en la dinámica de la diversidad y la evolución de las palmeras andino-amazónicas. Desde fines de 2008 y en representación del IRD, fue parte del proyecto “Impacto de cosecha de palmeras en los bosques tropicales (PALMS)” financiado por el Séptimo Programa de la



F. Trujillo

HOMENAJES



Grupo de colegas involucrados en el proyecto *Attalea*, a fines de 2014: Ángel Rodríguez, Evandro Ferreira, Mónica Moraes y JCP. Foto: Ángel Rodríguez.

Unión Europea de 2009-2013 en que se generaron varias publicaciones y se consolidó la colaboración entre colegas e instituciones. En los últimos años estableció relación de cooperación con el Instituto de Investigaciones para la Amazonia Peruana (IIAP) de Iquitos.

El proyecto *Attalea*

Grupo de colegas involucrados en el proyecto *Attalea*, a fines de 2014: Ángel Rodríguez, Evandro Ferreira, Mónica Moraes y JCP. Foto: Ángel Rodríguez.

Desde fines de 2014 se inició el proyecto sobre el género *Attalea* (Arecaceae) del sudoeste de la Amazonia, en colaboración entre Perú, Brasil, Bolivia y el IRD con base al registro de 700 descriptores y la planificación de trabajo de campo. Se realizó una expedición corta en el SE de Perú con la base de operaciones en Puerto Maldonado y se añadieron varios nuevos registros para Perú, Brasil y Bolivia.

Con el IIAP adelantó varios viajes de prospección en varias regiones de Perú y en

abril de 2015 planificamos viaje de campo en Bolivia: Chapare y alrededores de Riberalta, además de las visitas a herbarios de La Paz, Cochabamba y Santa Cruz. Este despliegue en campo y de un permanente intercambio de información entre colegas, generó un marco de referencia para el reconocimiento en campo de las especies de *Attalea* en la región así como la planificación de publicaciones diversas para contribuir al conocimiento de ese género tan fascinante de la familia Arecaceae. Mientras el material obtenido en campo estuvo bajo el análisis molecular en el IIAP, el grupo de investigadores continuamos con el plan de las publicaciones.

Teniendo algunos borradores de algunas de las publicaciones planificadas, enviamos las versiones finales hasta fines de 2015 y han sido aceptadas:

- Towards a revision of *Attalea* in western Amazonia. *Palms* 60 (2): 57-77. Pintaud, J.-C., A. Rodríguez del Castillo, E. J. L. Ferreira, M. Moraes R. y K. Mejía. 2016.
- *Attalea blepharopus* Mart. (Arecaceae) from Bolivia revisited since Martius. *Candollea* 71: 27-32. Moraes R., M. y J.-C. Pintaud. 2016a.
- A new species of *Attalea* from Bolivian lowlands. *Palms* 60 (3): 161-168. Moraes R. M. y J.-C. Pintaud. 2016b.
- *Attalea*: Insights into the diversity and phylogeny of an intriguing genus. *Palms* 60 (4): 109-124. Rodríguez del Castillo, A., C. García-Dávila, K. Mejía y J.-C. Pintaud.

Así, el grupo de investigadores continuamos con actividades legadas por el liderazgo de JCP y nos motivamos a seguir adelante. En mayo de 2016 organizamos un simposio en su honor "Investigando palmeras sudamericanas – Un homenaje

a Jean-Christophe Pintaud" durante el XV Congreso Nacional de Botánica de Perú, en Cusco. En ese evento contribuyeron colegas que trabajaron en colaboración con JCP.

----- ** -----

A lo largo de su carrera, Jean-Christophe Pintaud se destacó por su profesionalismo, su modestia, los detalles sobre historia natural de muchas especies de palmas y la calidad de sus resultados. Como un dedicado investigador de campo, compartía sus conocimientos con colegas y estudiantes con abundante información,

especialmente en relación a la identidad taxonómica o a la distribución geográfica de algunas especies. "Fue un verdadero naturalista, raza rara de persona que hoy en día tiene un conocimiento enciclopédico del mundo natural de la botánica a la astronomía. Tenía un agudo sentido de la observación, una parte de vital calidad para un investigador de palmas. Sabía de las palmas de adentro hacia afuera, desde el ecosistema en que vivían hasta las moléculas de ADN que las constituyeron", como dijo Thomas Couvreur del IRD.

Hemos perdido a un colega, amigo y maestro, paz en tu tumba querido JCP!

Mónica Moraes R.

La Paz, Bolivia
Octubre 2016



F. Trujillo



1. INTRODUCCIÓN

Mónica Moraes R., Giuseppe Colonnello y Carlos A. Lasso

Tras la publicación en 2013 del primer volumen sobre los “Morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia – Venezuela”, surgió casi que de manera inmediata, la necesidad de ampliar estos estudios y análisis a otras especies diferentes al moriche o canangucho (*Mauritia flexuosa*), tal que incluyeran los inmensos palmares inundables que encontramos en Suramérica. Es por ello, que surge esta nueva obra “Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina”, cuya semilla empezó a germinar durante la realización del Simposio Internacional de Palmas (World Palm Symposium), realizado en Montenegro (Quindío, Colombia) del 22 al 26 de junio de 2015. Si bien el primer volumen se centró en las formaciones vegetales dominadas por *Mauritia flexuosa* (Arecaceae), conocido como moriche en la Orinoquia colombo-venezolana, canagucho en la Amazonia colombiana, aguaje en Perú y palma real en Bolivia, este segundo libro considera otros palmares suramericanos, con especies adaptadas a regímenes de carácter

estacional a permanentemente inundados. En la primera parte se incluye una revisión de *Mauritia flexuosa* en Suramérica. En la segunda, casos de estudio sobre comunidades de plantas asociadas, demografía, polinizadores, aves y mamíferos relacionados, así como temas de manejo y ecoturismo en palmares de *Mauritia flexuosa*. La tercera sección incluye aportes de varios países sobre otros palmares, los usos, dinámica de poblaciones, biología reproductiva, florística de humedales asociados y conservación, entre otros aspectos. Finalmente, en la cuarta parte se resume un planteamiento a manera de conclusión sobre la conservación de los palmares inundables en Suramérica.

En el contexto de las formaciones continentales de humedales representados por comunidades de palmas, además de *Mauritia flexuosa*, se incrementa la lista de especies que se asocian a los palmares inundados, con elementos muy representativos como *Astrocaryum jauari*, *A. huaimi*, *Bactris* spp, *Butia odorata*, *B. paraguayensis*, *Copernicia alba*, *C. tectorum*, *Euterpe oleracea*, *E. precatoria*, *Mauritia aculeata*, *M. armata*, *Manicaria saccifera*, *Roystonea*

INTRODUCCIÓN

XXX

oleracea, *Socratea exorrhiza* y *Trithrinax schizophylla*, entre otras. Las palmas consideradas pan-amazónicas son 15 especies e incluyen a *Mauritia flexuosa* y *Mauritiella armata* (Pintaud *et al.* 2008). Las adaptaciones de estas especies a ambientes inundados, son características específicas de este grupo de palmas (González-B. 2013). Por ejemplo, *Euterpe oleracea*, *Mauritiella aculeata*, *M. armata* y *Mauritia flexuosa*, tienen raíces con geotropismo negativo (neumatóforos), mientras que *Socratea exorrhiza* presenta raíces fúlreas o zancudas muy por encima de los niveles de inundación y *Copernicia alba* soporta niveles de inundación entre 4-6 meses en el Chaco húmedo (Moraes 1991, Mereles 2007).

Los patrones de riqueza y diversidad de las palmeras en América del Sur pueden ser interpretados en parte con base en factores ecológicos actuales, particularmente climáticos (Bjorholm *et al.* 2005). Como la temperatura es el factor que se mantiene más o menos estable a lo largo del año, son otros los elementos que determinan la distribución de palmas en paisajes inundados de Suramérica (Henderson 1995). Así, debido a la precipitación anual entre 1.500-6.000 mm y la profusa presencia de ríos en la cuenca amazónica por ejemplo, se ha clasificado a los bosques de esta región entre aquellos inundados (como los bosques ribereños que se inundan anualmente o los que permanecen inundados todo el año) y los libres de inundación, incluyendo los llanos o sabanas de Bolivia con marcada estacionalidad y 1.500 mm de precipitación anual (Henderson *et al.* 1995). Con 900-1.200 mm de precipitación le sigue el Pantanal (entre Brasil, Bolivia y Paraguay) en plena cuenca hidrográfica Paraná-Paraguay, en un paisaje permanentemente

inundado (Adámoli 1999). Por otro lado, la estacionalidad marca una distribución azonal de zonas inundadas para la región del Chaco -compartido entre Bolivia, Paraguay y Argentina-, con precipitaciones de 550-760 mm (Henderson *et al.* 1995). Finalmente, las sabanas de palmares inundados de *Copernicia alba* constituyen una región ampliamente influenciada por las crecidas de los ríos Pilcomayo y Paraguay, junto a la precipitación pluvial estacional (Spichiger *et al.* 1991).

En ese sentido, los diferentes tipos de suelos representados en las tierras bajas suramericanas, también brindan propiedades únicas para los palmares inundados. Este es el caso por ejemplo, de los suelos hidromórficos (gleysoles) pobremente drenados, presentes en la cuenca amazónica y en las llanuras aluviales de tierras bajas. Estos se asocian a llanuras inundables de ríos con aguas blancas, negras y claras, mientras que los suelos acrisoles plínticos ricos en compuestos férricos y pobres en materia orgánica son característicos de los llanos de Bolivia, Colombia y Venezuela, así como de las sabanas de Rupununi en Guyana (Henderson 1995). La impermeabilidad de estos suelos mantiene precisamente los niveles freáticos elevados y permanentes en la capa superficial arcillosa, junto al drenaje deficiente en los pantanos de *Mauritia flexuosa* (Mesa y Lasso 2013). En el caso de *Copernicia alba*, esta especie prospera en suelos arenosos en la superficie y suelos arcillosos en profundidad, también denominados transicionales en la región del Chaco (Mereles 2007).

Por otro lado, la historia filogenética y evolutiva del grupo también determina la composición de especies y sus variaciones actuales (Bjorholm *et al.* 2006). Pintaud

et al. (2008) resumieron las influencias históricas de los grupos de *Arecaceae* representados en Suramérica, como el origen suramericano de la tribu *Cocoseae*, algunas afinidades trans-pacíficas, elementos gondwánicos y elementos provenientes del continente norteamericano, entre otras características, considerando otros factores de conservación biológica y de especiación relacionados con los posibles refugios pleistocénicos del bosque tropical húmedo al pie de los Andes (Haffer 1969, Hooghiemstra y van der Hammen 1998). Según Hooghiemstra (2002) y de acuerdo a la “macroestabilidad” y las condiciones favorables del bosque tropical húmedo para el desarrollo de las plantas, la Amazonia se considera la fuente de innovación biológica y generadora de biodiversidad, por lo que no sorprende que en ella se encuentre el 70% de los géneros de palmeras de América del Sur (Pintaud *et al.* 2008). Según estos autores, los elementos amazónicos con géneros ampliamente distribuidos como *Desmoncus*, *Oenocarpus*, *Mauritia* y *Mauritiella*, apenas superan los 15°S, mientras que *Euterpe edulis* y otras especies de *Bactris* y *Geonoma* se encuentran en esta latitud y fuera de la Mata Atlántica. Por otro lado, la diversidad de palmas se reduce abruptamente en los límites de la región amazónica, tanto al norte en los Llanos colombianos y venezolanos, como en las sabanas interiores y costeras guayanesas al sur y este del Cerrado. Las formaciones de sabanas de la periferia del noroeste amazónico y los Llanos, tienen más afinidades amazónicas hacia el sur y más afinidades caribeñas hacia el norte con *Copernicia tectorum* (Pintaud *et al.* 2008). Los elementos amazónicos se extienden a través de bosques de galería hacia los Cerrados entre los 15-17°S, donde se encuentran especies con amplia distribución como *Mauritia flexuosa*,

Mauritiella armata, *Oenocarpus distichus*, *Bactris major*, *D. orthacanthos* y *D. polyacanthos*, asociadas con especies de la periferia al suroccidente (*Attalea princeps*, *Astrocaryum chonta*, *A. gratum*, *A. huaimi*, *Bactris glaucescens*, *Geonoma brevispatha*) y especies de la Mata Atlántica hacia el este (*Bactris setosa*, *Euterpe edulis*) (Moraes 2007, Pintaud *et al.* 2008). Bajo un mayor régimen estacional de bosques tropicales con estación seca, se encuentran formaciones de sabanas como las pampas del Heath y los Llanos de Moxos en Bolivia, con *Astrocaryum huaimi*, *Mauritiella armata* y *Syagrus sancona* en su distribución más sureña (Moraes 1999, 2007). Finalmente en latitudes extratropicales (25-35°S), algunas especies se establecieron en el dominio de la pampa *sensu* Cabrera y Willink (1973), con una vegetación templada de transición entre las regiones Neotropical y Neoantártica con los géneros *Butia* y *Trithrinax* en el límite austral.

Por todas estas características mencionadas anteriormente en relación a la documentación de este importante grupo de plantas en paisajes inundados de Suramérica, es que se planteó la publicación de este segundo volumen, considerando además aspectos sobre la distribución, usos, biología, conservación y manejo, entre otros. En base a las potencialidades de los palmares inundables y las oportunidades de aprovechamiento, también se consideran los requerimientos para asegurar que continúen las investigaciones científicas para comprender mejor las dinámicas ecológicas asociadas, así como los requerimientos para garantizar que estos paisajes sean disfrutados por las generaciones venideras. Es un homenaje al patrimonio natural de nuestra región suramericana.

INTRODUCCIÓN

Bibliografía

- Adámoli, J. 1999. Los humedales del Chaco y del Pantanal. Pp. 81-89. En: Malvárez, A. I. (Ed.), *Tópicos sobre Humedales Subtropicales y Templados de Sudamérica*. Grupo de Estudios sobre Ecología Regional, Universidad de Buenos Aires – UNESCO, Montevideo.
- Bjorholm, S., J. C. Svenning, F. Skov y H. Balslev. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography* 14: 423-429.
- Bjorholm, S., J. C. Svenning, W. J. Baker, F. Skov y H. Balslev. 2006. Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World Palms. (Arecaceae) subfamilies. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 113-125.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1973. Biogeografía de América latina. Programa regional de desarrollo científico y técnico, Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington, USA. 117 pp.
- González-B., V. 2013. Morfología y estructura de las palmas. Pp. 37-52. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), VII. *Morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia – Venezuela. Parte I*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Henderson, A. 1995. The palms of the Amazon. Oxford University Press, Oxford, Nueva York. 362 pp.
- Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey. 352 pp.
- Hooghiemstra, H. 2002. The dynamic rainforest ecosystem on geological, quaternary and human time scales. Pp. 7-19. En: Verweij, P. (Ed.), *Proceedings of the international Seminar on Valuation and Innovative Financing Mechanisms in Support of Conservation and Sustainable Management of Tropical Forests, Understanding and Capturing the Multiple Values of Tropical Forests*. Tropenbos International, Wageningen.
- Hooghiemstra, H. y T. van der Hammen. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews* 44: 147-183.
- Mereles, M. F. 2007. Estudios cuantitativos en las sabanas de “Karandá’y”, *Copernicia alba* Morong, en el Chaco boreal y la sub-cuenca del lago Ypacarai, Paraguay. *Rojasiana* 5 (2): 279-290.
- Mesa, L. M. y C. A. Lasso. 2013. Aproximación geoquímica al subsistema acuático de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia. Pp. 85-96. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), VII. *Morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia – Venezuela. Parte I*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia.
- Moraes R., M. 1991. Contribución al estudio del ciclo biológico de la palma *Copernicia alba* en un área ganadera (Espírigu, Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 18: 1-20.
- Moraes R., M. 1999. Fitogeografía de palmeras en las tierras bajas de Bolivia. *Acta Botanica Venezuelica* 22: 127-140.
- Moraes R., M. 2007. Phytogeographical patterns of Bolivian palms. *Palms* 51(4): 177-186.
- Pintaud, J.-C., G. Galeano, H. Balslev, R. Bernal, F. Borchsenius, E. Ferreira, J.-J. de Granville, K. Mejía, B. Millán, M. Moraes, L. Noblick, F. W. Stauffer y F. Kahn. 2008. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. *Revista Peruana de Biología* 15: 5-27.
- Spichiger, R., L. Ramella, R. Palese y F. Mereles. 1991. Proposición de leyenda para cartografía de las formaciones vegetales del Chaco paraguayo. Contribución al estudio de la flora y vegetación del Chaco. III. *Candollea* 46 (2): 541-564.



Foto: F. Trujillo



2. LOS PALMARES DE PANTANO DE *Mauritia flexuosa* EN SURAMÉRICA: UNA REVISIÓN

Valois González-B.

Introducción

Las palmas son monocotiledóneas leñosas ubicadas en la familia Arecaceae, la cual pertenece al orden Arecales. En la actualidad se reconocen 186 géneros y cerca de 2.500 especies (Govaerts y Dransfield 2005, Dransfield *et al.* 2008). Los miembros de esta familia se caracterizan por su gigantismo, por presentar tallos predominantemente monopódicos solitarios y leñosos coronados por hojas siempreverdes de gran tamaño, dispuestas helicoidalmente y con la producción periódica en el centro de la corona foliar, de una hoja juvenil tipo lanza. Ésta se encuentra enrollada sobre su propio eje durante un periodo definido de tiempo, el cual es especie dependiente, antes de expandirse como hoja adulta y constituye un mecanismo de protección contra los insectos herbívoros. Asimismo la rigidez y dureza de las hojas de las palmas están asociadas a una mayor densidad de fibras por área cuando se compara con las hojas de las dicotiledóneas (Grubb *et al.* 2008, González-B. 2013). Las palmas se encuentran distribuidas a lo largo de las regiones tropicales y subtropicales del mundo, lo que está relacionado con el crecimiento

continuo a partir del meristema apical ubicado en el extremo superior del tallo y la incompatibilidad entre el crecimiento y el alargamiento celular, con la formación de hielo en sus tejidos, cuando las temperaturas del aire disminuyen varios grados por debajo del punto de congelación del agua (Eiserhardt *et al.* 2011, Balslev *et al.* 2011).

La palma *Mauritia flexuosa* pertenece a la subfamilia Calamoidae considerada como monofilética y como hermana del resto de las cuatro subfamilias que constituyen como un todo las Arecaceae (Asmussen *et al.* 2006). Todos los miembros de la subfamilia se distinguen por las escamas imbricadas que cubren el ovario y el fruto. Dentro de ésta, el género *Mauritia* pertenece a la tribu Lepidocaryeae y a la subtribu Mauritiinae con dos especies: *Mauritia flexuosa* y *Mauritia carana* (Dransfield *et al.* 2008). La primera presenta una amplia distribución en la mayor parte de la cuenca del Orinoco y del Amazonas, siempre asociada a sustratos saturados de humedad en los planos aluviales de ríos de aguas oligotróficas y en amplias depresiones del mismo origen, aunque en la

PRIMERA PARTE

PRIMERA PARTE



F. Mijares

mayoría de los casos aisladas actualmente de los pulsos de sedimentos aluviales, donde se han conformado extensos planos de turba tanto en el Delta Inferior del Orinoco, como en la cuenca Amazónica. La otra especie *Mauritia carana* está restringida a suelos de arenas blancas mal drenados a lo largo de ríos de aguas negras asociadas a matorrales ralos y esclerófilos de la región amazónica compartida por Venezuela, Colombia, Perú y Brasil (Anderson 1981).

Los individuos de esta especie arborescente o monopódica y pleonántica, representan el modelo arquitectónico denominado de Córner (crecimiento vegetativo de un único meristema apical que origina un eje o tallo no ramificado en el cual las inflorescencias son laterales). En su estado adulto estos alcanzan una altura de 35 a 40 metros, en regiones con climas más húmedos como en el Delta Inferior del Orinoco y la Amazonia Occidental (Balslev *et al.* 2011, González-B. 2011).

La palma *Mauritia flexuosa* y los palmares de pantano que conforman sus individuos mayoritariamente adultos, generalmente están asociados a suelos orgánicos como los denominados histosoles tropicales. Este sistema ecológico se ubica espacialmente al este de la cordillera andina tanto en la cuenca de los ríos Orinoco y Amazonas en Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia y en la isla de Trinidad (Henderson *et al.* 1995).

En relación a su intervalo altitudinal, la palma *M. flexuosa* varía desde pocos metros sobre el nivel del mar hasta una altitud de 900 a 1.000 metros, tanto en el piedemonte oriental andino como en el altiplano de la Gran Sabana en Venezuela, de donde continúa con un paisaje

similar en el estado de Roraima hasta las denominadas Veredas de *M. flexuosa* en los altiplanos centrales de Brasil. Los sitios de mayor altitud se asocian a la presencia de entalles coluviales a valles coluvio-aluviales a aluviales, dominados en altura por altiplanicies antiguas presentes en la secciones superiores del Cratón Amazónico. Éste, está dividido en dos secciones separadas por la cuenca de drenaje del río Amazonas, el Escudo de Guayana al norte y la sección Central del Escudo de Brasil o de Guaporé. La sección superior y sur del Escudo de Guayana, está constituida por la provincia geológica de Roraima, la cual se extiende hacia el sur en Brasil. Está formada, mayormente, por areniscas presentes en distintos ambientes geomorfológicos, permanentemente mal drenados.

Un similar tipo de similar paisaje antiguo está representado por el altiplano Central de Brasil, cuya vegetación tipo sabana puede variar desde inarboladas (campo limpo) hasta densamente arboladas (cerradão) que definen el denominado Cerrado brasileño. En este tipo de paisaje la palma *M. flexuosa* está presente a lo largo de ejes de drenaje que tienen como características comunes el hecho de estar asociados a cabeceras de río o ejes fluviales que varían desde el orden uno hasta el cuarto, y dominados en altura por altiplanos muy antiguos, tanto en el Escudo de Guayana en Venezuela, como en el altiplano Central de Brasil y en algunos sectores de ambientes cuaternarios y sedimentarios del Gran Pantanal de Brasil.

En cuanto a la recarga del recurso hídrico de los palmares de pantano de *M. flexuosa*, este último es predominantemente de origen subterráneo. Este es el caso del piedemonte de la Serranía Oriental y los Llanos Orientales tanto de Colombia y

Venezuela y la región fitogeográfica de los Cerrados de Brasil, así como también en los paisajes aluviales más recientes tales como planicies, depresiones laterales y terrazas de la cuenca occidental del río Amazonas.

La presente publicación tiene como principal objetivo hacer una síntesis del estado actual del conocimiento, hasta ahora fragmentario, que se tiene de la palma *Mauritia flexuosa* así como de los palmares de pantano o morichales en Venezuela, canangunchales/morichales en Colombia, aguajales en el Perú, buritiales en Brasil, moretales en Ecuador y palmas reales en Bolivia. Asimismo, se definen los atributos ecológicos de la especie, que le han permitido la conformación de extensas comunidades de palmares neotropicales.

Condiciones de hábitat necesarias para el establecimiento de los palmares de pantano de *Mauritia flexuosa*

Los hábitat donde se establecen los palmares de pantano de *M. flexuosa* comparte varios atributos:

1. Una suplencia permanente del recurso hídrico, lo que es de vital importancia para la gran mayoría de las palmas, que al igual que *M. flexuosa*, presentan un único meristema apical y radicular en continua división y expansión celular a lo largo del año. Su baja tolerancia a temperaturas por debajo de 0° C restringe a la gran mayoría de sus especies, a los trópicos y subtrópicos. En ambas regiones se encuentran más del 90% de las distintas especies de palmas, confinadas a los bosques tropicales lluviosos, sistemas ecológicos donde frecuentemente desempeñan roles clave (Tomlinson 1990,

2006, Pintaud *et al.* 2008, Couvert y Barker 2013).

2. La palma *Mauritia flexuosa* (individuos de cualquier categoría de edad), aunque crece en suelos saturados de humedad y en algunas circunstancias tolera la presencia de una lámina de agua sobre el sustrato, no soportan condiciones parciales o totalmente anóxicas asociadas con aguas sin ningún movimiento lateral superficial o subsuperficial. Las aguas en movimiento oxigenan y facilitan el intercambio gaseoso a nivel de los neumatóforos. Estos son un numeroso conjunto de raicillas aéreas con geotropismo negativo y con una alta proporción de tejido aerenquimático dentro de su estructura. Sus densidades que pueden llegar hasta 5.000/m², son mayores cerca de la raíz principal. Esta última se extiende lateralmente a una profundidad de pocos centímetros y paralela a la superficie del suelo hasta por cuarenta metros (de Granville 1974).

En los Llanos Orientales de Venezuela, la construcción de puentes con bases de concreto (cemento) mal diseñadas que cruzan los ríos donde está presente este sistema ecológico, traen como consecuencia, una marcada reducción del flujo fluvial aguas abajo y el represamiento del eje de drenaje aguas arriba de la estructura del puente. Ambos fenómenos condicionan la senescencia acelerada y la muerte regresiva de los individuos de la palma.

Asimismo, un fenómeno parecido se origina con la construcción de vías de penetración no asfaltadas, en suelos muy poco cohesivos con altos contenidos de arena. Los sedimentos transportados lateralmente por la escorrentía superficial

PRIMERA PARTE



F. Mijares

condicionan la erosión de los taludes, sin ninguna cobertura de protección, que limitan con el curso fluvial. Con el tiempo se libera una capa de materiales arenosos que sepultan o cubren totalmente los neumatóforos que mantienen el transporte de oxígeno a las raíces subterráneas y determinan la muerte de los individuos (González-B. y Rial 2011).

Tipos generalizados de palmares de pantano de *Mauritia flexuosa* presentes en la región tropical de Suramérica

En la región tropical de Suramérica es posible reconocer distintos tipos de este sistema ecológico.

1. Los que están asociados a un paisaje de valle dominado por altiplanicies, tal como ocurre en la altiplanicie de la Gran Sabana en Venezuela así como en los Llanos Orientales de Colombia y Venezuela. Igualmente, en algunas localidades del piedemonte de la cordillera Oriental de Colombia que limita con la vegetación de sabanas y en los Cerrados brasileños. En todas estas regiones el palmar de *M. flexuosa* está constituido por un subsistema terrestre y otro acuático lótico, adyacente. Estos están asociados a ejes fluviales que reciben durante todo el año, un aporte hídrico subterráneo a partir de un acuífero libre o no confinado. Éste se origina como consecuencia del relativo alto contenido de arena de los sedimentos de origen antiguo que conforman las altiplanicies cuyos toques por lo general, son relativamente planos u ondulados y subyacen sobre otro tipo de sustrato constituido por materiales sedimentarios o rocosos menos permeables. Este hecho condiciona la aparición de

un acuífero en la interface de ambos tipos de materiales geológicos. Sin embargo, lo que causa el movimiento de agua subterránea a partir del acuífero, son las diferencias marcadas en la energía libre del agua, que son equivalentes a las diferencias del potencial hídrico entre el paisaje de altiplanicie y el de valle vecino. El palmar denso de *M. flexuosa* ocupa el plano aluvial reciente saturado de humedad, y en contacto al subsistema lótico vecino.

2. En la región del Cerrado Brasileño, se presenta un tipo particular de palmar de pantano lineal de *Mauritia flexuosa* denominados “veredas” que desde el punto de vista geomorfológico, está asociados a depresiones abiertas y alargadas con vertientes suaves y fondos planos. La fisionomía de las “veredas” está representada por una vegetación herbáceo-graminoide que ocurre en la mayor parte del área y otra arbustivo-arbórea con un predominio de individuos adultos de la palma *M. flexuosa* con alturas de 10 a 12 m (Wantzen *et al.* 2006, Guimarães *et al.* 2002).

Este tipo de palmar de pantano relativamente estrecho, está asociado a ejes de drenajes permanentes de bajo orden que disectan el paisaje de altiplanicie y que a consecuencia de la infiltración de la lluvia, mantiene durante todo el año el flujo hídrico fluvial. Éstos se caracterizan por sus aguas oligotróficas y de bajo pH. El estrato arbustivo relativamente continuo, está dominado por especies de la familia Melastomataceae como *Miconia chamissois*. En sus adyacencias, donde el suelo está saturado de humedad o presenta una pequeña lámina de agua, están presentes especies de tipo herbáceo graminoide que

toleran mal drenaje (familias Poaceae, Asteraceae, Cyperaceae y Eriocaulaceae).

En la medida que el eje de drenaje de bajo orden aumenta su caudal, se hace más ancho y profundo, y al alcanzar el orden 4 a 5, de acuerdo al sistema propuesto por Strahler (1958), ya ha constituido un plano aluvial ancho y saturado permanentemente. En esta condición la continua lluvia de propágulos de *M. flexuosa* (transportados y dejados caer accidentalmente por los psitácidos (en particular por las dos especies de guacamayas *Orthopsittacus manilatus* y *Ara ararauna*) se conforma un tipo de palmar de pantano muy similar a los presentes en los Llanos Orientales tanto de Venezuela como en Colombia, y que es denominado en Brasil como buritizal.

Estas comunidades, al igual que en Venezuela y Colombia, se enriquecen gradualmente con otras especies arbóreas y finalmente son sustituidos a lo largo del tiempo por los denominados bosques de pantano ribereños o de galería (Gonzalez-B. 1987, Carvalho 1991).

3. Los palmares de pantano que se hallan en los planos aluviales (inmediatamente adyacentes a cursos de agua oligotróficas, ácidas y con ausencia de sedimentos en suspensión), que están presentes en la cuenca amazónica en Colombia, Venezuela, Perú, Ecuador, Bolivia y Brasil (Figura 1).

Así mismo se pueden presentar en terrazas aluviales que sólo reciben agua de lluvia y, en algunos casos, aportes laterales de aguas



Figura 1. Vista aérea del río Morichal Largo en Venezuela. Note que existe un sector en la margen izquierda que ya fue deforestado para la siembra de pastos introducidos. Foto: A. Blanco.

PRIMERA PARTE

subterráneas. También se encuentran en las mismas cuencas de clima cálido y húmedo (precipitación de cerca de 3.000 mm al año), cubetas extensas muy alejadas del plano original de desborde del río, donde el mal drenaje permanente asociado a la forma cóncava del relieve, facilita el establecimiento de un tipo de palmar de pantano alto y denso. En todos estos casos, la interacción de las variables citadas condicionan la conformación de suelos orgánicos o planos de turba (Draper *et al.* 2014, Lähteenoja *et al.* 2012).

4. Los asociados a extensos planos de turba o suelos orgánicos (histosoles tropicales) presentes en el Delta Inferior del Orinoco (González-B. 2011), así como también en la sección terrestre de las islas de estuario como Marajó, en la desembocadura del río Amazonas. Esta condición particular se origina, cuando el agua dulce del río Amazonas es represado por el ascenso de las mareas por las aguas salobres del Océano Atlántico. Las mareas, no llegan a penetrar las bocas del Amazonas, porque son dominadas por la alta presión hidráulica ejercida por la descarga del río en el Atlántico (c.a. 180.000 m³.sec⁻¹). Este represamiento, desvía lateralmente los altos volúmenes de agua dulce que inundan las depresiones de la isla de Marajó cubiertas por extensos palmares, altos a medios densos, de *M. flexuosa* (Goulding y Smith 2007). En este último caso, al igual que los palmares presentes en Delta Inferior del Orinoco, son prácticamente monoespecíficos y no están asociados a un eje fluvial o caño de marea vecino. En el sustrato orgánico (turba) de estas

comunidades se pueden observar pequeños montículos que se originan por la acción combinada de las raíces adventicias de la palma que retienen parte del mismo y la acción erosiva de las aguas de escorrentía superficial. Éstos alternan con micro depresiones donde se acumula una lámina de agua de poca profundidad. Los palmares de pantano en esta subregión ocupan la sección intermedia del plano de turba, mientras que en la inferior más baja y con la presencia permanente de una lámina de agua, está presente un herbazal de pantano de *Lagenocarpus guianensis*. La sección superior, topográficamente más alta con un microrelieve liso y relativamente mejor drenada, está constituida por un bosque de pantano de alto a medio denso dominado por *Symphonia globulifera* y *Pterocarpus officinalis*.

En este sistema ecológico, además del agua de escorrentía superficial y la acumulada en las depresiones por lluvia, se reconoce otro movimiento subsuperficial de agua a nivel de la sección superior interna del sustrato orgánico o turba denominado acrotelmo. Este último está constituido en los primeros 50 a 70 cm por los materiales fibrosos derivados de la descomposición parcial de las raíces, así como por fragmentos de las hojas y pecíolos de la palma *M. flexuosa* y ocupan la posición más baja en los paisajes asociados a las planicies de turba. El acrotelmo por su naturaleza refractaria, mantienen con un definido nivel de oxigenación, las aguas que se mueven por gravedad en dirección a los caños de marea.

La estructura relativamente gruesa y porosa del acrotelmo en estas

turberas neotropicales que facilitan el movimiento lateral tanto del oxígeno como de las aguas subsuperficiales, habrá que investigarla con mas detalle en el futuro (González-B. 1999, 2006a, 2011).

5. En los palmares de pantano de *M. flexuosa* presentes en la región noroccidental de la cuenca amazónica denominados en Perú como aguajales, se distinguen dos subtipos adicionales: los denominados densos y los mixtos. En los primeros la densidad de los individuos adultos sobrepasan los 70 ind./ha, y están presentes otras especies arbóreas como de palmas (Carrera 2000).

sobrepasan los 70 ind./ha, y están presentes otras especies arbóreas como de palmas (Carrera 2000).

En el palmar denso de pantano con tendencia a la mono especificidad, la mortalidad masiva de los individuos adultos, puede ser causada como consecuencia de perturbaciones predominantemente antrópicas, como por ejemplo: las quemas inducidas y la conformación de áreas utilizadas para la agricultura. Aunque también por causas naturales: fenómenos de subsidencia, el incremento de la lámina de agua y el estancamiento de las aguas pluviales. Una vez



Figura 2. Vista de un palmar alto, de medio a denso, de pantano de *Mauritia flexuosa*. Note lo extenso de este sistema ecológico que no está asociado a ejes fluviales de aguas oligotróficas, sino a planos de turba que pueden tener hasta cuatro metros de espesor. Foto: A. Blanco.



F. Mijares

PRIMERA PARTE

que se degrada este palmar, se inicia una secuencia sucesional que si no es afectada por nuevas perturbaciones fuertes, progresa a herbazales gramíneos de pantano con individuos juveniles y subadultos de *M. flexuosa* aislados o en pequeños grupos, hasta comunidades más avanzadas, que tiene como estadio final al bosque de pantano (González-B. 1987, 2009) (Figura 2).

Por debajo del dosel relativamente continuo de los palmares densos, conformado por las copas de *M. flexuosa*, se reconocen diferentes individuos de especies arbóreas típicas del bosque de pantano, que se encuentran en estadios de subadultos. Los bosques de pantano en los Llanos Orientales de Venezuela están dominados en cuanto a la abundancia relativa, por los individuos adultos de *Symphonia globulifera*, *Pterocarpus officinalis* y *Virola surinamensis*. De las tres especies citadas, la primera de ellas así como *Virola pavanis* y *Calophyllum brasiliense* son relativamente comunes en algunos bosques del Perú, denominados como aguajales mixtos y equivalente a un morichal mixto, la cual pudiera ser una fase de transición a un bosque de pantano. En un estudio reciente sobre este tipo de sistema ecológico (Endress *et al.* 2013), los resultados indicaron que son más diversos y estructuralmente más complejos que lo que se había supuesto y, a pesar que los árboles de las dicotiledóneas eran dos veces más abundantes que las palmas ($p < 0,001$), éstas eran más altas y más grandes ($p < 0,001$) y por lo tanto la palma *M. flexuosa* todavía representaban casi la mitad del área basal del bosque.

La palma *Mauritia flexuosa* como una especie sucesionalmente temprana

La influencia del recurso luz

Sobre la base de los trabajos realizados (González-B. 1987, 2004, 2006b, 2010), se puede considerar a *Mauritia flexuosa* una especie heliófila y sucesionalmente temprana ya que sus juveniles y subadultos ya establecidos, responden con pulsos de crecimiento a la apertura de claros en el dosel (González-B. 1987, Kahn 1986, Svenning 1999, Salm *et al.* 2005). Esta afirmación se basa en la forma de crecimiento asociada a un tallo monopódico y heterotrófico y su presencia como palma del dosel o emergente cuando está presente en los palmares y bosques de pantano tanto en la región de los Llanos Orientales de Venezuela y Colombia, en el delta Inferior del Orinoco, como en la región amazónica noroccidental del Perú. En las dos últimas regiones, la mayor pluviometría anual condiciona que los tallos de los individuos presentes tengan un diámetro cerca de 60 cm y una altura de hasta cerca de 35 a 40 metros posiblemente asociado a un fenómeno de interacción competitiva entre los individuos de una misma cohorte poblacional por el recurso luz.

En los estudios realizados en los Llanos Orientales de Venezuela, se les hizo un seguimiento mensual durante 14 meses a individuos previamente ubicados y marcados espacialmente tanto en la fase de juveniles y como subadultos, presentes dentro de un palmar alto denso de pantano. Los resultados obtenidos señalan la muerte *in situ* de los juveniles y los subadultos cuando los niveles medios de luz no superaron el 4 al 5% en relación a los medidos sobre el dosel de la sabanas de *Trachypogon spicatus* adyacente (Figura 3).



F. Mijares

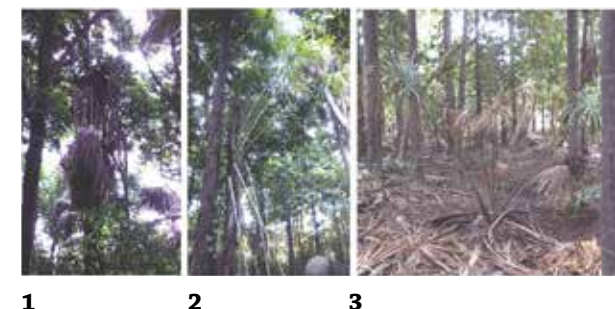


Figura 3. Vista interna de tres localidades distintas asociadas con individuos en diferentes estadios de crecimiento de la palma *Mauritia flexuosa*. Observe que en la 1, toda la corona foliar del individuo subadulto está muerta. En la 2, se destaca el excesivo alargamiento de los pecíolos de las hojas costapalmadas de un individuo similar al anterior, de los cuales tres ya han descendido hasta el suelo al perder la turgencia original y senecer completamente. En la 3, se presenta un juvenil que aún no ha conformado un tallo sobre el suelo. Note de nuevo el excesivo alargamiento de los pecíolos y la muerte previa de las hojas que yacen sobre el suelo, así como el progresivo amarillamiento de los folíolos de las hojas aún presentes. Fotos: V. González-B.

Sin embargo, también fue evidente en el palmar de pantano estudiado la presencia de individuos subadultos entre 5 a 8 m con su corona foliar bien desarrollada y sin ningún síntoma de etiolación de sus pecíolos. Estos se hallaban rodeados a distancias variables, entre 3,5 a 4,20 m, de individuos adultos que no interferían con la entrada de suficiente luz tanto directa como difusa, cuya intensidad, dependían de la hora del día. La integración diaria de ambas variables, facilitaba el crecimiento en altura del individuo juvenil (González-B. 1986, 2006c, 2010).

La palma *Mauritia flexuosa* mantiene un número definido de hojas megáfilas en la corona foliar que varían con la edad y la altura de los individuos adultos. Una vez que éstos alcanzan la madurez sexual entre los 10 a 12 años, el número de hojas continúa incrementándose con la altura de los individuos hasta alcanzar un máximo

de 20 a 25 hojas, por lo que los de mayor altura y por tanto de más edad, presentan también un mayor número de hojas. En la medida que se cierra el dosel tanto lateral como longitudinalmente, ocurren un conjunto de fenómenos asociados a la reducción marcada de la luz que alcanza el sotobosque, a consecuencia del cierre del dosel por los individuos de *M. flexuosa* con similares alturas (misma cohorte).

El papel del fuego

Los resultados obtenidos de la caracterización de numerosas comunidades de palmar de pantano *sensu lato* de *M. flexuosa* tanto en la región Sur de la Gran Sabana, como en los Llanos Orientales tanto de Venezuela y Colombia y el Delta del Orinoco, indican que los palmares de pantano forman parte de una secuencia sucesional y de tipos fisiónómicos, que dependen tanto del tipo, como de la intensidad del

PRIMERA PARTE

evento de perturbación. Éstos en su gran mayoría son de origen antrópico y el más frecuente y común es el fuego, seguido por la eliminación diferencial o total de los individuos adultos de las palmas, en paralelo con la construcción de canales para drenar los suelos orgánicos antes de proceder a la siembra del conuco. Asimismo, la acción del fuego en el delta Inferior del Orinoco depende de la biomasa seca en pie del herbazal graminoide de pantano de *Lagenocarpus guianensis* que hace contacto lateral con los palmares o bosques de pantanos (o con los relictos o islas de ambas comunidades), que ya han sido previamente fragmentadas por la actividad antrópica.

Los indígenas de la etnia Warao queman al final del periodo de sequía estos herbazales altos densos con hojas lineales de bordes cortantes, ya que les facilita el poder caminar a través de este tipo de vegetación en búsqueda de pichones de psitácidos en los nidos abiertos en los tallos muertos aún en pie de la palma *M. flexuosa*, así como también de la tortuga morrocoy (*Chelonoidis carbonaria*). El proceso de sucesión secundaria se inicia por algún tipo de perturbación, que como la acción del fuego, elimine gradual o abruptamente el componente arbóreo. Esta variable en el Delta del Orinoco, puede estar asociada a fuegos tanto superficiales como subterráneos, aunque la mayor letalidad está asociada a los últimos.

Cuando el herbazal graminoide de pantano se mantiene aleatoriamente sin quemar por un periodo de más de seis años, es gradualmente colonizado mediante la dispersión de los frutos y semillas de *M. flexuosa* a partir de los palmares de pantano vecinos por la fauna local y regional. En este proceso intervienen

distintos tipos de mamíferos (roedores, tapires), así como por reptiles y aves, particularmente por los psitácidos. También, la caída por gravedad (dispersión por barocoria) a partir de individuos adultos de la palma asociados a los bordes de los caños de marea y ejes fluviales en combinación con la dispersión por la acción del agua en movimiento (hidrocoria), se combinan con la capacidad de flotación del fruto de *M. flexuosa* en un medio acuoso.

Fenómenos similares en relación a la actividad del fuego, ocurren con frecuencia tanto en los Llanos Orientales de Venezuela y Colombia, como en la Gran Sabana. En ambas regiones, los herbazales gramínoide de pantano comparten el mismo plano aluvial con los palmares, bosques de pantano y comunidades transicionales; asimismo son similares los procesos de dispersión y recolonización por las semillas de la palma. Generalmente la disposición de los juveniles y subadultos tiende a ser agrupada o en forma de parches interrumpidos por el componente gramínoide.

Los estadios de la sucesión vegetal

Los numerosos muestreos cuantitativos realizados en la cuenca de los ríos Caris y Pao en los Llanos Orientales de Venezuela, en el delta del Orinoco y al sur de la Gran Sabana en la cuenca del río Yuruaní, en parcelas de 0,1 ha y el análisis posterior de los datos con técnicas multivariadas (González-B. 1986, Terán y Duno 1988, González-B., y Rial 2011), soportan la secuencia sucesional, a partir de los herbazales gramínoide con individuos aislados o en grupos de juveniles y subadultos de *M. flexuosa* hasta el bosque de pantano. Entre ambos extremos a lo largo del gradiente se reconocieron y se muestrearon distintos tipos de comunidades de plantas que

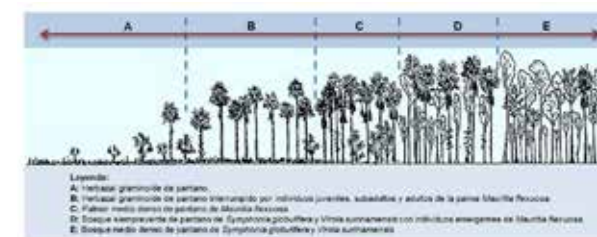


Figura 4. Gradiente de complejidad estructural entre un herbazal graminoide de pantano inarbolado y un bosque siempreverde de pantano. La dirección de la flecha hacia la derecha del gráfico indica un proceso de sucesión, con un incremento progresivo de la complejidad estructural y florística hasta conformar la comunidad más estable en el tiempo, el bosque de medio a alto denso de pantano. La flecha hacia la izquierda señala que un régimen de continuas perturbaciones asociadas a intervenciones antrópicas (fuego, pastoreo, tala), simplifica la estructura vertical de la vegetación e incrementa la lamina de agua, lo que favorece el establecimiento de un herbazal graminoide de pantano. Fuente: V. González-B. ()

culminan en los bosques altos a medios densos de pantano dominados por *Virola surinamensis* y *Symphonia globulifera* (González-B. 1986, Terán y Duno 1988) (Figura 4).

En un estudio de la estructura poblacional de los palmares de pantano, en base a diez muestreos realizados a lo largo del río Moquete, ubicado en los Llanos Orientales de Venezuela, se obtuvieron tres tipos distintos de comunidades que se caracterizan a continuación.

Un estadio sucesional más temprano (Figura 5), donde se muestra un perfil estructural de un herbazal de pantano con individuos de la palma *M. flexuosa*. Las diferentes alturas de los individuos se corresponden con las categorías de edad.

Note que la curva no representa la "J" invertida. Esto indica que los individuos de mayor edad o los más altos no tienen, en

su estructura poblacional, la representación de las plántulas y juveniles y son muy pocos los subadultos que los remplacen cuando mueran por senescencia o por la acción de los rayos o el fuego durante los años Niño.

En el siguiente estadio (Figura 6), se muestra el perfil de un palmar denso de pantano de *Mauritia flexuosa*, donde se reconoce que la mayoría de los individuos de la palma pertenecen a las categorías de altura comprendidas entre los 14 y los 18 metros. De nuevo, la curva de la estructura poblacional de esta comunidad se aleja de la ya citada "J" invertida, lo que indica que los individuos de *M. flexuosa* constituyen una comunidad monodominante, donde los individuos de la misma especie no tiene capacidad de remplazo de los adultos senescentes, ya que no hay reclutamiento de nuevas cohortes poblacionales por los bajos niveles de luz del estrato inferior de esta comunidad.



F. Mijares

PRIMERA PARTE

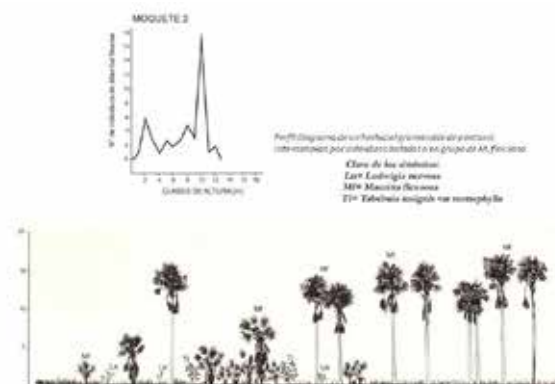


Figura 5. Estructura poblacional de *Mauritia flexuosa*. Note que en esta localidad tampoco se presenta la denominada “J” invertida lo que indica ausencia de plántulas y juveniles en esta comunidad. Fuente: V. González-B. ()

La figura 7 representa el tercer estadio en el otro extremo del gradiente sucesional. Aquí prácticamente el palmar denso de pantano ha sido sustituido gradualmente por especies arbóreas de las dicotiledóneas como *Virola surinamensis* y *Symphonia globulifera* que son tolerantes a la sombra y ambas si presentan una curva poblacional que coincidiría con la denominada “J” invertida.

Un resultado similar al aquí reportado se discute en el estudio donde se caracterizó la estructura florística y vertical de un palmar de pantano de *M. flexuosa* en el alto río Guaporé en el estado de Mato Grosso en Brasil (Sander 2014). Se trata de un palmar denso de pantano (buritizal), que sería equivalente en Venezuela al verdadero morichal *sensu stricto*. Este último se diferencia marcadamente de las veredas, constituidas por palmares lineales y estrechos asociados a cabeceras de bajo orden, que reciben lateralmente altos niveles de radiación solar (luz). La mayor incidencia de luz lateral mantiene un reclutamiento

continuo de plántulas y juveniles en la estrecha sección saturada a lo largo de un canal de drenaje poco expresivo. Este hecho conduce a que cuando se analiza la estructura poblacional de *M. flexuosa* en las veredas, los datos obtenidos se asocian a una curva de “J” invertida, que indica que los adultos senescentes o muertos serán remplazados por los previamente reclutados que ya han pasado a las categorías de subadultos y adultos por las razones ya discutidas.

A diferencia de las veredas, la extensión lateral de los buritizales es mucho mayor y otro contraste con las primeras, es que estos palmares de pantano están presentes en ríos de orden 4 a 5 con cauces más anchos, los cuales se extienden hasta por más de 1.000 metros partir del borde del curso fluvial de carácter permanente, y similares a los presentes en los Llanos Orientales de Venezuela, Colombia y en otros sectores de la cuenca amazónica. Este palmar de pantano fue caracterizado cuantitativamente mediante el empleo

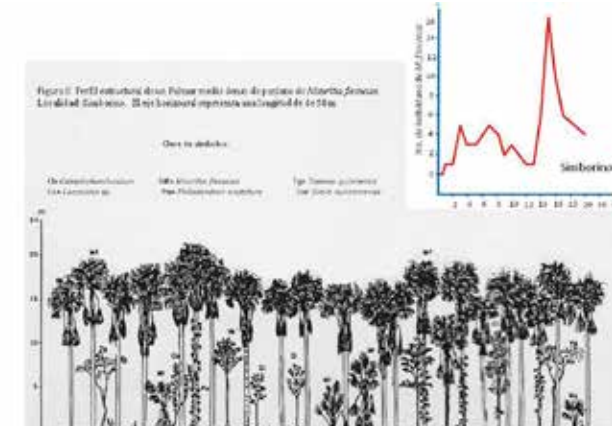


Figura 6. Perfil estructural de un palmar medio denso de *Mauritia flexuosa*. Localidad: Simborino. El eje horizontal representa una longitud de 50 m. Fuente: V. González-B. ()

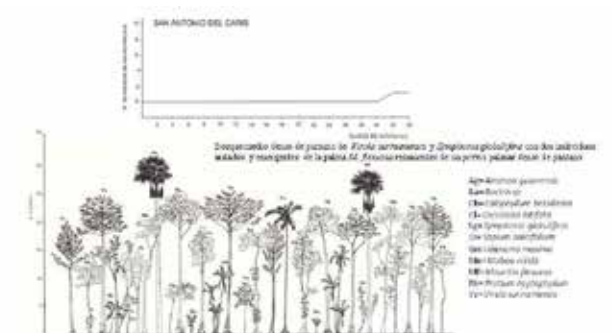


Figura 7. Curva de la estructura poblacional de *Mauritia flexuosa*. Obsérvese que en esta localidad dicha especie solo está representada por dos individuos de gran edad tal como refleja el gráfico. Fuente: V. González-B. ()

de 10 parcelas de 1000 m² (1 ha) orientadas perpendicularmente al curso del río (Sander 2014). Se registraron 253 ind. ha⁻¹ de *M. flexuosa*, dos veces más individuos que el número total de las otras cuatro especies más abundantes, siendo las dos primeras: *Brosimum lactescens* y *Calophyllum brasiliensis*. Los individuos de *M. flexuosa* presentaron un Índice de

Valor de Importancia relativizado a 100% de 60,2%, que la califica como la especie monodominante de este tipo de palmar de pantano. La palma también presentó un área basal de 23,49 m. ha⁻¹ y un valor de cobertura de 70,25%. Sin embargo, la palma *M. flexuosa* no mostró el patrón de “J” invertida, por lo que esta especie no está en capacidad de regenerarse ya que



F. Mijares

PRIMERA PARTE



F. Mijares

la gran mayoría de sus individuos están concentrados en las mayores clases de altura (Sander 2014).

A diferencia del patrón de distribución en clases de tamaño de *M. flexuosa* las otras dos especies que le siguen en valor de importancia *Brosimum lactescens* y *Calophyllum brasiliense*, presentaron un número mayor de individuos en las primeras clases de altura, lo que indica que serán éstas las que sustituirán el palmar de pantano por un bosque de pantano más estable en el tiempo como una comunidad terminal y con capacidad de auto regeneración, tal como ocurre en los Llanos Orientales de Venezuela con los bosques de pantano, dominados por *Virola surinamensis* y *Symphonia globulifera*. La segunda especie, *C. brasiliense*, también está presente en la figura 7, con la diferencia que esta especie es tolerante a la sombra y con capacidad de reclutamiento bajo estas condiciones. La especie arbórea en consideración, aparece en la figura 7 del perfil como *Calophyllum lucidum*, que era el nombre taxonómicamente aceptado, para el momento de la publicación (González-B. 1987).

La ausencia de reclutamiento de individuos en las categorías de plántulas, juveniles y subadultos pequeños en los palmares de pantano de *Mauritia flexuosa* pudiera ser atribuible al menos a tres diferentes causas que habrá que verificar con investigaciones futuras:

1. La ausencia de perturbaciones al dosel, que permita una mayor entrada de luz que facilite el crecimiento de las plántulas y juveniles en el estrato inferior.
2. La posibilidad de que, tal como ocurre en las áreas protegidas de la cuenca amazónica donde está prohibida la caza, las poblaciones del báquiro

labiado (*Tayassu pecari*) puedan ser la causa de mortalidad de las plántulas y juveniles de *M. flexuosa*, tanto por la acción del pisoteo, consumo de las hojas juveniles y la extracción con el hocico de la semillas germinadas o no. (Beck 2006, 2007).

3. Que en los palmares de pantanos densos y con altas densidades de individuos adultos de 150 o más por hectárea, se produzca la muerte de las plántulas y juveniles por la caída sobre ambos estadios de las grandes hojas megáfilas (Ponce *et al.* 1996).
4. La combinación de lo planteado en las hipótesis 2 y 3.

El crecimiento de los individuos de la palma *M. flexuosa*, una vez que finaliza la fase establecimiento, va acompañado por un aumento en paralelo del número de hojas megáfilas, y ya cuando los individuos alcanzan una altura entre los 10 a 12 m y la densidad de los individuos es suficientemente alta, se cierra el dosel y fisionómicamente se alcanza el estadio de palmar bajo denso de pantano (González-B. 1987). En esta última condición se reduce considerablemente los niveles de luz que alcanzan al sotobosque, con un valor que oscila entre 2 al 4% del medido en condiciones abiertas. La reducción marcada de luz y la elevada tasa de transpiración de los individuos de la palma *M. flexuosa* cuando ya conforman una comunidad de palmar de pantano, trae como consecuencia una reducción marcada de la lámina de agua, que en los herbazales de pantano con individuos aislados de *M. flexuosa* puede variar entre 15 a 35 cm de altura. La combinación en los palmares denso de pantano de una alta superficie foliar, con una elevada tasa de transpiración diaria del orden de 231 litros.día⁻¹ por individuo adulto y con un número medio de hojas megáfilas de 15,

condiciona la eliminación gradual de la lámina de agua presente sobre el sustrato edáfico (Urich y Coronel 2006).

La supresión de la lámina de agua y los bajos niveles de luz a nivel del estrato inferior, condicionan que una vez que se cierre el dosel en el estadio de palmar denso de pantano, desaparece el estrato asociado al herbazal graminoide de pantano dominado originalmente por distintas especies de las familias Cyperaceae, Eriocaulaceae, Xyridaceae y Poaceae. Sin embargo, las perturbaciones tanto naturales como de origen antrópico, pueden revertir esta tendencia.

Atributos vitales asociados a la historia de vida de *Mauritia flexuosa*

Mauritia flexuosa es una especie dioica de relativo rápido crecimiento asociado a su naturaleza heliófila, y con una tasa de fotosíntesis relativamente alta para una palma con un metabolismo fotosintético tipo C₃. La palma *M. flexuosa* es como la gran mayoría de las Arecaceae de naturaleza diploide con un número de cromosomas 2n = 30. En la cuenca amazónica donde se estima que existen 16.000 especies arbóreas, la palma *Mauritia flexuosa* forma parte de las 227 especies que por la alta abundancia numérica dentro de la cuenca, se consideran como hiperdominantes y hábitat especialista, las cuales representan el 1,4% del total de especies arbóreas presentes (ter Steege *et al.* 2013).

Todas estas características la ubican como una especie con estrategia tipo "r" con una alta producción sincrónica de frutos que varían dependiendo la edad y/o altura de la palma (ambas correlacionadas positivamente), con un número máximo de producción de infrutescencias a nivel de

los individuos femeninos de hasta nueve y un número medio de frutos por infrutescencia de 577 (Salazar y Roessler 1977).

La fase de establecimiento se considera que finaliza a los tres años en Perú mientras que en Venezuela es de cuatro a cinco años. En Colombia, Zea (1997), la estimó con un valor medio de cinco años. Una vez que la palma alcanza el diámetro máximo del tronco que mantendrá el resto de su ciclo de vida, el crecimiento de los juveniles ya caulescentes se activa y se ha estimado tanto en Perú como en Venezuela, que la tasa de crecimiento varía anualmente entre 1,50 a 1,70 m. Con esta tasa el individuo juvenil alcanzaría una altura de 6 m a los ocho años y de 9 m a los diez años en Venezuela.

En el Perú, el primer evento de floración y fructificación ocurre en promedio a los ocho años, mientras que en Venezuela y Brasil ocurre entre los diez a 11 años (según consulta con las comunidades criollas e indígenas). En esta primera etapa, los individuos femeninos de esta palma dioica producen de dos a cuatro racimos, sin embargo los frutos son pequeños y muchos son abortados (González y Torres 2010).

La producción y número de infrutescencias aumenta con la altura o edad de la palma, así como del número de hojas presentes en la corona foliar. En los individuos con alturas medias de 10 m y unas 12 hojas megáfilas en la corona foliar, el número promedio de infrutescencias o racimos fue de cinco por cada una de éstas. En la misma localidad en un palmar de pantano con individuos de *M. flexuosa* entre 18 a 23 m de altura el número de hojas variaba entre 15 a 17 y el de infrutescencias de los individuos femeninos entre siete y nueve (González-B. 2010). El número de frutos

PRIMERA PARTE



F. Mijares

por infrutescencia nuevamente está relacionado con la edad relativa de la palma, la cual está correlacionada positivamente con la altura.

En los Llanos Orientales de Venezuela las infrutescencias de los individuos de 20 a 22 m de altura pueden tener hasta 1.800 frutos, mientras los que ya han alcanzado su edad reproductiva entre ocho a diez m de altura, presentan un menor número de hojas megáfili en la corona foliar y sus infrutescencias tienen un valor promedio de 860 frutos (González-B. 2006c).

En los individuos de *M. flexuosa* que ya han alcanzado la madurez sexual en los Llanos Orientales de Venezuela se pensaba hasta hace poco tiempo, que la fertilización de las flores femeninas ocurría por el síndrome denominado cantarofilia (Storti 1993, Ervik 1993, Henderson 2002). Sin embargo, en un trabajo reciente realizado en el estado de Roraima en Brasil, se demostró que la producción de frutos en *M. flexuosa* no presentó diferencias significativas entre el tratamiento de exclusión de los visitantes y el control. En el mismo trabajo, la polinización fue significativamente más baja donde se excluyó tanto el viento como a los insectos visitantes, lo que indica que *M. flexuosa* es anemófila independientemente del hábitat al cual esté asociada (Khorsand y Koptur 2013).

La presencia de este tipo de palmar de pantano, tanto de la región tropical del hemisferio norte como los ubicados al sur del Ecuador terrestre, bajo las mismas condiciones tropicales determinan que los eventos fenológicos particularmente el de la floración y fructificación presenten ritmos invertidos. Sin embargo, en ambos casos, los de floración y el de polinización por la acción del viento, así como el de

fructificación, ocurren en ambos hemisferios durante el periodo de sol alto durante el verano climático, que coincide con el periodo de lluvias a nivel regional.

Los palmares de pantano de *Mauritia flexuosa* como sumideros de carbono

Existe un creciente reconocimiento de la importancia del almacenamiento de carbono y el incremento del CO₂ atmosférico por las emisiones de gases de carbono. Las más grandes turberas tropicales del sureste asiático son drenadas y quemadas intencionalmente en los años Niño para plantar la palma de aceite (*Elaeis guineensis*), así como especies arbóreas para la producción de pulpa de papel con los consiguientes efectos en los procesos relacionados con el cambio climático global (Page *et al.* 2011).

En Venezuela, los palmares de pantano de *Mauritia flexuosa* y sus comunidades más estables en el tiempo, los bosques de pantano de *Symphonia globulifera* y *Virola surinamensis*, se encuentran ampliamente representados en las turberas ombrotáficas del Delta Inferior del Orinoco que junto con los herbazales de pantano de *Lagenocarpus guianensis* ocupan un área de ca. 10.000 km² (Rieley y Page 2016). La región sudeste de Asia, por su parte, contiene el área más grande de turberas tropicales (247.778 km², con el 56% de la superficie total), seguido de Suramérica con (107.486 km²; 24%). En los trópicos, la turba ocurre la mayoría de las veces en las tierras bajas sub-costeras y las últimas estimaciones señalan que estas representan el 11% de las presentes a nivel mundial. En la cuenca de antepaís Pastaza-Marañón, en el noroeste del Perú, están las más extensas turberas que se han descubierto en la Amazonia (Lähteenoja *et al.* 2012). Se trata de una cuenca

subsidente de aproximadamente 100.000 km², la cual se originó durante el levantamiento de los Andes en la era Cenozoica y posiblemente, aún hoy en día, se encuentra en un proceso de subsidencia activa. Las abundantes lluvias, inundaciones frecuentes y la baja topografía, proporcionan las condiciones de inundación y anoxia necesarias para que en este contexto geológico, se hayan acumulado 35.600 km² de turba con espesores de hasta 7,5 m. Draper *et al.* (2014) caracterizaron estas turberas donde existen extensiones considerables de palmares de pantano de *M. flexuosa*, unos prácticamente monoespecíficos así como otros denominados mixtos. Ambas comunidades están asociadas en la mayoría de los casos a histosoles o turbas (sustrato orgánico de 40 cm o más, en los primeros 80 cm del perfil). Este tipo de sustrato (la tasa de acumulación es más rápida que la de descomposición), tiene muy baja densidad aparente, son mal drenados y por su alta capacidad de retención de agua se inhibe la descomposición aeróbica. Asimismo, la mayoría son ácidos y deficientes en nutrientes.

La citada extensión está repartida en tres tipos distintos de turberas identificadas por el tipo de vegetación presente: i) el palmar denso de pantano de *M. flexuosa*, ii) el bosque bajo que tiene como principal característica la presencia de árboles con tallos muy delgados por la marcada oligotrofia y acidez de la turba, por lo que se denominó como bosque bajo de varillar, y iii) el herbazal graminoide de pantano correspondiente a una turbera abierta, como se denominó en el trabajo (Draper *et al.* 2014).

Los palmares de pantano ocupan un 78% de los 35.000 km², mientras que el 22% restante se distribuye en partes iguales

entre la turbera abierta y el bosque bajo de varillar. El palmar presentó un área de 27.732 km² con un almacenamiento de carbono de 2,3 Pg C, seguido por el bosque bajo de varillar con 0,5 Pg C y los herbazales gramínoideos con 0,3 Pg C (1Pg = 10¹⁵ g).

De los tres tipos de vegetación de turberas, el bosque bajo de varillar fue el más denso en cuanto al carbón almacenado por debajo del suelo con 1.391 Mg C.ha⁻¹ y 61,8 Mg.ha⁻¹ en la biomasa aérea. Los palmares presentaron una biomasa como turba de 750 Mg.ha⁻¹ y una densidad de carbono por encima del suelo de 100,9 Mg.ha⁻¹. La biomasa aérea de la turbera abierta, por tratarse de un herbazal, fue considerada como despreciable, mientras que su acumulación subterránea como turba correspondió a un valor de 662 Mg.ha⁻¹. (1 Mg = 10⁶ g).

En general, aproximadamente el 90% del carbono en estos ecosistemas de turberas se almacena en la turba, y el 10% en la biomasa aérea, aunque esta relación varía entre los tipos de turberas. Los bosques bajos de varillar en este estudio siempre se encuentran en turbas de mayor espesor (>2,5 m de profundidad) y tienen bajas reservas de carbono en la biomasa aérea debido a la poca estatura y tallos delgados de las especies que lo constituyen. En general, los palmares de pantano de *M. flexuosa* presentan menores espesores de turba y almacenan grandes cantidades de carbono en la biomasa aérea.

Uso de las técnicas de la genética molecular y la filogeografía para estudiar la fragmentación de las poblaciones de *Mauritia flexuosa* y su disposición espacial contemporánea

Hoy en día existen distintas técnicas asociadas a la genética molecular que permiten establecer el grado de

PRIMERA PARTE



F. Mijares

fragmentación de una población de un palmar de pantano de *M. flexuosa*, mediante la caracterización de atributos genéticos de la población, como el coeficiente de endogamia F_{IS} y el cociente en los niveles esperados y observados de heterocigosidad H_E/H_O .

Los estudios de la estructura genética espacial a pequeña escala son importantes para la implementación exitosa de planes de conservación y manejo ya que permiten predecir la capacidad de la población para responder a los entornos cambiantes. Esto es especialmente cierto en las zonas tropicales donde las altas tasas de fragmentación y el uso de la tierra crean obstáculos a los intercambios genéticos. Federmann *et al.* (2014), examinaron la diversidad genética de las poblaciones de *M. flexuosa* en la Reserva Científica de las Sabanas de Aripo en la isla de Trinidad. En un área pequeña de unos 10 km² encontraron fenómenos de diferenciación genética tanto a niveles espaciales, intergeneracionales o temporales y altos niveles de apareamiento entre los vecinos más cercanos. Los autores sugieren que los patrones genéticos tanto espaciales como temporales, reflejan los cambios recientes y drásticos (antropogénicos) en el paisaje de los sitios de estudio. Por lo que plantean que la conformación de barreras de origen antrópico han limitado el flujo de genes a través de la polinización y la dispersión de las semillas mediada por animales.

Si tales barreras existen, los individuos de *Mauritia flexuosa* tienen más probabilidades de reproducirse con otros más cercanos que con individuos más distantes. De esta forma se origina un ciclo de endogamia que perpetúa el patrón de estructura genética de la metapoblación constituida por el conjunto limitado

de individuos cercanos. Éste constituye un patrón de estructuración genética, porque se puede inferir sobre la composición génica de cualquier individuo de la metapoblación mediante el estudio de sus vecinos inmediatos de la misma especie.

En un trabajo realizado en Brasil (de Lima *et al.* 2014) a través del análisis filogeográfico, se generaron escenarios demográficos independientes, para examinar las barreras geográficas al flujo de genes en *Mauritia flexuosa*, y se evaluó cómo los cambios climáticos durante el Pleistoceno y particularmente en el Último Máximo Glacial, influyeron en su distribución geográfica y diversidad genética. Los autores tomaron muestras de 257 individuos adultos de la palma en 26 localidades pertenecientes a cinco cuencas de distintos ríos que drenan tanto la región Amazónica como la del Cerrado. Los resultados indicaron que las poblaciones de *M. flexuosa* en las diferentes cuencas, presentaron una baja diversidad genética, aunque una significativa diferenciación de esta diversidad. Los autores sugieren que la baja diversidad de los haplotipos y de los nucleótidos de *M. flexuosa* se originaron a consecuencia de una retracción del rango original, durante los cuatro últimos ciclos glaciales (~ 400.000 años BP) del Pleistoceno. Se exceptúan las poblaciones de *M. flexuosa* presentes en la región amazónica, donde permanecieron tanto en los periodos húmedos como secos, aunque en estos últimos, su abundancia se redujo también notablemente (van der Hammen y Absy 1994). En el resto de la región no Amazónica tropical de Suramérica, las poblaciones de *M. flexuosa* experimentaron una contracción durante los periodos fríos y secos, asociados con las glaciaciones cuaternarias, lo que plantea un escenario de refugios múltiples durante el Último

Máximo Glacial (aproximadamente hace 20.000 años).

Con respecto a los palmares de pantano presentes en la Gran Sabana, en Venezuela, Rull y Montoya (2014) plantean que durante el Último Máximo Glacial y el glacial tardío, las poblaciones de *M. flexuosa* se encontraban reducidas a pequeños micro refugios ubicados al este y oeste de esta región y comenzaron a expandirse a principios del Holoceno, partir de los situados al oeste. Sin embargo, su expansión se aceleró en los últimos 2.000 años, debido al creciente incremento de las temperaturas del aire y de la lluvia anual. Los autores plantean como hipótesis, que

las actividades del hombre en la altiplanicie de la Gran Sabana mediante el uso del fuego contribuyeron a la reducción de los bosques tropicales húmedos, lo que facilitó la expansión de los palmares de pantano de *M. flexuosa* (Figura 8).

***Mauritia flexuosa* como una especie recalcitrante y su germinación**

Los frutos tipo drupa de la palma *M. flexuosa* son relativamente grandes con una forma elíptica que puede variar en longitud entre 5,59 y 3,53 cm, mientras que en diámetro varía entre 4,28 y 3,30 cm. La semilla ocupa tanto en peso como en volumen cerca del 50% del fruto (Guerra *et al.* 2011). Esta variabilidad también fue



Figura 8. Vista aérea de un palmar de pantano de *Mauritia flexuosa* en la Gran Sabana de Venezuela. Note que este sistema ecológico está fuertemente controlado por los ejes de drenaje de carácter permanente. Observe que el sistema de lomerío ha sido fuertemente degradado y prácticamente no presenta ningún tipo de vegetación. Los materiales que conforman este lomerío deben ser lo suficientemente porosos para que recarguen los acuíferos, que son los que proveen de agua a estos valles de fondo plano poco entallados. Foto: J. Mesa.

PRIMERA PARTE



F. Mijares

reportada por Barbosa *et al.* (2010), en la caracterización de cinco morfotipos de los frutos estudiados en el estado de Roraima en Brasil. La variación en tamaño, forma y peso de los frutos dentro de su área de distribución, es típica de una palma con una amplia distribución geográfica y con variaciones marcadas con respecto a las lluvias (1.000 mm en los Llanos Orientales de Venezuela hasta cercanos a los 3.000 mm en la región occidental de la cuenca amazónica), aunque siempre asociados a suelos orgánicos o predominantemente arenosos saturados de humedad y de baja fertilidad natural.

Las palmas que tienen un fruto relativamente grande tipo drupa, en la mayoría de los casos, tienen una germinación muy extendida en el tiempo. Baskin y Baskin (2014), reportaron que las semillas de 457 especies, germinaron en aproximadamente el 10% de las observaciones, dentro de los primeros 30 días, mientras que en el otro 90%, entre 31 y 40 días a 1.941 días. Este periodo prolongado de germinación está relacionado con una baja tasa de permeabilidad y de hidratación de las tres cubiertas que rodean a la semilla, el exocarpio, mesocarpio y endocarpio.

En el caso de *M. flexuosa*, el tamaño del embrión es relativamente pequeño en relación al diámetro del endosperma y los frutos presentan las tres cubiertas de baja tasa de permeabilidad rodeando a la semilla. Estas cubiertas, limita aunque no impiden, la hidratación de los tejidos de la semilla, particularmente el grueso endospermo pétreo donde se ubica el embrión. Los trabajos previos en cuanto a la germinación de las semillas de *Mauritia flexuosa*, se han limitado a presentar datos sobre su propagación y siembra en condiciones de vivero, como el de Bohórquez (1976) que

reporta 100% de germinación después de 75 días, con semillas colectadas más de 10 días antes de su siembra. Sin embargo, a medida que se retrasa dicho evento, por ejemplo cuando se siembra tres o cuatro semanas después de la recolección, se alarga el periodo de germinación entre 120 a 150 días y disminuye el porcentaje de dicho evento germinativo a 55%.

Ponce *et al.* (1999) por su parte, estudiaron la germinación a tres niveles de irradiación solar y encontraron una respuesta de germinación por pulsos, con un total de 13, donde los dos mayores ocurrieron a los 107 y 130 días y donde en ambos, la germinación fue mayor a los niveles de irradiación de 100%. Seleguini *et al.* (2012) reportan la influencia de la escarificación de las semillas y su imbibición en agua en la germinación y el desarrollo de plántulas en vivero y destacan que las semillas de *M. flexuosa* presentan latencia tegumentaria o mecánica.

Aunque la escarificación de las semillas aumentó la tasa de germinación, también contribuyó a aumentar su tasa de mortalidad. El remojo de las semillas sin escarificar durante 30 días, con la renovación diaria de agua, mejoró el potencial de germinación. Sin embargo, la escarificación mecánica remojando, o no las semillas en agua, aumentó la tasa de mortalidad de las semillas de *M. flexuosa* en condiciones de vivero por lo que no fue un método adecuado para eliminar la latencia de las semillas.

Se considera que las semillas de la palma *M. flexuosa* presentan una combinación de dos atributos que son poco comunes en las plantas con flores, la latencia en combinación con la recalcitrancia (sensibilidad a la desecación) (Silva *et al.* 2014).

Entre los atributos asociados al síndrome de la recalcitrancia en *M. flexuosa*, destacan el tamaño relativamente grande del fruto y el alto contenido de humedad de las semillas recién dispersadas o desprendidas de las infrutescencias, incluyendo la testa delgada que la recubre. La humedad en estas últimas, varía entre 48,06 y 57,59% con un valor medio de 53,36% en los cinco morfotipos de los frutos estudiados por Barbosa *et al.* (2010).

El alto contenido de humedad de la semilla y el tamaño del fruto sin considerar el valor porcentual de humedad del mesocarpio y del epicarpio, indica que las semillas de *M. flexuosa* corresponden a las denominadas recalcitrantes o sensibles a la desecación. Adicional al atributo ya citado de la recalcitrancia, las semillas de la palma *M. flexuosa* también presentan el fenómeno de la latencia. La germinación de los frutos a partir del crecimiento del pequeño embrión, en relación al volumen ocupado por el endospermo pétreo de esta especie, no está limitada por la absorción de agua por las distintas cubiertas del fruto y por lo tanto no se relaciona con la hidratación del embrión y el endocarpio, sino más bien por la resistencia que le opone el tegumento opercular esclerificado y el endosperma micropilar, al crecimiento del embrión (Silva *et al.* 2014).

Este tipo de latencia es denominada fisiológica y en el caso del fruto y la semilla de *M. flexuosa* ésta fue eliminada, por una combinación de la eliminación del opérculo y la incubación de las semillas en un intervalo de temperatura más bien alto entre 25 a 30 °C.

En los primeros estadios de germinación y conformación de las plántulas, la intolerancia a la desecación o recalcitrancia,

se revela por la conformación temprana y continua de vasos conductores mientras que las células del embrión y del endosperma presentan grandes vacuolas, con un alto contenido de humedad y ausencia de reservas lipídicas. El aprovechamiento de estos recursos en el crecimiento del embrión, estaría limitado por los bajos niveles de oxígeno ya que en la mayoría de los casos, los frutos están cubiertos por una lámina de agua en la microdepresiones del hábitat de los palmares de pantano de esta especie.

Las limitaciones de oxígeno, también se reflejan en la presencia de numerosos estomas en el embrión, así como una mayor asignación de recursos a la biomasa aérea de la plántula en relación a la biomasa subterránea, y a la acumulación de gran cantidad de compuestos metabólicos secundarios como fenoles, tanto en las plántulas como en el endospermo.

González-B. (1986), reporta que en los años donde la lluvia supera la media anual, el nivel de la lámina de agua sobre el sustrato edáfico, mantiene los frutos flotando y moviéndose con la corriente de agua, por lo que la ausencia de un contacto prolongado con el sustrato, limita el reclutamiento y el establecimiento de una nueva cohorte de plántulas. Asimismo, en los “años Niño” donde prácticamente no llueve durante el periodo húmedo del año, la ausencia de una lámina de agua en parches o continua, restringe por limitaciones hídricas, el reclutamiento de las plántulas de *M. flexuosa*. Ambos fenómenos, condicionan que los eventos citados no constituyan necesariamente fenómenos de naturaleza anual, como lo revela el análisis cuantitativo de la estructura poblacional de las distintas localidades *sensu lato* relacionadas con los

PRIMERA PARTE



F. Mijares

palmares de pantano en los Llanos Orientales de Venezuela (González-B. 1986).

Sistema de germinación de *Mauritia flexuosa*

Si bien en las palmas tradicionalmente se reconocen tres sistemas de germinación (el remoto tubular, el remoto ligular y el adyacente ligular), Henderson (2002) propone reducirlos a dos, el adyacente ligular y el remoto ligular. En la germinación adyacente, que es la que presenta *M. flexuosa*, la plántula se desarrolla al lado de la semilla y el peciolo cotiledonal no profundiza su extensión hacia el interior del suelo. Este sistema de germinación es el más común entre las especies de palmas que crecen en ambientes asociados a climas húmedos o donde el sustrato está permanentemente saturado de humedad. La emergencia de la plántula se logra sin la necesidad de desarrollar meristemas específicos en el peciolo cotiledonal, lo que contrasta con lo que ocurre en el sistema de geminación remota (Silva *et al.* 2014).

Se piensa que el sistema de germinación remota, está particularmente adaptado en aquellas palmas de ambientes más bien secos donde tendría un valor adaptativo. En general las palmas con germinación adyacente tienen una menor altura y diámetro, mayor número de hojas, así como una tasa de crecimiento anual significativamente mayor que las remotas (Henderson 2002).

Dispersión y depredación de los frutos de *Mauritia flexuosa*

La hipótesis Janzen-Connell plantea que la probabilidad de supervivencia de las semillas es inversamente proporcional a sus densidades. De hecho, se afirma que la alta densidad de las plántulas y semillas alrededor de los parentales, facilita

la actividad de los depredadores, herbívoros y patógenos, así como la competencia intraespecífica durante el proceso de establecimiento de las plántulas. Como consecuencia, se cree que la evolución ha favorecido el desarrollo de los mecanismos de dispersión de semillas con el fin de “escapar” localmente de la alta mortalidad de éstas alrededor de las plantas parentales (Janzen 1970, Connell 1970, Blecher y Bohnin-Gaese 2006, Paine y Beck 2007, Mari *et al.* 2008).

La palma *Mauritia flexuosa*, cuyos individuos adultos ocupan grandes extensiones en la región Amazónica, así como en el Delta del Orinoco y en los Llanos Orientales de Venezuela y Colombia, alcanza su máxima producción y caída de los frutos durante el mes de mayor pluviosidad. En los Llanos Orientales de Venezuela dicho mes corresponde al de julio (González-B. 2006c, González-B. 2009).

El papel de las aves

En las veredas del Cerrado Brasileño se analizó la relación que existía entre la producción de frutos de *M. flexuosa* con varias especies de psitácidos y otras aves del orden Passeriformes, y el potencial de éstas como consumidoras y dispersoras de los frutos y semillas de la palma (Tubelis 2009, Villalobos y Bagno 2013).

Los resultados indicaron que la especie que con mayor frecuencia consumía los frutos de *M. flexuosa* fue la guacamaya *Orthopsittaca manilatus*, la cual representó el frugívoro más importante debido a la mayor frecuencia de visitas, el mayor tiempo dedicado al consumo de los frutos, así como también el mayor tamaño de la bandada. Los autores consideraron que *O. manilata* está especializada en consumir y dispersar los frutos de *M. flexuosa* ya

que en su desplazamiento, de una palma a otra, transportaban parte del fruto con el mesocarpio parcialmente consumido y lo dejaban caer en el viaje a otras palmas fructificadas.

Las otras dos especies de psitácidos (*Ara ararauna* y *Amazona aestiva*) no consumieron con la misma frecuencia y número de veces el fruto de esta especie. *A. aestiva* presentó la particularidad de comerse parcialmente el endocarpio del fruto, lo que dejaba expuesta a la semilla al ataque de insectos (coleópteros).

Asimismo las aves Passeriformes como *Gnorimopsar chopi*, *Thraupis palmarum* y *Schistochlamys melanopsis* se consideraron frugívoros oportunistas sin efectos negativos o positivos en la palma, mientras que *Cyanocorax cristatellus* y *Caracara plancus* tuvieron un efecto negativo, porque después de consumir el mesocarpio del fruto, dispersaban las semillas en sitios poco apropiados para el establecimiento de la palma, como en carreteras adyacentes o en la vegetación tipo sabanoide del Cerrado.

Así mismo los autores destacan que *Orthopsittaca manilata* es una especie clave en el proceso de dispersión de la semilla, así como su interacción con la producción de frutos de *M. flexuosa* [la cual puede variar entre 3,29 a 9 t.ha⁻¹.año⁻¹ Urrego 1987, Barbosa *et al.* 2010)], que también son de gran importancia para el mantenimiento de la fauna silvestre de esta región de Brasil. Ambos psitácidos (*O. manilata* y *Ara ararauna*), utilizan las cavidades de la sección superior de los troncos muertos de la palma como sitios de nidificación y cría.

En relación a la especie presente en los bosques de tierras bajas, sabanas

y bosques de galería y de pantanos en América Central y del Sur, es importante destacar que sus poblaciones están disminuyendo cerca de sitios poblados debido a la pérdida de hábitat, por su consumo por los indígenas o su captura para el comercio de mascotas. *Ara ararauna* por ser un guacamayo grande tiene una baja tasa de reproducción y ésta puede estar limitada por la falta de sitios de anidación. En un palmar denso de pantano de *M. flexuosa* en el sureste del Perú Brightsmith y Bravo (2006), eliminaron experimentalmente la corona foliar de unos pocos individuos adultos de la palma, lo que fue complementado con la limpieza de la vegetación del sotobosque para evitar potenciales depredadores.

Como resultado, parejas adultas de *A. ararauna* fueron atraídas a nidificar en los troncos huecos de la sección superior del tallo. Los autores proponen un plan de manejo que permitiría incrementar a lo largo del tiempo el tamaño poblacional de esta guacamaya amenazada, que consiste en cortar cinco palmas por año a perpetuidad, lo que produciría un rodal de este tipo de palmar con 20 palmas muertas usadas por seis o más pares de guacamayas anualmente. Tal manejo podría ser llevado a cabo con una rotación de 100 años en una área de 1 a 4 hectáreas, lo que va a depender de las densidades de las palmas de *M. flexuosa*.

El papel de los mamíferos

En una investigación realizada en la Amazonia colombiana sobre el rol de los mamíferos en la dispersión y la depredación de las semillas de *M. flexuosa*, Acevedo y Zamora (2015) reportan que de un total de 19 especies, nueve se alimentaban de los frutos de las palmas y por lo tanto actuaban como depredadores, mientras que cinco dispersaban las semillas.

PRIMERA PARTE

De los dispersores, el que mostró mayor importancia relativa fue *Dasyprocta fuliginosa* (picure) con un 63,5 %, seguido por la lapa (*Cuniculus paca*) con el 23% de los frutos o semillas dispersadas, mientras que *Tayassu pecari* (pecari labio blanco), fue el principal depredador de las semillas con un consumo de 45,3% de los frutos o semillas seguido por *D. fuliginosa* y *C. paca* que consumieron el 34,6% y 6,6%, respectivamente. Las plántulas por su parte, son bastante susceptibles a ser depredadas por el cerdo (*Sus scrofa*) como por el pecarí labio blanco y por el báquiro de collar (*Pecari tajacu*).

En ese trabajo se reporta por primera vez, el rol tanto en el consumo como en la dispersión de los frutos de *M. flexuosa* aunque en un bajo porcentaje por *Atelocynus microtis* (perro de orejas cortas). El número de semillas consumidas *in situ* en el tratamiento abierto, mostró diferencias significativas con respecto al tratamiento semiabierto, lo que sugiere una mayor participación de los grandes mamíferos en este proceso. En conclusión, los frutos de *M. flexuosa* constituyen una fuente importante de alimentos para la comunidad local de mamíferos. Además, el consumo de semillas bajo el dosel de las palmas de *M. flexuosa* es proporcionalmente mayor que su dispersión. Generalmente, la presión de las especies frugívoras sobre las semillas pueden determinar las estrategias reproductivas de las plantas.

Bodmer (1990), discute los cambios en el comportamiento del tapir de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en el noreste del Perú, en cuanto a la búsqueda de frutos, cuando éste recorre un ambiente de bajos recursos en relación a la calidad de los alimentos, como es el caso de pastizales graminoides, y cuando la oferta alimentaria es de mayor

calidad (por el tamaño y contenido de lípidos y carbohidratos de los frutos). Los grandes ungulados no rumiantes como *Tapirus terrestris* consumen el forraje más abundante y de baja calidad, cuando éste comportamiento les permite reducir el esfuerzo de búsqueda (Bodmer 1990). Sin embargo, buscan parches de frutos de alta calidad, cuando éstos de gran tamaño y son ricos en nutrientes, como es el caso de los de la palma *M. flexuosa*. El tapir de tierras bajas consumió en promedio un 33% de frutos, lo cual es un valor relativamente alto. La fracción de los frutos, fue dominada por las drupas de *M. flexuosa* (Figura 9).

Los frutos de la palma *M. flexuosa* y particularmente la pulpa o mesocarpio son consumidos por la población local especialmente en la región amazónica y por la fauna silvestre en toda el área de distribución de la palma en Suramérica. El contenido de lípidos, de proteínas y de fibras dietéticas expresadas sobre la base de la materia seca, corresponden a 38,4%, 7,6% y 46% respectivamente, mientras que los niveles de carbohidratos expresado en peso fresco fue de 22,6%. El mesocarpio del fruto de la palma *M. flexuosa* se caracteriza por la presencia mayoritaria del ácido oleico, un ácido graso mono insaturado con un valor de 76% en relación al contenido total de lípidos, mientras que los niveles de tocoferol alcanzan valores muy altos en el orden de 1169 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ expresado en base seca, el cual es la principal fuente de antioxidantes como la vitamina E (Darnet *et al.* 2011).

Los frutos de *M. flexuosa* fueron seleccionados más frecuentemente por el tapir (*Tapirus terrestris*) cuando se mueve a través de un palmar de pantano de *M. flexuosa* 37% contra 5,4% que cuando lo

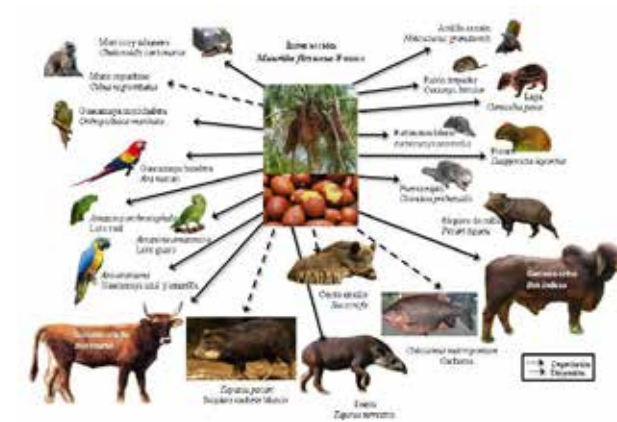


Figura 9. Se muestran algunos de los distintos componentes de la fauna que intervienen como dispersores y depredadores del fruto de *Mauritia flexuosa*. Fuente: V. González-B.

hace a lo largo los bosques sin palmas. La palma *Mauritia flexuosa* crece formando rodales prácticamente monoespecíficos y ocurre en parches más grandes que otras especies de palmas con formas arborescentes. Cuando el tapir de tierras bajas se desplaza en los palmares de pantano de *M. flexuosa* cambia su comportamiento de búsqueda, ya que la sección frontal de su cuerpo gira a ambos lados, más frecuentemente de tal forma que incrementa la tasa de encuentro con los frutos.

Hay que resaltar el rol de los tapires por su influencia en la diversidad de especies en las distintas comunidades Neotropicales, ya sea a través de la depredación de semillas, o facilitando el reclutamiento de éstas, a través de largas y cortas distancias (Bodmer 1990, Fragoso 1997, Fragoso y Huffman 2000). Este mamífero podría tener un papel único como dispersor de semillas grandes (≥ 20 mm) a largas distancia porque es capaz de depositar semillas viables, en lugares favorables como las denominadas letrinas (sitios del

bosque o cerca del borde de un curso de agua dentro de un bosque ribereño usados para defecar).

Mientras estén cubiertas por las heces, las variadas y distintas semillas, dispersados por el tapir, no son atacadas por las diferentes especies de coleópteros (p.e. Curculionidae). La semillas posteriormente, pueden ser dispersadas secundariamente por pequeños roedores (Fragoso *et al.* 2003, Barcelos *et al.* 2013). Las de mayor tamaño como la de *M. flexuosa* se caracterizan por el hecho que incluso los grandes primates sanos no las pueden dispersar (O'Farrill *et al.* 2013).

Finalmente, Johansson (2009), en un estudio realizado con los frutos y semillas de *M. flexuosa* en el Parque Nacional Manu, encontró que mientras los frutos y semillas estuvieron cubiertos por una lámina de agua o dentro del suelo, estos no fueron depredados ni por los mamíferos ni por los insectos terrestres. Al estar descubiertos sobre la superficie del suelo, diferentes



F. Mijares

PRIMERA PARTE

tipos de insectos, actuaron como los principales depredadores. Este hecho indica un cierto grado de especialización a nivel de las especies de insectos a explotar un definido recurso alimenticio.

Asimismo, los primeros que visitaron los frutos de *M. flexuosa* perforaban y consumían el epicarpio o la cubierta externa de los frutos; un segundo grupo de insectos, consumía la pulpa amarillenta del mesocarpio; mientras que el último grupo, perforaba con sus estiletes el endocarpio duro. Los resultados indican que la disposición espacial de los primeros estadios dependía para su reclutamiento tanto a nivel de plántulas como a nivel de juveniles, del escape a la depredación en mayor grado por los insectos, aunque también por los mamíferos.

Posible origen amazónico de *Mauritia flexuosa*

Se plantea como hipótesis que *Mauritia flexuosa* pudiera ser originaria de la región occidental amazónica asociada a las cuencas de los ríos Huallaga, Marañón y Ucayali. Esta hipótesis se basa en que en esta región están presentes los tres tipos de frutos de la palma, que se distinguen por el color de su exocarpio y de su mesocarpio. El denominado “chambo”, en el cual, todo el mesocarpio es rojo; el llamado “color” cuando la parte externa del mesocarpio es rojo y el resto es amarillo y el denominado “poscheco”, cuando todo el mesocarpio es de color amarillo. El primero de los citados, es vendido en la ciudad de Iquitos como frutos, el segundo lo venden como frutos y en menor proporción para preparar una bebida azucarada llamada aguajina, mientras que el poscheco, lo utilizan en todas las actividades comerciales que tengan que ver con el fruto. Los tres tipos citados también

difieren en cuanto al tamaño, forma y, dureza y sabor del mesocarpio (Rojas *et al.* 2001). La variedad o ecotipo chambo es la preferida para el consumo directo y es la que tiene el precio más alto en el mercado local (Delgado *et al.* 2007). Asimismo se ha encontrado en los albardones de los ríos cerca de Iquitos donde los indígenas y criollos construyen sus viviendas, un ecotipo espontáneo de la palma *M. flexuosa* cuyos individuos crecen en estos ambientes mejor drenados y no inundables. Entre los atributos de este ecotipo, destaca el hecho que alcanza la madurez sexual en un periodo de cinco años mientras que otro aun más destacado es que detiene el crecimiento del tronco después de la primera floración. Este último atributo permite colectar los frutos sin tener que usar escaladores o el hacha ya que su baja altura lo permite. Este ecotipo enano, no se ha encontrado en condiciones naturales y sólo en situaciones antropizadas. Presenta un tallo grueso, los entrenudos son menores de 6 cm de largo y la fructificación ocurre cuando el vástago alcanza la altura de 1 m. Dicho ecotipo no tolera el sombreado de árboles, ni las inundaciones periódicas estacionales que caracterizan la región amazónica cerca de Iquitos (Figura 10 b).

Esta variedad o ecotipo es objeto de investigación por el Instituto de Investigaciones Amazónicas en Iquitos, y está siendo sometida a un programa de mejoramiento genético. De igual forma se piensa recomendarla para el establecimiento de cultivos monoespecíficos o como un sistema mixto tanto forestal como agrícola. Hasta ahora su principal limitación se relaciona con las 18 especies de insectos “pestes” que la atacan o depredan, de los cuales la más importante es una polilla o mariposa nocturna



Figura 10. En la figura izquierda (a), se muestra la primera floración de un individuo masculino del ecotipo enano de la palma dioica *Mauritia flexuosa*, la cual ocurre a los cinco años de edad. A partir de este primer evento fenológico, el tallo detiene su crecimiento, lo que permite que los frutos de los individuos femeninos adultos de este ecotipo puedan ser colectados con facilidad. En la figura de la derecha (b), se presenta un individuo femenino del ecotipo enano. Note la baja altura del tallo. Las numerosas flores presentes en las inflorescencias femeninas son polinizadas por el transporte del polen a partir de individuos masculinos mediante la acción del viento, lo que condiciona su posterior fructificación tal como se muestra en la figura. Fotos: L. Freitas Alvarado.

Eupalamides cyparissias (Delgado y Couturier 2003). Las larvas de esta polilla dañan el pedúnculo, el raquis, las raquillas, el pecíolo y en ciertas ocasiones, el tallo de la palma de aguaje (*M. flexuosa*). La actividad de las larvas se puede reconocer exteriormente por la presencia de excrementos cerca de los túneles de alimentación y por las secreciones gomosas emitidas por la planta, como una respuesta fisiológica a la herbivoría.

Uso sustentable de sistemas agroforestales o plantaciones comerciales de *Mauritia flexuosa*

Los frutos de *Mauritia flexuosa* son cosechados en la Amazonia peruana tanto para propósitos comerciales, como para consumo por las comunidades indígenas y criollas, como frutos, en forma de bebidas y de helados. Son además la más

rica fuente natural de vitamina A que se conoce (Pacheco 2005). Los más recientes estimados indican que en Iquitos que es la ciudad más grande de la región se consumen cerca de 160 t.mes⁻¹ de frutos de la palma (Delgado *et al.* 2007). Éstos en su gran mayoría, son cosechados mediante el corte con hacha de los individuos femeninos, lo que ha causado que ya existen sectores en la región amazónica peruana, donde los rodales de *M. flexuosa* muestran una proporción entre los dos sexos de 3,48 individuos adultos masculinos por cada femenino, así como una baja densidad de adultos del sexo femenino, de 21 ind. ha⁻¹. Una clara evidencia de antiguas sobreexplotaciones (Horn *et al.* 2012).

La cosecha de los frutos trae significativos ingresos, en efectivo, para las familias rurales, las amas de casa los venden en



F. Mijares

PRIMERA PARTE



F. Mijares

las localidades urbanas y peri-urbanas de Iquitos (Padoch 1988, Manzi y Coomes 2009). El corte generalizado de esta palma, alrededor de los centros urbanos de la Amazonia del Perú, ha dado lugar a una reducción significativa en la disponibilidad de frutos de las palmas. Delgado *et al.* (2007), estimaron que al menos 24.000 palmas de *M. flexuosa* son taladas cada año para satisfacer la demanda de sus frutos.

En la Amazonia ecuatoriana Holm *et al.* (2008), utilizaron un modelo de matriz poblacional para explorar las tasas de aprovechamiento sostenible mediante el método de cosecha destructiva con hacha, estimando que para conservar las tasas de crecimiento positivas de la población, solo el 15% de los individuos femeninos adultos de *M. flexuosa* podrían ser cortados cada cinco años y que las poblaciones deben mantener por lo menos 20 individuos femeninos por hectárea.

Hay que recordar que antes de la década del 90, los frutos del aguaje eran colectados directamente en el suelo para ser consumidos *in situ* o preparados en bebidas, en los caseríos indígenas y criollos, en la cuenca del río Maraón, que dista de la ciudad de Iquitos hasta 200 km por vía fluvial. Sin embargo, a partir del año de 1991, cuando comenzó la alta demanda comercial por los frutos en la ciudad de Iquitos, los habitantes asentados en las orillas de los ríos Ucayali y Maraón, comenzaron a talar los individuos adultos y femeninos de *M. flexuosa*. Los esfuerzos de conservación se han centrado en dos comunidades de la etnia indígena Maijuna en la Amazonia peruana: Puerto Huamán y Nueva Vida. Así, mediante el trabajo voluntario coordinado por las autoridades del INPA, un grupo de investigadores norteamericanos y una ONG, ya han

concientizado a los miembros de las dos poblaciones hacia enfoques de recolección alternativos, no destructivos, mediante el uso de un sistema de escalada mediante el uso de un arnés de fácil construcción (denominado como escalador). Paralelamente, se ha incentivado a los miembros de las dos comunidades indígenas, a la implementación de sistemas agroforestales aledaños a sus viviendas, donde se planten no solamente las semillas de la variedad o ecotipo silvestre de *M. flexuosa*, sino también la variedad enana de esta especie, con otro tipo de frutales consumidos por sus habitantes.

Es importante destacar además que los miembros de la etnia Maijuna, utilizan la cacería de subsistencia sobre la base de 20 especies diferentes de animales (13 especies de mamíferos, 6 de aves y 1 de reptil). Todas, son consumidos y un poco más de la mitad (55%) la venden como carne de caza, lo que constituye la fuente principal de sus ingresos (Endress *et al.* 2013). Los componentes de la fauna silvestre citada tienen como hábitats dos tipos de comunidades, un palmar alto denso de pantano y un bosque alto denso siempreverde, aunque rico en especies, donde el estrato arbóreo superior está dominado por individuos de gran altura de *M. flexuosa*.

En ambas comunidades, los animales consumen, depredan y dispersan, los frutos de la palma. En la Amazonia peruana ya se ha comenzado a establecer plantaciones comerciales de *M. flexuosa*. Para el 2007 ya existían dos plantaciones privadas en Perú, una en la ciudad de Pucallpa en la región de Ucayali y otra en la ciudad de Iquitos en la región de Loreto. En estas, la producción entre fue 15 y 25 t.ha⁻¹ con una distancia de siembra que varía entre 6,7 x 6,7 m a 8 x 8 m. (Penn 1999, Villachica *et al.* 1996, Flores 1997).

El Instituto de Investigaciones amazónicas del Perú-IIAP (2010), preparó un manual para el cultivo del aguaje, (*M. flexuosa*) donde destacan el manejo de los frutos y las semillas, la conformación de camas almacigueras, su posterior pase a bolsas plásticas y la conformación de tinglados (sistema rústico de proveer sombra a las plántulas en crecimiento).

Ya a los cuatro a cinco meses, las plántulas o juveniles han alcanzado entre 25 a 30 cm y poseen de dos a tres hojas. De acuerdo al manual, para establecer una plantación de *M. flexuosa*, no es necesario hacerlo en ambientes mal drenados inundados, ya que esta palma tolera áreas bien drenadas y suelos que varían desde arenosos, con abundante materia orgánica, hasta suelos arcillosos con un drenaje moderado.

El IIAP recomienda una distancia de siembra entre 10 a 12 m, y un sistema en triángulo (300 plantas por hectárea) con la finalidad de conseguir un buen número de plantas femeninas en la plantación. Las plantas de sexo masculino deben ser raleadas para dejar una proporción de 1 masculina por cada 10 femeninas. Se sugiere conformar asociaciones con especies anuales de interés comercial hasta los dos o tres primeros años.

Después de aprovechar los frutos y las semillas anuales, sugieren la siembra de una leguminosa forrajera que enriquezca el suelo con nitrógeno y evite el crecimiento de malezas como es el caso de *Centrosema macrocarpum*. Recomendamos limpiar alrededor de la palma cada tres meses y ya al tercer año de siembra, los individuos de *M. flexuosa* comienzan a crecer a una tasa más rápida. Adicionalmente, sugieren eliminar las hojas secas que quedan colgadas en las palmas y acumularlas en la base del tallo

de la palma como abono orgánico. Ya en el IIAP existe un listado de insectos que atacan a la palma pero no hay ninguna experiencia en otros países. La producción anual de los frutos incrementa con la edad y altura de la palma.

También en Perú hay experiencias con sistemas agroforestales en las cuales los juveniles de *M. flexuosa* se siembran cada 12 m y en el medio de ambas se establecen palmas de copa pequeñas como *Oenocarpus bataua*, *Euterpe precatoria*, o árboles frutales como *Garcinia macrophylla*. Cuando se asocia con estas especies, recomiendan utilizar un espaciamiento de 15 x 15 o 20 x 20 m. También se está experimentando en sistemas agroforestales con el ecotipo enano de *Mauritia flexuosa* el cual es bastante susceptible al ataque de insectos y no tolera sombra (Delgado y Couturier 2003) (Figura 10).

Relación con los pueblos y ciudades vecinas: usos festivos

Todos los años en el segundo domingo de octubre, las calles, plazas y aceras de la ciudad de Belem en Brasil, se adornan con animales de colores fantásticos hechos con las fibras de las hojas tipo lanza de la palma *M. flexuosa* para la celebración religiosa denominada Cirio de Nazaré, una de las fiestas religiosas más famosas de Brasil. En ésta, los vendedores locales desfilan por las calles con grandes cruces de las que cuelgan muchísimos juguetes hechos de la palma. En el año 2006 se vendieron unos 36.000 de más de 90 tipos diferentes, que generaron una ganancia de más de 520.000 USD (Figura 11).

Atributos ecofisiológicos de *Mauritia flexuosa*

Como ya se ha considerado en otras secciones del presente documento,

PRIMERA PARTE



Figura 11. Juguets hechos por los artesanos de la ciudad de Abaetetuba, de las fibras extraídas de las hojas tipo lanza de *Mauritia flexuosa* y comercializados en Belém do Para durante las fiestas en honor del Cirio de Nazaret. Fuente: Tomado de Folha de Abaetetuba.

Mauritia flexuosa es una especie de relativo rápido crecimiento y se considera que por su arquitectura y forma de crecimiento, que no tolera condiciones de sombra. Es importante destacar que durante la fase de plántula, ésta puede ser relativamente tolerante a la sombra, principalmente porque independientemente de la luz, este estadio depende del transporte de aminoácidos y carbohidratos solubles que se transfieren del endosperma del fruto a la plántula.

Una vez que la plántula pasa a la etapa de juvenil, y aún más en las subsiguientes, de subadulto y adulto, los individuos son estrictamente intolerantes a la sombra (Kahn 1986, González-B. 1987, Kahn y Granville 1992, Salm *et al.* 2005, Svenning 1999).

La interacción competitiva interespecífica por el recurso luz condiciona, que los individuos provenientes del reclutamiento de una misma cohorte de juveniles asociados a la conformación de claros relativamente grandes por eventos de perturbaciones

naturales o antrópicas, tengan alturas similares. Esta condición es fácilmente visible en las fotos aéreas convencionales de vuelos a baja altura.

En la figura 12 se muestran los valores obtenidos a partir de curvas de luz efectuadas a tres individuos subadultos de la palma *M. flexuosa* en una localidad del estado Monagas cercana a la localidad Punta de Mata, Venezuela (Urich y Coronel 2007). Se puede observar en primera instancia que en todas las medidas la tasa de fijación de CO_2 tiende a saturarse a valores que varían entre 500 a 800 $\mu\text{mol de fotones.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, los cuales corresponden a valores de saturación típicos de plantas sucesionalmente tempranas y de especies con marcado carácter heliófilo.

Los individuos adultos de *Mauritia flexuosa*, que puede alcanzar de 35 a 40 m de altura presentan tasas de fotosíntesis que varían entre 9,63 a 11,48 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Tabla 1). Estos valores son comparables con los obtenidos en individuos arbóreos neotropicales sucesionalmente tempranos como: *Cecropia longipes* 12,4 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, *Didymopanax morototoni* 14,5, *Luehea seemannii* 10,43, *Pseudobombax septenatum* 13,1, *Cedrela odorata* 10,1, *Cordia alliodora* 12,12 e *Hyeronima alchorneoides* 8,07 (Urich y Coronel 2007, Mielke *et al.* 2005). En cuanto a las tasas de respiración mitocondrial (respiración en la oscuridad) los valores registrados (Tabla 1) están en el orden de magnitud de los reportados para plantas también sucesionalmente tempranas. Por ejemplo, en algunos casos se obtuvieron valores de 1,46 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, como el reportado para la localidad prístina.

Con respecto a la tabla 2 (Urich y Coronel 2006), los autores resaltan las medidas

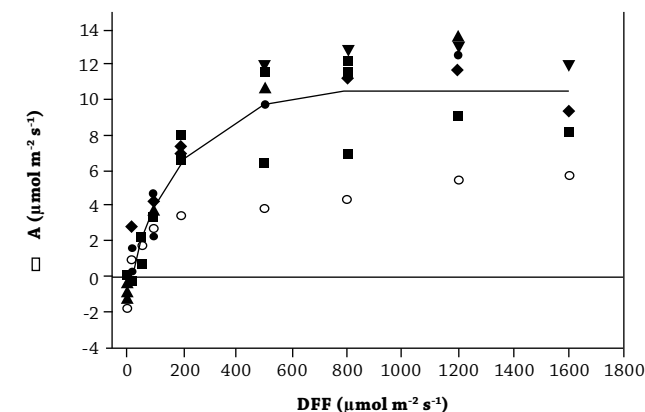


Figura 12. Curva que muestra la respuesta a los incrementos progresivos de la luz de la tasa de fijación del CO_2 la cual se satura a altos niveles de luz entre 500 a 800 $\mu\text{mol de fotones.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, lo que indica que la palma *Mauritia flexuosa* es una especie típicamente heliófila. Fuente: Urich y Coronel (2007).

Tabla 1. Mediciones de la tasa de fotosíntesis a densidad de flujo de fotones saturante $A_{\text{DFF sat}}$, eficiencia cuántica Φ_{CO_2} , respiración R_d y punto de compensación de luz. Letras diferentes en cada columnas, indican diferencias significativas obtenidas con ANOVA de una vía, $P < 0,05$. Basado en Urich y Coronel (2007).

Localidades	$A_{\text{DFF sat}}$ ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Φ_{CO_2} ($\text{mol CO}_2 \text{ cuanto}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Γ_{luz} ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
Muscar	$11,04 \pm 1,25 \text{ a}$	$0,06 \pm 0,003 \text{ a}$	$-0,68 \pm 0,20 \text{ b}$	$11,48 \pm 3,42 \text{ b}$
Muc 21	$9,70 \pm 0,65 \text{ a}$	$0,05 \pm 0,002 \text{ a}$	$-0,76 \pm 0,06 \text{ b}$	$15,33 \pm 1,05 \text{ b}$
Prístina	$9,63 \pm 0,89 \text{ a}$	$0,05 \pm 0,007 \text{ a}$	$-1,46 \pm 0,27 \text{ a}$	$31,90 \pm 6,60 \text{ a}$

hechas en Morichal Pozo Hondo que aparentemente sugieren que la disminución en la tasa de fotosíntesis observada a las horas del mediodía, en comparación con tasa medida a las 9 am del mismo día, pueda deberse a que el aparato fotoquímico se encuentre foto inhibido, ya que las diferencias entre las tasas de transpiración ($3,31$ a $2,96 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) y de conductancia (G_s ; 198 a $146 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), no justifican la caída tan marcada de la

fotosíntesis de $11,48$ a $3,68 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en el mismo intervalo de tiempo. También se observa, un incremento en la concentración interna de CO_2 , indicando que el aparato fotoquímico pudiera estar presentando un cierto grado de foto inhibición (Long y Humphries 1994) (Tabla 2).

Otro aspecto que resalta en este tipo de respuesta, es la disminución en la eficiencia del uso del agua (A/E), la cual



PRIMERA PARTE



F. Mijares

Tabla 2. Mediciones en la especie arbórea *Mauritia flexuosa* (realizadas entre las 9 a.m. – 12 a.m.), tasa de fotosíntesis **A**, transpiración **E**, conductividad estomática **Gs**, concentración de CO₂ en los espacios intercelulares de la hoja **Ci**, eficiencia instantánea en el uso del agua **A/E**, y potencial hídrico **Ψ**. Letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas obtenidas con ANOVA de una vía, P < 0,05. (Urich y Coronel 2006).

Localidades	Hora del día	A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Ci ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	A/E ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	Ψ (-MPa)
Morichal Pozo Hondo	09:00 a.m.	11,48 a	3,31 b	198 bc	155 c	3,85 a	0,43 a
Cubeta de San José	09:00 a.m.	11,33 a	4,92 a	390 a	213 a	2,34 b	-
Cabecera de Morichal Maparito	09:00 a.m.	8,33 b	4,48 a	214 bc	208 ab	2,04 b	0,52 a
Línea I Morichal Maparito	09:00 a.m.	8,77 b	2,94 b	111 c	153 c	3,13 a	0,51 a
Morichal Pozo Hondo	12:00 a.m.	3,68 b	2,96 b	146 a	200 a	1,89 a	0,88 b

se explica en parte por la reducción en las tasas de conductancia estomática, la cual reduce la pérdida de agua por transpiración. Sin embargo como se mencionó con anterioridad, el incremento en la concentración interna de CO₂ sugiere que la disminución en la tasa de fotosíntesis pueda deberse en parte a un fenómeno de foto inhibición y, por lo tanto, afectar también los valores en la eficiencia de uso de agua (Tabla 2).

Consideraciones finales

1. *Mauritia flexuosa* es la palma que tiene la más amplia distribución en el continente suramericano y está presente tanto en la cuenca del río Orinoco como en la del Amazonas. En esta última, sólo en el Perú, ocupa entre seis a ocho millones de hectáreas, de las cuales 2,5 millones, constituyen palmares de pantano predominantemente monoespecíficos.
2. *Mauritia flexuosa* forma parte de las 227 especies arbóreas hiperdominantes, de las 16.000 presentes en la cuenca amazónica, lo que significa que sólo el 0,4% de éstas representan la mitad de todos los árboles.
3. Se plantea como hipótesis que *Mauritia flexuosa* pudiera haberse originado en la cuenca del Pastaza-Marañón en la Amazonia peruana. En esta región, existen tres ecotipos relacionados con el color del mesocarpio del fruto y un cuarto, asociado a una forma enana de la palma. En esta, su primer evento de floración ocurre a los cinco años, cuando el tallo alcanza una altura no mayor de un metro y detiene su crecimiento.
4. Sin embargo, el ecotipo enano es muy susceptible al ataque de insectos y no tolera sombra. En la actualidad está siendo sometido a un programa de mejoramiento genético y a plantaciones experimentales, incorporándolo a sistemas agroforestales.
5. La revisión y comparación de las tasas de fotosíntesis en palmas arborescentes y especies arbóreas de las dicotiledóneas tropicales de rápido crecimiento, indican que las tasas máximas de fotosíntesis A_{max} medidas en la palma *Mauritia flexuosa* corresponden a una típica palma arborescente heliófila, intolerante a la sombra y de relativo rápido crecimiento.
6. Los estudios recientes realizados en la germinación de los frutos y semillas de *M. flexuosa*, indican que la semilla presenta el síndrome de la recalcitrancia y de la latencia, ambos de valor adaptivos ya que la latencia evitaría que los frutos y las semillas germinaran en sitios no adecuados, mientras que la recalcitrancia sólo permitiría su germinación y establecimiento donde el sustrato se encuentre saturado de humedad.
7. *Mauritia flexuosa* se considera como una especie clave por la dependencia alimentaria de sus frutos, de un conjunto de muchas especies de mamíferos, aves y reptiles, así como también de peces como *Colossoma macropomum* y *Piaractus brachipomus* que actúan como consumidores de los frutos de esta especie.
8. Las poblaciones de *Mauritia flexuosa* ha experimentado contracciones en cuanto a sus áreas de distribución, durante la época del Pleistoceno, particularmente en la región no amazónica de Suramérica. Se plantea entonces un escenario de refugios en la cuenca amazónica durante el Último Máximo Glacial el cual ocurrió aproximadamente hace 20.000 años.

PRIMERA PARTE



F. Mijares

9. En relación con la interacción de la palma *M. flexuosa* con las comunidades indígenas y criollas, es necesario dirigir parte de los esfuerzos al desarrollo de planes de manejo sustentable (usos múltiples) de los palmares de esta especie, lo que permitiría satisfacer las múltiples necesidades socio-culturales y económicas de estos grupos sociales.
10. Por último, entre los servicios ecosistémicos asociados a los palmares de pantano de *M. flexuosa*, destaca su alta capacidad de secuestrar el carbono atmosférico retenido en extensos depósitos de turba. Como ejemplos de estos se pueden citar la subregión del Delta Inferior del Orinoco y la Amazonia peruana.



Figura 13. En primer plano destaca un derrame de petróleo ocurrido en el 2015 en la cuenca subsidente de los ríos Pastaza-Marañón. Note a la izquierda de la foto un grupo de individuos de la palma *Mauritia flexuosa* los cuales se distinguen por el conjunto de hojas senescentes que cuelgan de la sección superior del tallo de la palma. Después del derrame, el gobierno de Perú creó un fondo de 50 millones de soles para contrarrestar y remediar los efectos del derrame. Fuente: Archivo del Diario El Comercio (2015).

11. A pesar de la importancia del sistema ecológico constituido por un subsistema terrestre conformado por un palmar denso de pantano de *M. flexuosa* con el lotico vecino, se anuncian nuevas intervenciones que pudieran impactar ambos subsistemas. Por ejemplo una nueva carretera asfaltada de 188 km que comienza en el poblado del Estrecho en la frontera de Perú con Colombia, al norte que la unirá con Iquitos. Asimismo, se tiene planificada una vía férrea de 400 km que empalmará la ciudad de Yurimaguas con Iquitos (capital del departamento de Loreto, ubicado totalmente en la Amazonia peruana). Parte de esta región es cruzada por un oleoducto petrolero construido en 1974 el cual ya ha tenido varios derrames en los últimos años, que han afectado la importante biodiversidad de la región Amazónica (Figura 13). Por tanto debido al considerable incremento demográfico que se espera las próximas décadas, habrá que tomar medidas que permitan preservar la extraordinaria riqueza de especies de la región amazónica.

Bibliografía

- Acevedo-Quintero, J. F. y J. G. Zamora-Abrego. 2015. Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical* 64 (1): 5-15.
- Anderson, A. B. 1981. White sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 199-210.
- Asmussen, C. B., J. Dransfield y V. Deickmann. 2006. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 15-38.
- Balslev, H., F. Kahn, B. Millán, J. C. Svenning, T. Kristiansen, F. Borchsenius y W. L. Eiserhardt. 2011. Species diversity and growth forms in tropical American palm communities. *The Botanical Review* 77 (4): 381-425.
- Barbosa, R. I., A. D. Lima y D. M. Mourão Jr. 2010. Biometría de frutos do buriti (*Mauritia flexuosa* L. f.- Arecaceae): Produção de polpa e óleo em uma área de sabana em Roraima. *Amazônia: Ciência e Desenvolvimento* 5: 71-85.
- Barcelos, A. R., P. E. D. Bobrowiec, T. M. Sanalotti y R. Gribel. 2013. Seed germination from lowland tapir (*Tapirus terrestris*) fecal samples collected during the dry season in the northern Brazilian Amazon. *Integrative Zoology* 8: 62-71.
- Baskin, C. C. y J. M. Baskin. 2014. Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press 2 edition. London. United Kingdom. 1600 pp.
- Beck, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *Journal of Mammalogy* 87: 519-530.
- Beck, H. 2007. Synergistic impacts of ungulates and falling palm fronds on saplings in the Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 23: 599-602.
- Blecher, B. y K. Bohnin-Gaese. 2006. The role of birds in seed dispersal and its consequences for forest ecosystems. *Acta Zoologica Sinica* 52: 116-119.
- Bodmer, R. E. 1990. Fruit patch size and frugivory in the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *Journal of Zoology* 222: 121-8.
- Bohórquez, J. A. 1976. Monografía sobre *Mauritia flexuosa* L.f. En: Simposio internacional sobre plantas de interés económico de la flora amazónica. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura IICA San Isidro de Coronado, San José. Costa Rica 93: 223-248.
- Brightsmith, D. y A. Bravo. 2006. Ecology and management of nesting blue-and-yellow macaws (*Ara ararauna*) in *Mauritia* palm swamps. *Biodiversity & Conservation* 15 (13): 4271-4287.
- Carrera, L. 2000. Aguaje (*Mauritia flexuosa*) a promising crop of the Peruvian Amazon. *Acta Horticulturae* 531: 229-235.
- Carvalho, P. G. S. 1991. As Veredas e sua importância no domínio dos cerrados. *In-forme Agropecuário* 168: 47-54.
- Connell, J. H. 1970. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-312. En: Den Boer P. J. y G. R. Gradwell (Eds.), *Dynamics of Population*. Pudoc Wageningen, The Netherlands.
- Couvreur, T. L. y W. J. Baker. 2013. Tropical rain forest evolution: palms as a model group. *BMC Biology* 11: 48.
- Darnet, S. H., L. H. Meller da Silva, A. M. da Cruz R. y R. Telles L. 2011. Nutritional composition, fatty acid and tocopherol contents of buriti (*Mauritia flexuosa*) and patawa (*Oenocarpus bataua*) fruit pulp from the amazon region. *Ciência e Tecnologia de Alimentos* 31 (2): 488-491.
- de Granville, J. J. 1974. Aperçu sur la structure des pneumatophores de deux espèces des sols hydromorphes en Guyane *Mauritia flexuosa* L. et *Euterpe oleracea* Max-t. (Palmae). Généralisation au système respiratoire racinaire d'autres palmiers. *Cahiers ORSTOM Série Biologie* XII: 23-34.
- de Lima, N. E., M. S. Lima-Ribeiro, C. F. Tinoco, L. C. Terribile y R. G. Collevati. 2014. Phylogeography and ecological niche modelling, coupled with the fossil pollen record, unravel the demographic history of a Neotropical swamp palm through the Quaternary. *Journal of Biogeography*. doi: 10.1111/jbi.1269.
- Delgado, C., y G. Couturier. 2003. Relationship between *Mauritia flexuosa* and *Eupalmides cyparissias* in the Peruvian Amazon. *Palms* 47 (2): 104-106.
- Delgado, C., G. Couturier y K. Mejia. 2007. *Mauritia flexuosa* (Arecaceae: Calamoidae), an Amazonian palm with cultivation purposes in Peru. *Fruits* 62 (3): 157-169.
- Dransfield, J., N. W. Uhl, C. B. Asmussen, W. J. Baker, M. M. Harley y C. E. Lewis. 2008. *Genera Palmarum*. Richmond, UK: Royal Botanic Gardens, Kew. International

PRIMERA PARTE



F. Mijares

- Palm Society. San Diego, California. 732 pp.
- Draper, F. C., K. H. Roucoux, I. T. Lawson, E. T. Mitchard, E. N. H. Coronado, L. Outi y T. R. Baker. 2014. The distribution and amount of carbon in the largest peatland complex in Amazonia. *Environmental Research Letters* 9 (12): 124017. doi:10.1088/1748-9326/9/12/124017.
 - Eiserhardt, W. L., J. C. Svenning, W. D. Kissling y H. Balslev. 2011. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany* 108 (8): 1391-1416.
 - Endress, B. A., C. M. Horn y M. P. Gilmore. 2013. *Mauritia flexuosa* palm swamps: Composition, structure and implications for conservation and management. *Forest Ecology and Management* 302: 346-353.
 - Ervick, F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palm *Mauritia flexuosa* (Calamoideae) and *Aphandra natalia* (Phytelephantoideae). Pp. 7-12. En: Barthlott, W., C. M. Naumann, K. Schmidt L. y K. L. Schuchmann (Eds.), *Animal-plant interactions in tropical environments*. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany.
 - Federman, S., C. Hyseni, W. Clement, M. P. Oatham y A. Caccone. 2014. Habitat fragmentation and the genetic structure of the Amazonian palm *Mauritia flexuosa* Lf (Arecaceae) on the island of Trinidad. *Conservation genetics* 15 (2): 355-362.
 - Flores, P. S. 1997. Cultivo de frutales nativos amazónicos. Tratado de Cooperación Amazónica. Lima. 307 pp.
 - Fragoso, J. M. V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85: 519-29.
 - Fragoso, J. M. y J. M. Huffman. 2000. Seed dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafaunal element in Amazonia, the tapir. *Journal of Tropical Ecology* 16 (3): 369-385.
 - Fragoso, J. M. V., K. M. Silvius y J. A. Correa. 2003. Long distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84: 1998-2006.
 - González-B., V. 1986. Ecosistema morichal en bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Cari y Pao (Edo. Anzoátegui). Convenio UCV-MENEVEN. Tomo IV Ecosistema Morichal. UCV-Facultad de Ciencias. Instituto de Zoología Tropical. Caracas. 110 pp.
 - González-B., V. 1987. Los morichales de los Llanos Orientales un enfoque ecológico. Ediciones Corpoven. Caracas. 56 pp.
 - González-B., V. 1999. La vegetación del delta del Orinoco. Entre los caños Manamo y Macareo. PDVSA. Proyecto DAO. 212 p. con 4 mapas de la vegetación a escala 1:100.000. Caracas.
 - González-B., V. 2004. La vegetación y sus interrelaciones con el ambiente geomorfológico y edáfico de las cuencas de los ríos Limo y Cicapro en los Llanos Orientales de Venezuela. Funindes-Ameriven. Caracas. 62 pp.
 - González-B., V. 2006a. Proyecto Ven /99/ G31 conservación y uso sustentable de la diversidad biológica en la Reserva de Biosfera y los Humedales del Delta del Orinoco "Evaluación Ecológica Rápida Componente: Vegetación. PNUD- Ambioconsult. Caracas. 439 pp.
 - González-B., V. 2006b. Manejo de las comunidades de *Mauritia flexuosa* afectadas por el mantenimiento periódico de las líneas I, II y III a 765 kW Guri.- Malena en el Estado Bolívar. CVG EDELCA. Caracas. 130 pp.
 - González-B., V. 2006c. Floración y Producción de frutos de la palma *Mauritia flexuosa* en los Llanos Orientales de Venezuela Funindes-Ameriven. Caracas. 68 pp.
 - González-B., V. 2009. Estructura, funcionamiento y dinámica de los morichales de los Llanos Orientales de Venezuela INTEVEP, PDVSA. Los Teques. 112 pp.
 - González-B., V. 2010. Caracterización cuantitativa de distintos morichales (subsistema terrestre) a lo largo de la carretera entre Villavicencio - Puerto Gaitán y sus alrededores. Presentación y discusión de los resultados por los participantes. Curso Internacional de Conocimiento, Manejo y Conservación de Ecosistemas de Morichal. UNILLANOS. Villavicencio, octubre 25 a noviembre 6 de 2010.
 - González-B., V. 2011. Los bosques del delta del Orinoco. Pp. 197-240. En: Aymard, D. A. (Ed.), *Bosques de Venezuela: un homenaje a Jean Pierre Veillon*. BioLlania. Edición especial No. 10. Guanare, Estado Portuguesa, Venezuela.
 - González-B., V. y 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. Pp. 124-147 En: Lasso, C., A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz-Pulido, G. Corzo y A. Machado-Allison (Eds.), *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: II Areas prioritarias para la conservación y uso sostenible*. 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.
 - González-B., V. 2013. I. Morfología y estructura de las palmas. Pp. 37-52. En: Lasso, C. A., A. Rial y González-B., V. 2013. (Eds.), VII. *Morichales y Canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia- Venezuela. Parte I. Serie Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
 - González C., A. y G. M. Torres R. 2010. Manual cultivo de aguaje. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana - IIAP. Iquitos, Perú. 38 pp.
 - Goulding, M. y N. Smith. 2007. Palms sentinels for Amazon conservation. Amazon Conservation Association (ACA). 355 pp.
 - Govaerts, R. y J. Dransfield. 2005. World checklist of palms. Royal Botanic Gardens. Kew, UK. 233 pp.
 - Grubb, P. J., R. V. Jackson, I. M. Barberis. 2008. Monocot leaves are, eaten less than dicot leaves in tropical lowland rain forests: correlations with toughness and leaf presentation. *Annals of Botany* 101 (9): 1379-1389.
 - Guimarães, A. J. M., G. Monteiro de Araujo y G. Fernandes C. 2002. Estrutura fitossociológica em área natural e antropizada de uma vereda em Uberlândia, MG. *Acta Botanica Brasílica* 16 (3): 317-329.
 - Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of Palm. The New York Botanical Garden Press. 259 pp.
 - Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press. 363 pp.
 - Holm, J. A., C. J. Miller y W. P. Cropper. 2008. Population dynamics of the dioecious Amazonian palm *Mauritia flexuosa*: simulation analysis of sustainable harvesting. *Biotropica* 40 (5): 550-558.
 - Horn, C. M., M. P. Gilmore y B. A. Endress. 2012. Ecological and socio economic factors influencing aguaje (*Mauritia flexuosa*) resource management in two indigenous communities in the Peruvian Amazon. *Forest ecology and Management* 267: 93-103.
 - Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104 (940): 501-528.
 - Johansson, B. 2009. Stay below water! - a strategy to avoid seed predators - seed survival and germination of *Mauritia flexuosa* in southeastern Peru. Department of Physics, Chemistry and Biology. Master Thesis. Linköpings Universitet, Sweden. 31 pp.
 - Kahn, F. 1986. Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. *Biotropica* 18: 214-218.
 - Kahn, F. y J. J. de Granville. 1992. Palms in forest ecosystems of Amazonia. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokio. 226 pp.
 - Khorsand R., R. y S. Koptur. 2013. New findings on the pollination biology of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) in Roraima, Brazil: Linking dioecy, wind, and habitat. *American Journal of Botany* 100 (3): 613-621.
 - Lähteenoja, O., Y. R. Reátegui, M. Räsänen, D. D. C. Torres, M. Oinonen y S. Page. 2012. The large Amazonian peatland carbon sink

PRIMERA PARTE



F. Mijares

- in the subsiding Pastaza Marañón foreland basin, Peru. *Global Change Biology* 18 (1): 164-178.
- Long, S. P. y S. Humphries. 1994. Photo-inhibition of photosynthesis in Nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 4 (45): 633-662.
 - Manzi, M. y O. T. Coomes. 2009. Managing Amazonian palms for community use: a case of aguaje palm (*Mauritia flexuosa*) in Peru. *Forest Ecology and Management* 57: 510-517.
 - Mari, L. R., M. Casagrandi, M. Gatto, T. Avgar y R. Nathan. 2008. Movement strategies of seed predators as determinants of plant recruitment patterns. *The American Naturalist* 172: 694-711.
 - Mielke, M. S., A.-A. Furtado de A. y F. Pinto G. 2005. Photosynthetic traits of five Neotropical rainforest tree species: interactions between light response curves and leaf-to-air vapour pressure deficit. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48 (5): 815-824.
 - O'Farrill, G., M. Galetti y A. Campos Arceiz. 2013. Frugivory and seed dispersal by tapirs: an insight on their ecological role. *Integrative Zoology* 8 (1): 4-17.
 - Pacheco, S. M. L. 2005. Nutritional and ecological aspects of buriti or aguaje (*Mauritia flexuosa* Linnaeus filius) A carotene rich palm fruits from Latin America. *Ecology of Food and Nutrition* 44: 345-358.
 - Padoch, C. 1988. Aguaje (*Mauritia flexuosa* L.f.) in the economy of Iquitos, Peru. *Advances in Economic Botany* 6: 214-224.
 - Page, S., J. Neil R. y C. Banks. 2011. Global and regional importance of the tropical peatland carbon pool. *Global Change Biology* 17 (2): 798 - 818.
 - Paine, C. E. T. y H. Beck. 2007. Seed predation by Neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology* 88 (12): 3076-3087.
 - Penn, J. W. 1999. The aguaje palm (*Mauritia flexuosa* L.f.): Examining its role as an agroforestry species in a community conservation project. M.A. Thesis. University of Florida. 105 pp.
 - Pintaud, J. C., G. Galeano, H. Balslev, R. Bernal, F. Borchsenius, E. Ferreira y L. Noblick. 2008. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. *Revista Peruana de Biología* 15: 7-30.
 - Ponce, M. E., J. Brandín, V. González-B. y M. A. Ponce. 1996. Causas de mortalidad en plántulas de *Mauritia flexuosa* L. f. (palma moriche) en los Llanos Centro Orientales de Venezuela. *Ecotropicos* 9 (1): 33 -38.
 - Ponce, M. E., J. Brandín, M. A. Ponce y V. González-B. 1999. Germinación y establecimiento de plántulas de *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) en los Llanos Sur-Orientales del Estado Guárico, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 22 (1): 167-183.
 - Rojas R., R., G. Ruiz P., P. Ramírez M. 2001. Comercialización de masa y fruto verde de aguaje (*Mauritia flexuosa* L.f.) en Iquitos (Perú). *Folia Amazónica* 12 (1-2): 15-38.
 - Rull, V. y E. Montoya. 2014. *Mauritia flexuosa* palm swamp communities: natural or human-made? A palynological study of the Gran Sabana region (northern South America) within a Neotropical context. *Quaternary Science Reviews* 99: 17-33.
 - Salm, R. E. Jalles-Filho y C. Schuck-Paim. 2005. A model for the importance of large arborescent palms in the dynamics of seasonally-dry Amazonian forests. *Biota Neotropica* 5 (2): 1-6.
 - Sander, N. L. 2014. Estrutura, composição florística e etnobiologia de um buritizal na fronteira biológica Amazônia-Cerrado. Dissertação apresentada a Universidade do Estado de Mato Grosso, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais para obtenção do título de Mestre. Cáceres. Mato Grosso, Brasil. 83 pp.
 - Rieley, J y S. Page. 2016. Tropical peatland of the world. Chapter 1. Pp. 3 -32. En: Osaki, M. y N. Tsuji (Eds.), *Tropical Peatland Ecosystems*. Springer. New York. USA.
 - Röser M, A. T. Johnson y L. Hanson. 1997. Nuclear DNA amounts in palms (Arecaceae). *Acta Botanica* 110: 79-89.
 - Salazar, A. y J. Roessl. 1977. Estudio de la potencialidad industrial del aguaje. Proyecto ITINTEC n. 3102 UNA-IIA. Lima, Perú. 154 pp.
 - Seleguini, A., Y. M. Vargas C., E. R. Barboza de Souza, M. L. Martins, A. P. Márquez B., A. Leite F. 2012. Superação de dormência em sementes de buriti por meio da escarificação mecânica e embebição. *Revista Agro@mbiente on-line* 6 (3): 235-241. doi: <http://dx.doi.org/10.18227/1982-8470ragro.v6i3.755>.
 - Silva, R. S., L. M. Ribeiro, M. O. Mercadante-Simões, Y. R. F. Nunes, P. S. N. Lopes. 2014. Seed structure and germination in buriti (*Mauritia flexuosa*), the Swamp palm. *Flora, Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209 (11): 674- 685.
 - Storti, E. F. 1993. Biología floral de *Mauritia flexuosa* Lin. fil. na região de Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazonica* 23: 371-381.
 - Strahler, A. N. 1958. Dimensional analysis applied to fluvial eroded landforms. *Geological Society of America Bulletin* 69: 279-300.
 - Svenning, J. C. 1999. Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuni National Park, Amazonian Ecuador: are large tree-fall gaps important? *Journal of Tropical Ecology* 15: 355-366.
 - ter Steege, H., N. C. Pitman, D. Sabatier. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342: 1243092. doi:10.1126/science.1243092
 - Terán, F. A., R. Duno de S. 1988. Caracterización fisionómica y florística de los morichales de la cuenca del río Yuruani. Trabajo especial de Grado, Universidad Central de Venezuela. 192 pp.
 - Tomlinson, P. B. 1990. The Structural biology of palms. New York: Oxford University Press. 490 pp.
 - Tomlinson, P. B. 2006. The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 5-14.
 - Tubelis, D. P. 2009. Veredas and their use by birds in the Cerrado, South America: a review. *Biota Neotropica* 9 (3): 363-374.
 - Urich, R y I. Coronel. 2006. Atributos Eco-fisiológicos de la palma *Mauritia flexuosa* y las especies leñosas de mayor abundancia relativa de las sabanas de *Trachypogon*. Pp: 51-65. En: González-B., V. (Ed.), *Manejo de las comunidades de Mauritia flexuosa afectadas por el mantenimiento periódico de las líneas I, II y III a 765 kW Guri- Malena en el Estado Bolívar*. CVG EDELCA. Caracas.
 - Urich, R. y I. Coronel. 2007. Evaluación fisiológica de la palma moriche (*Mauritia flexuosa* L. f.) y de otras especies asociadas a Humedales afectados por derrame de crudo ubicado en las sabanas nororientales del Edo. Monagas. 1 - 32. UCV- INTEVEP.
 - Urrego, L. E. 1987. Estudio preliminar de la fenología de la canangucha (*Mauritia flexuosa* L.f.). *Colombia Amazonica* 2: 57-81.
 - van der Hammen, T. y M. L. Absy. 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 109: 247-261.
 - Villachica, H., A. Alem R., M. Winograd, A. Farrow, J. Eade, R. Koolen y H. Saldoval. 1996. Frutales y hortalizas promisorios de la Amazonia (No. IICA F01-72). TCA. FAO. PNUD. PNUMA. IICA. 367 pp.
 - Villalobos, M. P. y M. A. Bagno. 2013. Avian frugivores feeding on *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) fruits in Central Brazil 2002. *Revista Brasileira de Ornitologia* 20 (1): 26-29.
 - Wantzen, K. M, A. Siqueira, C. N. da Cunha, M. D. F. P. de SA. 2006. Stream-valley systems of the Brazilian Cerrado: impact assessment and conservation scheme. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16: 713-732.
 - Zea, E. 1997. Demografía de *Mauritia flexuosa* en una sabana mal drenada de la Orinoquia Colombiana y su aplicación en la evaluación de alternativas de manejo. Tesis Pregrado. Carrera de Biología. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia. 185 pp.



3. PALMAS (ARECACEAE) DE LOS MORICHALES DE VENEZUELA: COMPOSICIÓN, DISTRIBUCIÓN Y USO

Francisco Delascio-Chitty

Resumen

Se presenta una lista de las palmas (Arecaceae) asociadas a los morichales (*Mauritia flexuosa*) dentro de la ecorregión de los Llanos venezolanos, así como de ciertos sectores del Escudo Guayanés y del estado Delta Amacuro (delta del Orinoco). Se registran 10 géneros y 15 especies, donde el género dominante es *Bactris* con cuatro especies. Igualmente se incluye una clave para la identificación de las especies, se indican algunos nombres vernáculos, tanto en español como en lengua de los grupos étnicos relacionados con éstos ecosistemas, y ciertas funciones utilitarias.

Palabras clave: Clave de identificación. Distribución. Humedales. Taxonomía. Usos.

Introducción

Los morichales en Venezuela se ubican en la ecorregión llanera, así como en ciertas penillanuras del Escudo Guayanés y planicies cenagosas del delta del Orinoco, en los estados Amazonas, Anzoátegui, Apure, Bolívar, Cojedes, Delta Amacuro, Guárico, Monagas y Sucre, entre los 5 y 950 m s.n.m. Han sido clasificados en morichales

abiertos, cerrados, de transición a bosque siempre verde de pantano, secos y antrópicos (González 1987, Delascio 1999). En esta formación vegetal se encuentran diez géneros y 15 especies de palmas, las cuales prosperan en las diferentes etapas sucesionales del morichal.

Composición, taxonomía y análisis florístico

Empleando el sistema de clasificación de Uhl y Dransfield (1987) las Arecaceae relacionadas con los morichales del país están conformadas por dos subfamilias: Calamoidae y Arecoideae, esta última es la dominante de acuerdo al número de especies. Por su parte, la tribu *Cocoeae* es la más diversa con cuatro géneros y *Bactris* con cuatro especies. Las palmas monoicas predominan sobre las dioicas; éstas últimas representadas aquí por *Mauritia flexuosa*. El hábito monocaule está subordinado al multicaule, mientras que *Geonoma maxima* e *Iriartella setigera* se presentan con tallos de porte solitario o "macollosos". *Desmoncus* es la única lignoliana del morichal. Los individuos de hojas pinnadas prevalecen sobre las costopalmados, asimismo las especies armadas son más numerosas que

SEGUNDA PARTE

SEGUNDA PARTE

las inermes. De ellas, solo *Iriartella setigera* posee una pubescencia urticante. Estas palmas se desarrollan en espacios abiertos, insolados o prosperan con poca intensidad de luz, ubicándose también en sectores donde se aprecia una mayor o menor lámina de agua. Así, *Geonoma máxima*, *Iriartella setigera* y *Manicaria saccifera* son frecuentes en el sotobosque, mientras que *Astrocaryum gynacanthum*, *A. jauri*, *Desmoncus orthacanthos*, *D. polycanthos*, *Euterpe oleracea*, *E. precatoria*, *Mauritia flexuosa* y *Oenocarpus bataua* ocupan los doseles superiores y pueden presentarse como individuos emergentes. *Acrocomia aculeata*, *Bactris campestris*, *B. guineensis*, *B. major* y *Mauritia flexuosa*, se sitúan en lugares abiertos, sabanoides, alterados e inundables.

La información señalada a continuación se fundamenta en trabajos de campo realizados desde 1984, herborización, revisión de exsiccatas -principalmente en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN)- y consulta bibliográfica: Petrulio (1969), Lizot (1975), Delascio-Chitty (1984 1985), Mansutti (1987), Braun y Delascio-Chitty (1987), Delascio-Chitty (1988-1989, 1989b, 1990, 1991a, 1991b, 1992), Delascio-Chitty y López (1995), Henderson (1997), Delascio-Chitty (1999), Stauffer (2002), Delascio-Chitty (2003), Delascio-Chitty y Díaz (2005), Duno *et al.* (2007) y Delascio-Chitty (2012).

Para el país se reportan 30 géneros y 101 especies (Hokche *et al.* 2008). En base a ello y al presente registro se puede decir que en los morichales venezolanos se concentran el 33,3% de los géneros y el 14,85 de las especies señaladas para el territorio nacional. Para la ecorregión Guayana y ciénagas deltaicas, Henderson (1977), indica 24 géneros y 65 especies, lo cual equivale al 41,6% de los géneros y el 23,1% de las especies presentes en este ecosistema.

Por su parte Stefano *et al.* (2007) señalan 21 géneros y 31 especies de Arecaceae en los Llanos, lo que representa un 47,6% de los géneros y el 48,4% de las especies de esta familia en los morichales. De las palmas que acompañan al morichal, las que poseen una mayor distribución estadual son *Acrocomia aculeata*, presente en 16 de los 23 estados de Venezuela, seguidas por *Desmoncus polycanthos* (11), *Bactris major* (10), *Mauritia flexuosa* (9), *Euterpe oleracea* y *E. precatoria*, ambas en siete estados. Entre las especies con distribución más limitada están *Manicaria saccifera* (4), *Iriartella setigera* (3) y *Bactris campestris*, presente sólo en los estados Amazonas y Delta Amacuro. En Morichales del plano de inundación del río Guarapiche también se ha reportado la coexistencia con *M. flexuosa* de *Attalea maripa* y *Roystonea oleracea* (Colonnello, com. pers).



Z. Franceschi

Clave para la identificación de los géneros de palmas asociadas a los morichales en Venezuela

- 1a. Palmas armadas.....2
- 1b. Palmas inermes.....5
- 2a. Palmas trepadora y con el ápice del ráquis modificado en un flagelo cirroso-espitoso*Desmoncus*
- 2b. Palmas no trepadoras y carente de un flagelo cirroso-espinoso apical 3
- 3a. Palmas monocaules, solitarias; tallo de 35 cm DAP (diámetro a la altura del pecho), o más y con espinas dispersas a lo largo del mismo; hojas frecuentemente marcescentes; fruto con abundante mesocarpio fibroso.....*Acrocomia*
- 3b. Palma multicaules, cespitosas; tallos de menos de 35 cm DAP y con espinas agrupadas en anillos; hojas no marcescentes; fruto con poco o ningún mesocarpio fibroso.....4
- 4a. Tallos flexuosos, delgados de 3-6 cm DAP; pinnas verdes por el envés; flores pistiladas o frutos dispersos a lo largo de toda la raquilla; fruto de 0,5-3 cm de diámetro*Bactris*
- 4b. Tallos no flexuosos, gruesos de 5-20 cm DAP; pinnas gris-plateado-blancuzcas por el envés; flores pistiladas y frutos insertos solamente en el primer tercio de la raquilla; fruto de 2-4 cm de diámetro.....*Astrocaryum*
- 5a. Palmas dioicas; hojas costopalmadas; flores masculinas anaranjadas; fruto cubierto por escamas imbricadas*Mauritia*
- 5b. Palmas monoicas; hojas pinnadas; flores de otros colores; fruto no escamoso 6
- 6a. Palmas multicaules o no, con o sin un cono basal de raíces fúlcreas 7
- 6b. Tallo menor de 10 cm de diámetro, cubierto al igual que la vaina por diminutas setas irritantes; pinnas indivisas apicalmente praemorsas; frutos anaranjados*Iriartella*
- 7a. Sin las características anteriores.....8
- 7b. Hojas simples, ascendentes, pinnas laceradas apicalmente; inflorescencia interfoliar provista de una bráctea fibrosa; fruto leñoso, marrón tuberculado-verrugoso*Manicaria*
- 8a. Inflorescencia e infrutescencia con raquillas péndulas de 1,50 m de longitud, amarillentas rojizas a manera de cola de caballo "hippuriforme"*Oenocarpus*
- 8b. Inflorescencia e infrutescencia con raquillas expandidas, de 12-60 cm de long, blanco-verdosa-anaranjadas, no "hippuriformes"..... 9
- 9a. Tallo de 5-20 m de alto y 8-15 cm DAP; vaina foliar cerrada formando un tubo prominente o filoscapo en el ápice del tallo; pinnas laxas (péndulas), linear, lanceoladas; flores y frutos dispuestos superficialmente en las raquillas*Euterpe*
- 9b. Tallo de 1-4 m de alto y 1-3 cm DAP; vaina foliar abierta no formando un filoscapo; pinnas horizontalmente extendidas o dispuestas en varios planos; flores y frutos sumersos en el alveolo de las raquillas *Geonoma*

SEGUNDA PARTE

Catálogo de especies

Acrocomia* Mart., Hist. Nat. Palm. 2:66.1824**Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart., Hist. Nat. Palm. 3: 286. 1849**

(Figura 1)

Tallo solitario (hasta 20 m alto), con bandas concéntricas de espinas negras. Flores en triadas. Fruto globoso verde-oliva a amarillo-marrón, endocarpio óseo.

Distribución general. Desde México hasta Argentina, incluyendo Trinidad y Tobago. En Venezuela en los estados Amazonas, Apure, Aragua, Barinas, Bolívar, Cojedes, Guárico, Miranda, Monagas, Nueva Esparta, Portuguesa, Sucre, Táchira y Zulia, entre 40 y 500 m s.n.m.

Nombres comunes. Corozo, mucuja (español), Avaradek (pemón), Durai (piaroa), Misikiprimi (yanomami), Nai (yaruro), Asadú (ye'kwana).

Usos. Horadando el tallo se obtiene “vino de corozo” que es febrífugo. El aceite del fruto se emplea para cocinar, fricciones corporales, como tónico para evitar la calvicie. La decocción del albumen contra los catarros y el aceite o “agua” de sus almendras como sustituto de la leche.



Figura 1. *Acrocomia aculeata*, Tumeremo, estado Bolívar, Venezuela. Foto: G. Colonnello.



Z. Franceschi

***Astrocaryum* G.F. Meyer, Prim. Fl. Esseq. 265. 1818**

- 1a. Tallos de 10 cm DAP, marrón-oscuro. Hojas 2 m de longitud, pinnas con envés marrón, insertas en un solo plano, laxas. Fruto obovado, rojo-anaranjado, largamente rostrado, dehiscente en lacinias radiadas *A. gynacanthum*
- 1b. Tallos de 30 cm DAP, grisáceo-claro. Hojas 3-5 m de longitud, pinnas con envés grisáceo, insertas en diferentes planos, compactas. Fruto ovoide, anaranjado-amarillento, cortamente rostrado, indehiscente *A. jauari*

SEGUNDA PARTE

***Astrocaryum gynacanthum* Mart., Hist. Nat. Palm. 2: 73. 1824**
(Figura 2-3)

Tallos (2-6 m alto). Pinnas ciliadas marginalmente. Flores a lo largo de la raquilla, esta última (3-8 cm long). Frutos insertos en la base de las raquillas.

Distribución general. Bolivia, Brasil, Colombia, Guayanas, Perú, Surinam y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Apure, Bolívar, Delta Amacuro y Monagas entre los 40 y 900 m s.n.m.

Nombres comunes. Albarico, coquito, corocillo, cubarro, cumare, macanilla (español), Xaneeboto (guahibo), Moanaru (wuarao), Teki-saru (pemón), Jayú, Kumaki (piaroa), Bahai (yanomami), Baito (yaruro), Deweke (ye'kwana).

Usos. Del cogollo foliar se extraen fibras para artesanía. Del fruto hacen adornos, amuletos y carnadas, su mesocarpio es comestible y de las semillas se obtienen un aceite que actúa como vermífugo.



Figura 2. Pizá o malla de los indios Baré, tejida con fibras de cumare (*Astrocaryum gynacanthum*), Estado Amazonas, Venezuela. Foto: F. Delascio-Chitty.



Figura 3. *Astrocaryum gynacanthum*, caño Culebra departamento del Guainía, Colombia. Foto: R. Bernal.

***Astrocaryum jauari* Mart., Hist. Nat. Palm. 2: 76. 1824**
(Figura 4-5)

Tallos cespitosos (3-5 m alto). Pinnas espinosas marginalmente. Raquillas (15 o más cm de longitud). Flores dispuestas hacia el ápice de la raquilla. Frutos insertos hacia la parte media y apical de la raquilla.

Distribución general. Brasil, Colombia, Ecuador, Guayanas, Perú, Surinam y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Anzoátegui, Apure, Bolívar y Guárico entre los 40 y 200 m s.n.m.

Nombres comunes. Albarico, chambira, jauari, macanilla (español), Matavicuhi (guahibo), Amuinek, Tekisaru (pemón), Yari (piaroa), Ai-amo, Maha (yanomami), Baito (yaruro), Kumadi (ye'kwana).

Usos. La madera del tallo es labrada para realizar figuras y arcos de caza. De las hojas se extraen fibras para manualidades. Sus frutos contienen un aceite comestible y se emplean para pescar.



Figura 4. *Astrocaryum jauari*, Taina, río Vaupés, Colombia. Foto: R. Bernal.



Figura 5. Inflorescencia de *Astrocaryum jauari*, Caño La Pica, Estado Apure, Venezuela. Foto: G. Colonnello.



SEGUNDA PARTE

***Bactris* Jacq. ex Scop., Intr. Hist. Nat. 70. 1727**

- 1a. Tallos con entrenudos, distanciados entre sí; espigas de la vaina y pecíolo teretes, negras o marrón oscuras de 12 cm long. Fruto 3,5 cm de diámetro con anillo estaminoidal *B. major*
- 1b. Tallo con entrenudos próximos entre sí; espigas diferentes. Fruto menor de 3 cm de diámetro sin anillo estaminoidal 2
- 2a. Espigas planas, grisáceo-banquecinas de 2-4 cm long. Fruto rojo-anaranjado de 0,5-1 cm de diámetro..... *B. campestris*
- 2b. Espigas aciculares o aplanadas de otros colores hasta 10 cm long. Fruto purpúreo-negro, deprimido, globoso 3
- 3a. Tallos hasta 5 m de alto; espigas 6-10 cm de longitud, aciculares, amarillenta-violáceas. Fruto liso, brillante, 1-2 cm de diámetro, ápice rostrado *B. guineensis*
- 3b. Tallo hasta 10 m de alto; espigas 4 cm de longitud, aplanadas, amarillenta-negruzca-marrones. Fruto tomentoso. 1,3-1,7 cm. de diámetro, ápice no rostrado *B. brongniartii*



Z. Franceschi

***Bactris brongniartii* Mart. in A.D.Orb., Voy. Amér. MÉR.7 (3). Palmiers 59. 1846**
 (Figura 6)

Tallo cespitoso de 10 m de alto y 6 cm DAP. Pinnas linear-lanceoladas o sigmoidales. Raquillas 15-30 tricomatosa de 30 cm de longitud. Fruto globoso purpúreo-negruzco, tomentoso.

Distribución general. Bolivia, Brasil, Colombia, Guayanas, Perú, Surinam y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Anzoátegui, Apure, Bolívar,

Delta Amacuro y Monagas entre los 0 y 300 m s.n.m.

Nombres comunes. Cubarro, cubarre, caña negra, marajá, uva (español); Ji (guarao), Taike (pemón), Rasha komore (yanomami), Xanebato (yaruro), Mesani (ye'kwana).

Usos. Los tallos se emplean en construcciones rurales y los frutos son comestibles.



Figura 6. *Bactris brongniartii*, San Rafael de Chucurí, río Magdalena, Colombia. Foto: R. Bernal.

SEGUNDA PARTE



Z. Franceschi

***Bactris campestris* Poepp. ex Mart. Nat. Hist. Palm 2: 146. 1837**
(Figura 7)

Tallo cespitoso de 1-5 m de alto y 5 cm DAP. Pinnas bifidas apicalmente. Raquillas 20-30, rojiza-marrón tomentosa. Fruto rojo-anaranjado.

Distribución general. Brasil, Colombia, Guayanas, Surinam, Trinidad, Tobago y Venezuela. En Venezuela en los estados

Amazonas y Delta Amacuro entre los 40 y 100 m s.n.m.

Nombres comunes. cubarro, cubarrillo (español), Ji, Ibasá-ibasa (wuarao), Hoashi (yanomami).

Usos. Los frutos son comestibles.



Figura 7. *Bactris campestris*, caño Culebra, Guainía, Colombia. Foto: R. Bernal.

***Bactris guineensis* (L.) H. E. Moore, Gentes Herb. 9: 251. 1963**
(Figura 8)

Tallo cespitoso 5 m de alto y 4 cm DAP. Pinnas subopuestas, linear-lanceoladas. Raquillas 8-30. Fruto purpúreo-negruzco.

Distribución general. Centroamérica, Colombia y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Apure, Bolívar, Cojedes, Guárico, Lara, Monagas y Portuguesa entre los 10 y 400 m s.n.m.

Nombres comunes. Piritu, uva ácida, jubita, caña brava, corocillo, palma lata (español), Avaradek (pemón), Komorami (yanomami), Bai (yaruro).

Usos. Los tallos se usan para encofrar paredes y techo con bahareque. Frutos comestibles, al fermentar se obtiene una bebida espirituosa, también se emplean como carnada en la pesca.



Figura 8. *Bactris guineensis*, Fundación, Magdalena, Colombia. Foto: G. Galeano.

SEGUNDA PARTE

***Bactris major* Jacq., Select. Stirp. Amer. Hist. 280. 1763**
(Figura 9-10)

Tallo cespitoso de 10 m de alto y 6 cm DAP, entrenudos distanciados por unos 30 cm long. Raquillas 4-10 de 13-20 cm de longitud. Fruto ovoide, marrón o purpúreo-negruzco, cubierto por diminutas escamas o espinas.

Distribución general. Desde México hasta Bolivia, exceptuando Ecuador y Perú. En Venezuela en los estados Amazonas, Apure, Barinas, Bolívar, Cojedes, Delta Amacuro, Monagas, Portuguesa, Yaracuy y Zulia entre los 100-600 m s.n.m.

Nombres comunes. Cubarro, macanilla, cucurito, palma brava, corozo de marea (español), Kuidava (baré), Ji (wuarao), Ir, Uru (piaroa), Stita (yanomami), Bai (yaruro), Mesani (ye'kwana).

Usos. Las hojas sirven para techar, extraer fibras y tejer las cestas ceremoniales de los piaroas llamadas "daruwapja o daruafa", donde guardan los accesorios para inhalaciones de yopo (*Piptademia peregrina*).



Figura 9. *Bactris major*, río Guaviare, Guainía, Colombia. Foto: R. Bernal.



Figura 10. *Bactris major*. Río Caparo, estado Barinas, Venezuela. Foto: G. Colonnello.

***Desmoncus* Mart., Palm. Fam. 20. 1824**

- 1a. Tallo grueso. Hojas con espinas rectas, negras de 3-6 cm de longitud. Ráquis con un flagelo provisto de 5-8 pares de ganchos..... *D. orthacanthos*
- 1b. Tallo delgado. Hojas con espinas recurvadas, verde con el ápice oscuro. Ráquis con un flagelo provisto de 4-6 pares de ganchos..... *D. polyacanthos*

***Desmoncus orthacanthos* Mart., Hist. Nat. Palm. 2: 87, t. 69. 1824**

Tallo cespitoso, trepador de 3 cm de diámetro. Pinnas de 4-6 cm de ancho. Ganchos del flagelo 1-8 cm de longitud. Raquillas 25-30, flexuosas. Fruto elongado-ovoide anaranjado-rojo, de 1 cm de diámetro.

Distribución general. Desde México hasta Bolivia, incluyendo Trinidad y Tobago. En Venezuela en los estados Amazonas, Anzoátegui, Apure, Bolívar, Cojedes, Delta

Amacuro, Lara, Miranda, Monagas y Zulia entre los 50 y 300 m s.n.m.

Nombres comunes. Voladora, píritu volador, rabo de iguana, albarico, camuare, camorao (español), Adáhati, Kuruna (baré), Kaaguara, Kanja (cariña), Camubé (guahibo), Naburú (wuarao), Tariwosen, Wadapiyek (pemón), Misikiri (yanomami), Kanha, Kamawadi, Matamba, Quidija (ye'kwana).

***Desmoncus polyacanthos* Mart., Hist. Nat. Palm. 2:85, t. 68. 1824**

Tallo cespitoso o solitario 1-3 cm de diámetro. Pinnas de 3-5 cm de ancho. Ganchos del flagelo 1-5 cm de longitud. Raquillas 10-15 contortas. Fruto globoso amarillo-anaranjado-rojo de 1,5 cm de diámetro.

Distribución general. Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayanas, Perú, Trinidad y Tobago y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Anzoátegui, Apure, Aragua, Bolívar, Carabobo, Delta Amacuro, Miranda, Táchira, Zulia y Distrito Capital entre los 50 y 600 m s.n.m.

Nombres comunes. Palma voladora, rabo de iguana, titiara, Camure (español), Niaka (wuarao), Chinak (pemón), Mioma, Ye-ai, Totho (yanomami), Camuve (yaruro), kamajadi (ye'kwana).

Usos. Al igual que la anterior sus tallos se emplean para amarrar y de ellos se extraen fibras para manualidades y un palmito comestible. El cirro o flagelo se coloca en los techos para atrapar a los murciélagos. Sus frutos son comestibles y la decocción de la raíz actúa como depurativo sanguíneo.

SEGUNDA PARTE

***Euterpe* Mart., Hist. Nat. Palm. 2: 28. 1823**

- 1a. Tallo cespitoso con un cono basal de raíces aéreas. Pecíolo y ráquis glabro, amarillento; pinna media de 2-4,5 cm de ancho. Fruto 1-2 cm de diámetro*E. oleracea*
- 1b. Tallo generalmente solitario, sin cono basal de raíces aéreas. Pecíolo y ráquis escamoso, glauco; pinna media de 1-3 cm de ancho. Fruto de 0,5-1 cm de diámetro*E. precatoria*

***Euterpe oleracea* Mart., Hist. Nat. Palm. 2: 29, t. 28. 1824
(Figura 11)**

Tallos cespitoso 3-20 m de altura; filoscapo, verde-amarillento. Pinnas 50-60 pares, con venas secundarias glabras. Raquillas de 60 cm de longitud, blancas pilosas. Fruto oblicuo-globoso, purpúreo-negruzco, brillante.

Distribución general. Brasil, Colombia, Ecuador, Guayanas, Panamá, Trinidad y Tobago y Venezuela. En Venezuela en los

estados Amazonas, Anzoátegui, Bolívar, Delta Amacuro, Monagas, Sucre y Zulia entre los 5 y 500 m. s.n.m.

Nombres comunes. Manaca, palmito, acai, palmicha, bambil, maquenque (español), Manaka (baré), Manacay (guahibo), Moru, Moraru (wuarao), Manakapi (pemón), Menea (piaroa), Waima-maima (yanomami), Wahui (ye'kwana).



Figura 11. *Euterpe oleracea*. Panamá. Foto: Z. Franceschi.

***Euterpe precatoria* Mart. in A.D. Orb., Voy. Amér. Mér 7 (3) Palmiers 10. 1844
(Figura 12-13)**

Tallo solitario hasta 25 m de altura; filoscapo verde grisáceo cremoso. Pinnas 60-85 pares, vena secundaria escamosa. Raquillas hasta 80 cm de longitud, blanca-lanosas. Fruto globoso, verde-negruzco, brillante.

Distribución general. Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Guayanas, Nicaragua, Panamá, Perú, Trinidad y Tobago y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Anzoátegui, Apure, Bolívar, Monagas, Táchira y Zulia entre los 0 y 350 m s.n.m.

Nombres comunes. Manaca, palmito, mapora, panabi, acai (español), Manacay (guahibo), Moraru (wuarao), Manakapi,

Manaka (pemón), Menca (piaroa), Waima si (yanomami), Henato (yaruro), Wáju (ye'kwana).

Usos. Los tallos de esta palma como de la anterior se emplean para la construcción de viviendas, puentes, andamios y muebles rústicos. Sus hojas para techar y construir refugios temporales. Los cogollos foliares son comestibles. Con los frutos se prepara una bebida llamada por los wuarao del Delta Amacuro “mono aejota”. El líquido que brota del tallo al cortarlo se emplea como cicatrizante. La epidermis de la base del pecíolo sirve para envolver el tabaco como cigarrillo.



Figura 12. *Euterpe precatoria*, río Caucaya, Putumayo, Colombia. Foto: R. Bernal.



Figura 13. *Euterpe precatoria*. La Macanilla, estado Apure, Venezuela. Foto G. Colonnello.



Z. Franceschi

SEGUNDA PARTE

Geonoma Willd., Sp. Pl. 174. 1805
***Geonoma maxima* (Poit.) Kunth, Enum. Pl. 3: 229. 1841**

Tallo cespitoso 5 m de altura y 2-3 cm de diámetro. Hojas 9-13, pinnas linear-lanceoladas, algo sigmoidales. Inflorescencia con pedúnculo anaranjado; raquillas 5 a 12, verde-anaranjadas. Fruto ovoideo, morado.

Distribución general. Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayanas, Perú y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro y Monagas entre los 0-600 m s.n.m.

Nombres comunes. Barabaro, palmita anare, San pablo, chiricote, sure (español), Baguaro (baré), Váravara (guahibo), Joiru (wuarao), Misikiki, Thomi-thomi (yanomami), Manasa, Maijadú (ye'kwana).

Usos. Los tallos se usan como caña de pescar y hacer jaulas para animales pequeños. Las hojas sirven para hacer abrigos temporales. Luego de masticar una porción de hoja se colocan como cataplasma o emplasto contra las picadas o mordeduras de animales ponzoñosos.

Iriartella H. Wendland, Bonplandia (Hannover) 8: 103. 1860
***Iriartella setigera* (Mart.) H. Wendland, Bonplandia (Hannover) 8: 104. 1860**
 (Figura 14-15)

Tallo cespitoso hasta 12 m de altura y 2-10 cm de diámetro. Pinnae con ápice praemorso; vaina con pubescencia urticante. Inflorescencia inter e infrafoliar; raquillas 3-25 arqueadas, velutinas. Frutos elipsoidales, rojizo.

Distribución general. Brasil, Colombia, Ecuador, Guayanas, Perú y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Apure y Bolívar entre los 100 y 1.330 m s.n.m.

Nombres comunes. Cerbatana, palma cerbatana, cola de pava, macanilla (español), Mabe (baré), Yuradek (pemón),

Yuruhua (piaroa), Yoroa (yanomami), Bai (yaruro), Yadúa, Yuduva, Yurúa (ye'kwana).

Usos. Sus tallos se emplean en la confección de las cerbatanas. Igualmente con ellos se preparan los “cacure” trampa de pesca de los Baré. Los Piaroas del Sipapo emplean los tallos para elaborar una estructura circular para atrapar chipiros (*Podocnemis erythrocephala*) y cabezones (*Peltocephalus dumerilianus*). Los tallos se utilizan para múltiples construcciones rurales, fabricación de instrumentos musicales de viento, entre ellos, las largas cornetas o “yapures” de los Baré del Amazonas.



Z. Franceschi



Figura 14. Los “cacure” (trampa armada para pescar hecha con tallos) cual persianas recogidas, elaboradas con mabe (*Iriartella setigera*), listo para hacer transportados. Río Negro, Amazonas, Venezuela. Fotos: F. Delascio-Chitty.



Figura 15. *Iriartella setigera*, caño Culebra, Guainía, Colombia. Foto: R. Bernal.

SEGUNDA PARTE

Manicaria Gaertn., Fruct. Sem. Pl. 2: 468. 1791
Manicaria saccifera Gaertn., Fruct. Sem. Pl. 2: 468. 1791
 (Figura 16)

Tallo solitario 2-6 m de alto. Hojas 3-8 m de longitud y 2 m de ancho. Raquillas bifurcadas cubiertas por una espata fibrosa, marrón. Fruto deprimido-globoso, bi o trilobulado, tuberculado-verrugoso, marrón.

Distribución general. Belice, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Honduras, Panamá, Trinidad, Guayanas, Perú y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Delta Amacuro, Monagas y Sucre entre los 0 y 300 m s.n.m.

Nombres comunes. Temiche, Timichi, Timiti, Plumas del sol, Mavaco (español); Yagüji (guaroa); Awewe (piaroa); Yawatoa (yanomami); Ubi (yaruro); Ouasi, Maráma (ye'kwana).

Usos. Sus hojas se emplean para techar viviendas, bongos, curiaras y ocasionalmente como vela propulsora de embarcaciones pequeñas. Los pecíolos atados entre sí, sirven como trampa de pesca llamadas por los Warao "noba namakitare". Con las espatas se confeccionan bolsas, sombreros y gorras. Los nervios de sus hojas sirven



Figura 16. *Manicaria saccifera*, Ladrilleros, Valle del Cauca, Colombia. Foto: R. Bernal.

para obtener fuego por frotación. La fécula (yuruma) del tallo se utiliza como alimento. La decocción del agua del fruto se toma contra las fiebres, tosferina y gripes. El agua del fruto verde se usa contra las infecciones bucales y el aceite que se extrae para combatir el asma.



Mauritia L.f., Suppl. Pl. 70. 1781
Mauritia flexuosa L.f. Suppl. Pl. 454. 1781
 (Figura 17-19)

Tallo solitario hasta 30 m de altura y 60 cm de diámetro. Hojas costopalmadas, de 1,20 m de diámetro. Flores masculinas anaranjadas. Fruto oblongo-ovoide, marrón-rojizo, escamoso.

Distribución general. Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayanas, Perú, Trinidad y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Anzoátegui, Apure, Barinas, Bolívar, Cojedes, Delta Amacuro, Guárico, Monagas y Sucre entre los 5 y 900 m s.n.m.

Nombre común. Moriche, palma moriche, carana (español), Isegui (bare); Buriti (cariña); Ojiru (warao), Kuai (pemón); Wari (piaroa); Eteweshi-ki (yanomami); Kuía (ye'kwana).

Usos. Los waraos del Delta lo catalogan "Ojiru", el árbol de la vida, por los beneficios que obtienen de él. Los tallos se emplean para construcción de viviendas y de su médula se extrae una harina alimenticia (yuruma). Producto secundario del tallo, son larvas comestibles, gruesas y grasosas de coleópteros *Rhynchosphorus palmarum* llamada por los waraos "yomo" y por los yanomami "ou". Al horadar sus troncos viejos se obtiene un líquido que al fermentar se transforma en bebida espirituosa conocida como "nojobo" entre los guaraunos. Las hojas, además de utilizarse para techar y hacer casas menstruales, se usan para obtener fibras para múltiples manualidades. Los pecíolos sirven como flotadores de anzuelos y trampas de pesca (noba) en warao. Esta etnia extrae finas

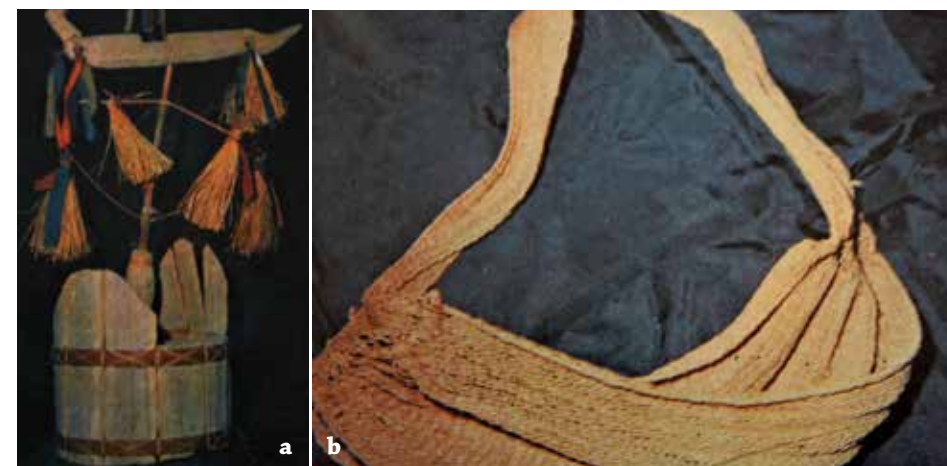


Figura 17. A) Sombrero ceremonial o "Yau-tasu" de los waraos del delta Amacuro, realizado con rajas de pencas de moriche (*Mauritia flexuosa*). B) Portabebé o "Doanakaja" de los Wuaraos, tejido con fibras de moriche. Fotos: F. Delascio-Chitty.

SEGUNDA PARTE

tablillas de tallo para hacer sombreros de bailes llamados por ellos “yau-yasi o naja yasi”. La pulpa del fruto es comestible y se utiliza en diversas preparaciones culinarias, y una pasta llamada “queso de moriche”; la cual cuando está algo ácida se ingiere en pequeñas porciones y actúa como laxante. La savia del tallo se toma

como antidiarreico. Un puñado de hojas frescas en decocción se bebe para contrarrestar las fiebres, tosferina y trastornos gastrointestinales. Según los ye'kwanas, el moriche es un árbol energético, ya que las cenizas de sus hojas tomadas en infusión le dan al hombre fuerza para ejecutar cualquier trabajo.



Figura 18. *Mauritia flexuosa*, Río Guainía, Guainía, Colombia. Foto: R. Bernal.



Figura 19. *Mauritia flexuosa*. Río Guarapiche, estado Monagas, Venezuela. Foto: G. Colonnello.



Z. Franceschi

***Oenocarpus* Mart., Hist. Nat. Palm. 2: 21. 1823**
***Oenocarpus bataua* Mart., Hist. Nat. Palm. 2: 23. 1823**
 (Figura 20)

Tallo solitario hasta 30 m de altura y 25 cm diámetro. Pinnas péndulas tricomas; 2-8 cm de ancho. Inflorescencia hipuriforme; raquillas hasta 1,40 m long, amarillentas en antesis y rojas en fruto. Fruto oblongo, marrón a purpúreo-negruzco, algo ceroso.

Distribución general. Bolivia, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guayanas, Panamá, Perú, Trinidad y Venezuela. En Venezuela en los estados Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro, Monagas, Táchira, y Zulia entre los 50 y 700 m s.n.m.

Nombre común. Seje grande, seje lapa, palma de seje, palma bataua, palma jagua, pataua, majo, chonta (español), Guaramo (baré); Ojou (guahibo), Mohi (warao), Kun (pemón), Puroi (piaroa), Haku, Apruamasi (yanomami), Cuperi, Ataito (yaruro) Kujedi, Kua (ye'kwana).

Usos. Los tallos y las hojas se emplean en la construcción de viviendas. De las hojas se obtienen fibras para confeccionar diversos tejidos entre ellos orejeras y brazaletes usados en los rituales de la primera menstruación; el nervio medio de sus pinnas suele emplearse como dardo de las cerbatanas. Del fruto se obtiene un tinte azul-violetáceo para decorar cestas y como pintura corporal; al macerar los frutos en agua se obtiene una bebida amarillenta agradable



Figura 20. *Oenocarpus bataua*, Nuquí, Chocó, Colombia. Foto: R. Bernal.

“agua de seje”; de la pulpa del fruto se extrae un excelente aceite comestible, similar al aceite de oliva (*Olea europea*), sirve para friccionar el cuerpo cuando hay dolores musculares; mezclado con miel o puro se toma para combatir las afecciones pulmonares.

SEGUNDA PARTE

Bibliografía

- Braun, A. y F. Delascio-Chitty. 1987. Palmas autóctonas de Venezuela y de los países adyacentes. Editorial Litopar C.A., Caracas. 67 pp.
- Delascio-Chitty, F. 1984. Datos Etnobotánicos de la Región de San Carlos de Río Negro. Territorio Federal Amazonas. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 142 (39): 272-293.
- Delascio-Chitty, F. 1985. Aspectos biológicos del Delta del Orinoco. Editorial Litopar, C.A. Caracas. 63 pp.
- Delascio-Chitty, F. 1988-1989. *Iriartella setigera* (Palmae) y su importancia utilitaria en Venezuela. *Acta Botánica Venezolánica* 15 (3-4): 13-21.
- Delascio-Chitty, F. 1989b. Etnobotánica Yekuana. *Acta Terramaris* 1: 39-42.
- Delascio-Chitty, F. 1990. Contribución al conocimiento florístico de los morichales del estado Guárico. *Acta Botánica Venezolánica* 16 (1): 27-34.
- Delascio-Chitty, F. 1991a. Datos etnobotánicos de ciertas palmas del río Siapa. Territorio Federal Amazonas. *Acta Terramaris* 3: 23-29.
- Delascio-Chitty, F. 1991b. Palmas útiles de la Orinoquia-Amazonia venezolana. Pp. 57-71. En: Jaffé, K. y P. Sánchez (Eds.), *Tecnologías alternativas para el uso y conservación de los bosques tropicales*. Fundación Terramar y Universidad Simón Bolívar, Caracas. 202 pp.
- Delascio-Chitty, F. 1992. Vegetación y Etnobotánica del Valle de Culebra, estado Amazona, Venezuela. *Acta Terramaris* 5: 1-42.
- Delascio-Chitty, F. 1999. Composición florística de un morichal antrópico en el estado Cojedes, Hato Piñero (Morichito), Venezuela. *Acta Botánica Venezolánica* 22 (1): 185-194.
- Delascio-Chitty, F. 2003. Inventario florístico preliminar sobre el morichal Cardozo, estado Bolívar, Venezuela. Informe técnico Fundación Jardín Botánico del Orinoco, Ciudad Bolívar. 14 pp.
- Delascio-Chitty, F. 2012. Morichal Largo, estado Monagas, Venezuela. Informe téc-

nico. Provita-Masisa, Ciudad Bolívar. 15 pp.

- Delascio-Chitty, F. y R. López. 1995. Las palmas del estado Cojedes, Venezuela. *Acta Botánica Venezolánica* 18 (1-2): 104-135.
- Delascio-Chitty, F. y W. Díaz. 2005. Consideraciones florísticas y estado actual de los morichales adyacentes a Ciudad Bolívar, estado Bolívar, Venezuela. En: Programa y Libro de Resúmenes de VI Congreso Venezolano de Ecología. Maracaibo, Venezuela. 8-11 de noviembre de 2005, p. 310.
- Duno, R., G. Aymard y O. Huber (Eds.). 2007. Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de los Llanos de Venezuela. FUDENA-Fundación Empresas Polar-FI-BV, Caracas. 738 pp.
- González-B., V. 1987. Los morichales de los Llanos Orientales: Un enfoque ecológico. Ediciones Corpoven, Caracas. 56 pp.
- Henderson, A. 1997. Arecaceae. Pp: 32-122. En: Steyermark, J. A., Berry, P. E. y B. K. Holst (Eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana, volumen 3*. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Hokche, O. B. y O. Huber (Eds.). 2008. Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Dr. Tobias Lasser. Talleres Micostr500, Caracas. 859 pp.
- Lizot, J. 1975. Diccionario Yanomami-Español. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Ciencias Económicas y Sociales. División de publicaciones, Caracas. 103 pp.
- Mansutti, R. A. 1987. Notas sobre relaciones ambientales: Los Uwotja (Piaroas) y las palmas. *Natura* 81: 18-21.
- Petrulio, V. 1969. Los Yaruros del río Capanaparo, Venezuela. Instituto de Antropología e Historia. Facultad Humanidades y Educación. Universidad Central de Venezuela. Imprenta Universitaria, Caracas. 175 pp.
- Stauffer, F. 2002. Contribución al estudio de las palmas (Arecaceae) del estado Amazonas. Venezuela. *Scientia Guianae* 10: 1-134.
- Stefano, R., G. Aymard y O. Huber (Eds.). 2007. Catálogo anotado e ilustrado de la

Flora vascular de Los Llanos de Venezuela. FUDENA-Fundación Empresas Polar-FI-BV. Litografía ImagenColor S.A. Caracas. 738 pp.

- Uhl, N. y J. Dransfield. 1987. *Genera Palmarum*. A classification of palms based on the work of H.E. Moore Jr. L. H. Bailey Hortarium and International Palm Society, Allen Press, Lawrence, Kansas. 610 pp.



Z. Franceschi



Morichal en la altillanura, Vichada. Foto: L. M. Mesa-S.



Morichal en Bolivia, cuenca del río Amazonas. M. Moraes R.

L. M. Mesa



4. APROXIMACIÓN DEMOGRÁFICA DE UNA POBLACIÓN DE LA PALMA *Mauritia flexuosa* EN LA AMAZONIA COLOMBIANA

Joan Gastón Zamora-Abrego, Estefanía Ruiz-Martínez, Ligia Stela Urrego-Giraldo, Yurany Andrea Galeano-González, Juan Fernando Acevedo-Quintero y María Cristina Peñuela-Mora

Resumen

La estimación de los parámetros poblacionales es fundamental, para establecer el estado de conservación de una población. En palmas la tasa de regeneración es clave para determinar, a largo plazo, la viabilidad de sus poblaciones. *Mauritia flexuosa*, una de las palmas más importantes de América tropical, se encuentra amenazada debido a malas prácticas de cosecha de sus frutos y a cambios ambientales que ponen en riesgo su fructificación y regeneración. Existe poca información acerca del estado de conservación de esta palma en Colombia, y específicamente de la demografía de las poblaciones. Por ello el objetivo principal de esta investigación fue proporcionar una línea base para el análisis de la dinámica poblacional de esta palma, empleando datos empíricos de crecimiento, reproducción y supervivencia a partir de matrices de proyección poblacional, obtenidos durante tres años de muestreo en un cananguchal de la cuenca media del río Calderón en el Trapecio Amazónico Colombiano. El análisis demográfico realizado para

dos periodos (2010-2011 y 2011-2012), mostró que la población de encuentra relativamente estable ($\lambda_{10-11} = 1,004$ y $\lambda_{10-12} = 1,000$; respectivamente). No obstante, se requiere de una mayor cantidad de datos y una ventana más grande de tiempo para corroborar esta hipótesis.

Palabras clave. Análisis de elasticidad. Cananguchal. Conservación. Modelos matrices poblacionales. Tasas de crecimiento poblacional.

Introducción

Las asociaciones de la palma *Mauritia flexuosa* se encuentran ampliamente distribuidas en la Amazonia, la Orinoquia y piedemontes del norte de los Andes (Colombia, Venezuela, Guyana, Perú, Ecuador, Brasil y Bolivia y en las Isla de Trinidad y Tobago) y son localmente conocidos como cananguchales, morichales, aguajales, moretales o buritizales (Kahn *et al.* 1993, Henderson *et al.* 1995, Lasso *et al.* 2013). Crecen sobre suelos permanentemente inundados en los cuales pueden formar rodales de alta densidad, así como

SEGUNDA PARTE

en bosques de galería a lo largo de ríos y sabanas (Ponce-Calderón *et al.* 2000, Henderson *et al.* 1995). La composición florística y la estructura de los canangu-chales pueden variar desde bosques con baja diversidad, en terrazas bajas mal drenadas e inundados por corrientes de aguas negras, hasta bosques más diversos en el complejo de barras del plano de inundación anual de los ríos de aguas blancas (Urrego 1997, Trujillo-González *et al.* 2011, Pérez y Mijares 2013). Estas características ambientales determinan en gran medida la abundancia relativa de estas palmas con respecto a los árboles en estas asociaciones (Kahn 1988, Urrego 1997).

Esta palma es de suma importancia para la vida animal, es considerada especie clave, debido a la gran cantidad de especies que dependen de ella, tanto de manera directa como indirecta (Brightsmith y Bravo 2006, Holm *et al.* 2008), puesto que sus frutos (Figura 1), forman parte de la dieta de ungulados, roedores y primates (Bodmer 1990, Allen 1997, Bodmer *et al.* 1997, 1999), además de ser un recurso importante para la población local y regional (Padoch 1988, Vasquez y Gentry 1989, Bonesso *et al.* 2008, Holm *et al.* 2008), estableciéndose una estrecha relación animal-palma-hombre. Además, los troncos secos sirven de madrigueras para un grupo importante de mamíferos arborícolas de hábitos nocturnos (Aquino y Encarnación 1986), como para la nidificación de algunas especies de aves, particularmente psitácidos como guacamayos y loros (Borgoet-Pedersen y Balslev 1993, Rentería 1996). Igualmente, los canangu-chales también constituyen el hábitat para una gran variedad de insectos, arácnidos, anfibios y lacértidos (Rentería 1996, Bodmer *et al.* 1999). Sin embargo,

actualmente esta especie de palma se encuentra amenazada debido no solo a la manera en cómo se cosechan los frutos, como el derribamiento de las palmas hembra (Bonesso *et al.* 2008, Holm *et al.* 2008; Isaza *et al.* 2013), sino también por diversos cambios ambientales y climáticos que a largo plazo ponen en riesgo la regeneración y la supervivencia de la población (Ponce-Calderón *et al.* 1996, 1999, 2000, Urrego *et al.* en prensa). Los estudios realizados sobre *M. flexuosa*, proponen que la cantidad y distribución de la precipitación y la radiación solar son las variables más importantes que determinan sus fases fenológicas (Urrego 1987, Ponce-Calderón 2002, Núñez y Carreño 2013), las cuales pueden ser anuales o supranuales con una marcada estacionalidad (Urrego 1987, Ponce-Calderón 2002, Haugaasen y Peres 2005). La fructificación ocurre durante la estación lluviosa, de forma que los niveles de inundación permitan la maduración y dispersión de los frutos (Ponce-Calderón 2002). Por lo anterior, se ha sugerido que los cambios en los procesos de inundación y sedimentación aluvial pueden presentar un impacto significativo sobre la fructificación y regeneración (Haugaasen y Peres 2005, Núñez y Carreño 2013). Una hipótesis plausible es, entonces, que los canangu-chales sufrirán cambios acelerados que responderán a los cambios de clima especialmente relacionados con la precipitación, la radiación y las temperaturas extremas.

Es por ello que la combinación de análisis ecológicos y demográficos (van Groenendaal *et al.* 1988, Pinard y Putz 1992, Benton y Grant 1999, Crone *et al.* 2011), proveería información básica para evaluar el estado y la dinámica de poblaciones naturales, así como predecir su comportamiento a largo plazo, y con ello formular



Figura 1. Frutos maduros de *Mauritia flexuosa* en el suelo que son comúnmente consumidos por mamíferos ungulados, roedores y primates. Foto: J. G. Zamora-Abrego.

propuestas de control, manejo o conservación de esta especie (Barot *et al.* 2000, Caswell 2001, Picó 2002, Williams *et al.* 2002). De hecho, los modelos de matrices poblacionales han sido utilizados ampliamente para dirigir diferentes aspectos de la biología y ecología de poblaciones, incluyendo procesos evolutivos (Franco y Silvertown 1996, Caswell 2001), patrones demográficos (Franco y Silvertown 1990, 2004, Mills 2007) y conservación (Crouse *et al.* 1987, Silvertown *et al.* 1996, de Kroon *et al.* 2000, Contreras y Valverde 2002). Debido a su amplio potencial de aplicación, estos modelos han sido comúnmente usados en una amplia variedad de plantas suculentas (Contreras y Valverde 2002, Esparza-Olguín *et al.* 2002), herbáceas (Horvitz y Schemske 1995, Valverde y Silvertown 1998) y leñosas (Franco y Silvertown 2004, Hansen y Wilson 2006, Hernández-Apolinar *et al.* 2006). Dada la escasa información demográfica sobre la palma *Mauritia flexuosa* en Colombia, se llevó a cabo un estudio sobre la ecología y la demografía de una población ubicada



F. Trujillo

en el Trapecio Amazónico Colombiano. El objetivo principal de este trabajo fue analizar la dinámica poblacional de esta palma y determinar su estado de conservación.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en un canangu-chal localizado a 3,5 km de la estación biológica “El Zafire” (Figura 2), ubicada sobre la cuenca media del río Calderón en el Trapecio Amazónico Colombiano (03°56'48"N - 69°53'11"O) (Figura 3). La precipitación promedio anual es de 3.000 mm, con una época lluviosa entre diciembre y mayo, con un pico máximo en abril, y una época seca entre julio y noviembre, siendo agosto el mes más seco (Figura 4). La humedad relativa promedio es de 86%, con una temperatura promedio anual de 26°C, con valores mínimos de 15°C y máximos de 36°C (Jiménez *et al.* 2009, Toro-Vanegas 2014). Los datos climáticos fueron obtenidos de la estación meteorológica del IDEAM (2010-2012), localizada en el aeropuerto Vásquez Cobo de la ciudad de Leticia, Amazonas.

Trabajo de campo

Para las mediciones demográficas se estableció una parcela rectangular, de una hectárea dividida en 100 subparcelas de 100 m² (10 x 10m), en las cuales se marcaron y monitorearon todas las palmas de *Mauritia flexuosa*, entre junio de 2010 y noviembre de 2012 (Figura 5). Una vez identificados todos los individuos de la parcela, se establecieron seis diferentes categorías de altura, según su estado de desarrollo: 1) Categoría **semillas**. 2) Categoría **regeneración**, se incluyeron todos aquellos individuos sin tallo y menores a 4 m de altura, que fue la altura máxima a

SEGUNDA PARTE



Figura 2. Vista al interior del cananguchal estudiado. Foto: J. G. Zamora-Abrego.

la que se registraron individuos sin haber formado tallo leñoso. A estos individuos se les midió la altura total (HT) y la altura de la hoja bandera (HB). La medición de esta categoría fue semestral entre junio del 2010 y noviembre del 2012, para un total de cuatro monitoreos. 3) En la categoría **jóvenes**, se incluyeron todos aquellos individuos que ya presentaban tallo leñoso pero que no presentaban estructuras reproductivas; éstos van desde los 4 hasta los 14 m de HT. La medición de esta categoría se hizo quincenalmente con el fin de verificar el momento y la altura a la cual cambiaban al estado adulto y presentaron su primer evento reproductivo. Finalmente, la categoría **adultos** se subdividió en tres clases de acuerdo al análisis

de la estructura vertical del cananguchal (Figura 6). Adultos I (**AI**), entre 15 m y 21 m de HT; Adultos II (**AII**), entre los 22 y los 33 m; y finalmente Adultos III (**AIII**), mayores de 34 m de HT (Tabla 1, figura 7).

Análisis de datos

Para evaluar el estado de conservación, en cada periodo de muestreo se construyó una tabla de vida vertical de tiempo específico, la cual recoge la información de los individuos de distintas categorías de edad o estado de desarrollo de la población, en un intervalo de tiempo específico (Caswell 2000). Estas son utilizadas ampliamente para especies de ciclos de vida lento, como es el caso de las palmas (Crone *et al.* 2011). Debido a que las matrices de proyección



F. Trujillo

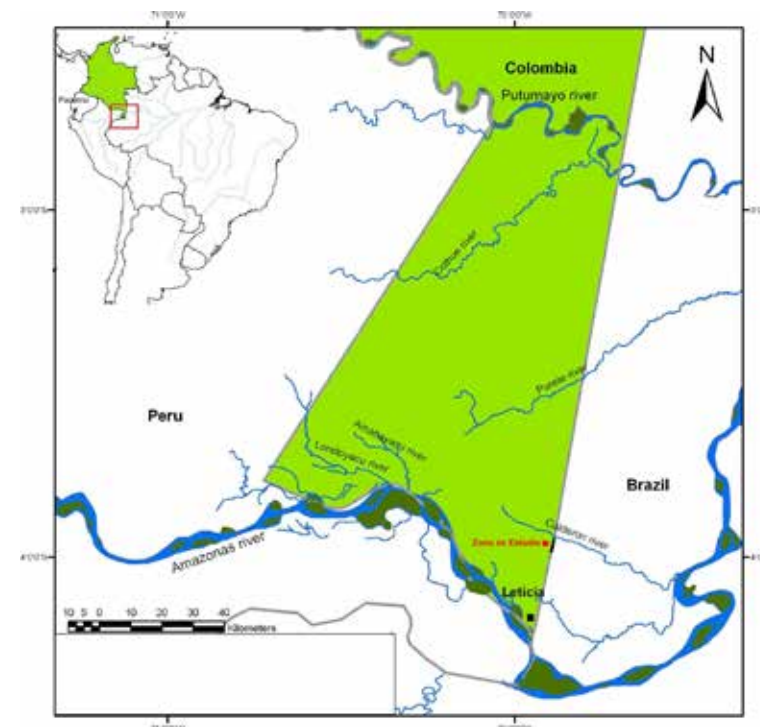


Figura 3. Ubicación del área de estudio, cananguchal en el Trapecio Amazónico Colombiano sobre la cuenca del Río Calderón.

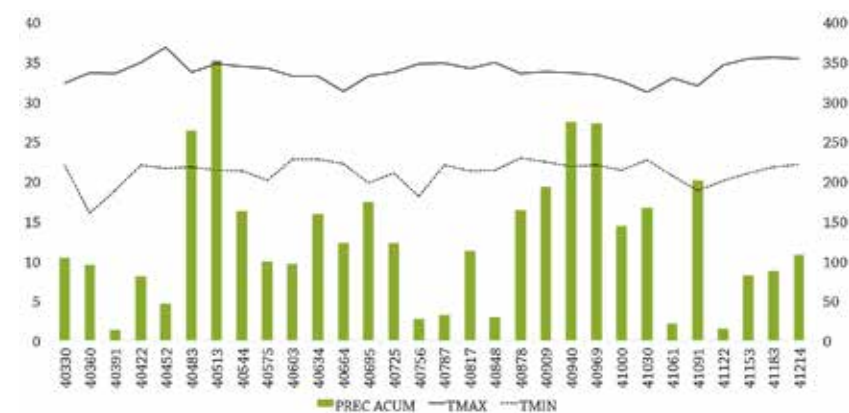


Figura 4. Distribución mensual de precipitación y temperatura (máxima y mínima) reportada entre junio del 2010 y diciembre del 2012, en la Amazonia colombiana.

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo



Figura 5. Reconocimiento del área del estudio por parte del equipo de trabajo. Foto: J. G. Zamora-Abrego.

Tabla 1. Categorización de la población de *Mauritia flexuosa* estudiada.

Categorías de tamaño (m)	Justificación
Semillas (0)	Semillas
Regeneración (0 - 3)	Solo hojas delgadas hasta que desarrollan tallo
Jóvenes (4 - 14)	Siempre con tallo sin reproducirse
A I (15 - 22)	Según distribución de alturas
A II (23 - 34)	Concentra la mayor proporción de adultos
A III (> 34)	Según distribución de alturas

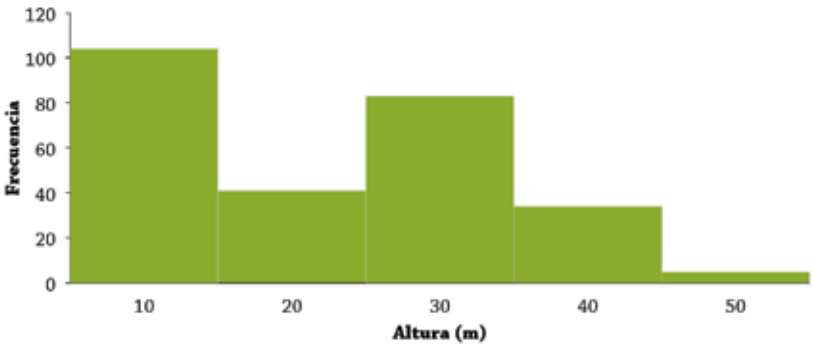


Figura 6. Distribución de alturas de la población de *Mauritia flexuosa* en la Amazonia colombiana.

poblacional representan una alternativa importante al uso de tablas de vida en estudios demográficos, ya que no sólo combinan la información sobre la supervivencia y la fertilidad de una población estructurada por diferentes categorías, sino que además sirven para examinar la dinámica de la población a lo largo del tiempo (Salguero-Gómez y de Kroon 2010, Crone *et al.* 2013). Las tablas de vida se transformaron en matrices de proyección de censo post-reproductivo de Lefkovitch (1965), empleando el procedimiento propuesto por Mills (2007), en el complemento Poptools para Excel versión 2000 (Figura 8). Posteriormente, para cada categoría de altura se calcularon las probabilidades de supervivencia, permanencia y transición entre categorías, a partir de la proporción de individuos que permaneció o que transitó a otra categoría, entre los años de muestreo. Para estimar la fecundidad promedio de cada categoría adulta (M_x), se utilizaron el número total de infrutescencias por individuo, así como el número de frutos por infrutescencia reportada para cada año (Urrego *et al.*, en prensa), con

base en la ecuación $M_x = S_1 \times NF$, donde S_1 corresponde a la probabilidad de supervivencia de la categoría *regeneración*, la cual



Figura 7. Individuos de la población de *Mauritia flexuosa* estudiada en la Amazonia colombiana. Foto: J. G. Zamora-Abrego.

SEGUNDA PARTE

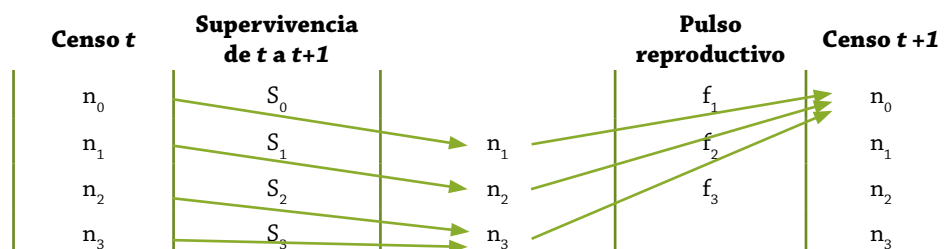


Figura 8. Transformación de tabla de vida a matriz de proyección poblacional de censo post-reproductivo de acuerdo al método propuesto por Mills (2007).

se obtuvo de las tablas de vida para cada año de muestreo, y NF que corresponde a la producción total de frutos estimada para cada categoría adulta.

Una vez obtenidas las contribuciones de cada categoría (a_{ij}), se procedió a construir una matriz de 6×6 de acuerdo al análisis de la estructura vertical de la población (Tabla 1), la cual genera una aproximación de los procesos que ocurren a lo largo del ciclo de vida de esta palma. Posteriormente, a partir de la ecuación $n_{(t+1)} = A \times n_{(t)}$, donde n es el vector poblacional que describe el número de individuos de cada categoría, y A es la matriz poblacional que contiene las proporciones de los individuos que sobreviven y se mantienen en una categoría en particular (P), la proporción de individuos que sobreviven y transitan a la siguiente categoría (G), y las fecundidades (F), se obtuvo el *eigenvalor* dominante que representa la tasa finita de crecimiento poblacional (λ). Esta tasa muestra la estabilidad de la población de acuerdo a los valores que se obtienen alrededor de la unidad, indicando si la población está en equilibrio ($\lambda=1$), en declive ($\lambda<1$) o si está creciendo ($\lambda>1$). Asimismo, se obtuvo el *eigenvalor* derecho asociado (vector w),

que representa la estructura estable por categorías, la cual es un vector de densidad que mantiene una proporción constante a lo largo de las proyecciones de crecimiento poblacional. Además, se obtuvo el *eigen-vector* izquierdo asociado (vector v), el cual representa el valor reproductivo por cada categoría, que es una medida resumen del ciclo de vida, que explica cuál es el valor de éstas con respecto al crecimiento de la población (Caswell 2001, Lemos-Espinal *et al.* 2005). Estos parámetros determinan la tendencia de la población a largo plazo (van Tienderen 2000, Caswell 2001) y, por lo tanto, son útiles para evaluar su estado de conservación.

Para identificar la etapa más vulnerable del ciclo de vida, se realizó el análisis de perturbación prospectiva (*análisis de sensibilidad y elasticidad*), el cual evalúa el impacto de los cambios en las tasas vitales (crecimiento, reproducción y supervivencia) sobre el crecimiento poblacional (de Kroon *et al.* 1986, 2000, Caswell 2000, Wisdom *et al.* 2000). De este modo se puede predecir la magnitud del impacto en la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), producido por cambios en las entradas de la matriz de proyección poblacional

(a_{ij}). Este análisis se utilizó para identificar las tasas vitales y las categorías, que realizan la mayor contribución relativa al crecimiento poblacional (de Kroon *et al.* 2000).

Resultados

Se marcaron y clasificaron $347 \pm 37,31$ palmas. La categoría *regeneración* fue la que varió más entre años, siendo el 2012 el año en que hubo una mayor regeneración con 253 individuos. Como cabría esperar, las demás categorías permanecieron

constantes a través del periodo de estudio. De las 169 palmas adultas identificadas, el 37% fueron hembras (62 palmas) y el 63% fueron machos (107 palmas).

Se observaron diferencias significativas en la cantidad de hembras adultas activas entre años (2010-2011: $\chi^2_1 = 4.313$, $p = 0,0378$; 2010-2012: $\chi^2_1 = 8.894$, $p = 0,0028$); excepto entre los años 2011 y 2012 ($\chi^2_1 = 0,871$, $p = 0,3506$). Asimismo, se observaron diferencias significativas en la producción total de frutos entre

Tabla 2. Datos reproductivos y estimación de la fecundidad de la población de *Mauritia flexuosa* en el área de estudio.

2010	Hembras	Hembras activas	n. de infrutescencias	Frutos por infrutescencias	Total
A I	12	4	$2,75 \pm 0,75$ (2-5)	575	1581
A II	29	16	$2,06 \pm 0,43$ (1-8)	375	772
A III	10	5	$1,4 \pm 0,24$ (1-2)	221	309
2011					
A I	12	9	$3,22 \pm 0,66$ (1-7)	575	1852
A II	29	23	$3,26 \pm 0,37$ (1-7)	375	1222
A III	10	10	$2,50 \pm 0,52$ (1-5)	221	553
2012					
A I	12	12	$5,42 \pm 0,94$ (1-11)	575	3117
A II	29	29	$3,59 \pm 0,43$ (1-10)	521	1870
A III	10	10	$6,4 \pm 1,10$ (2-12)	769	4922



SEGUNDA PARTE

todos los años de estudio (2010-2011: $x^2_1 = 148,07$, $p < 0,00001$; 2010-2012: $x^2_1 = 2.914,44$, $p < 0,00001$; 2011-2012: $x^2_1 = 4.177,79$, $p < 0,00001$); siendo los individuos de la categoría de Adultos I, los que produjeron en promedio una mayor cantidad de frutos tanto para 2010 como para 2011. No obstante, durante el 2012 se registró una mayor cantidad de infrutescencias por palma, y mayor producción total de frutos; siendo los Adultos III, la categoría que presentó la mayor producción promedio de frutos (Tabla 2). Lo cual afectó las fecundidades estimadas para cada categoría adulta por año, respectivamente.

Con base en la probabilidad de supervivencia desde semillas hasta el inicio de la clase de edad x (l_x), el número promedio de semillas capaces de producir regeneración (M_x), y las proporciones de individuos adultos que sobrevivieron y se mantuvieron en la misma categoría entre años (P), se pudo estimar que la mortalidad fue superior al 95% en las tres primeras categorías (*semillas, regeneración y jóvenes*), sobre todo durante la transición anual 2011-2012. Por su parte, la supervivencia en las tres categorías adultas fue la mayor observada, presentando una baja mortalidad en los Adultos III (3,1%) en el último año del estudio (2012). La fecundidad fue mayor durante el mismo periodo anual, con excepción de los Adultos I, quienes presentaron una mayor fecundidad en la transición 2010-2011 (Tabla 3). Ambas matrices de proyección muestran un crecimiento poblacional igual a la unidad, lo que indica que la población está aparentemente estable. Sin embargo, durante la transición anual 2011-2012 no hubo

crecimiento ($\lambda_{11-12} = 1,000$), contrario al primer periodo de estudio ($\lambda_{10-11} = 1,004$).

La distribución de categorías estables proyectadas (vector w), muestra, en ambos periodos, un patrón similar, pero con un valor bajo de la categoría *jóvenes*, lo que puede estar afectando el reclutamiento a la categoría Adultos I (Tabla 3). Los valores reproductivos por categorías (vector v), muestra un patrón general, con altos valores reproductivos en las categorías Adultos I y Adultos II (Tabla 3), siendo los Adultos I la categoría con mayor valor reproductivo en ambos periodos de muestreo.

Los valores de elasticidad más altos observados corresponden a la permanencia (es decir, la estasis) de los Adultos II (Tabla 4). Por su parte, los valores de elasticidad más bajos correspondieron al crecimiento de las primeras categorías (*semillas, regeneración y jóvenes*) en ambas transiciones anuales, siendo aún más baja en el periodo 2011-2012 (Tabla 4). Las entradas de las elasticidades correspondientes a diferentes procesos demográficos, muestran que la permanencia fue el proceso demográfico de mayor contribución relativa a la tasa de crecimiento de la población (λ) en ambos periodos (Tabla 5). Por su parte, la fecundidad y el crecimiento presentaron los valores más bajos y similares a las elasticidades sumadas (Tabla 5). El análisis de los valores de elasticidad por categorías, mostró que las elasticidades sumadas presentaron un patrón similar en ambas transiciones anuales; siendo los Adultos II, seguidos por los Adultos I, los que contribuyeron en mayor proporción al crecimiento de la población (Tabla 5).

Tabla 3. Matrices de proyección de población y principales resultados demográficos de la población de *Mauritia flexuosa* en el área de estudio. q_x = mortalidad por clase de tamaño, w = distribución estable por categorías proyectada, v = valores reproductivos por categorías.

2010-2011	Semillas	Regeneración	Jóvenes	Adultos I	Adultos II	Adultos III	w	v
Semillas	0	0	0	181,9	103,8	44,5	0,9471	0,000002
Regeneración	0,0454	0	0	0	0	0	0,0432	0,000035
Jóvenes	0	0,0049	0	0	0	0	0,0002	0,0072
Adultos I	0	0	0,015	0,97	0	0	0,0010	0,4751
Adultos II	0	0	0	0,03	0,995	0	0,0064	0,3517
Adultos III	0	0	0	0	0,005	1,00	0,0021	0,1659
q_x	0,955	0,995	0,985	0	0	0		

2011-2012	Semillas	Regeneración	Jóvenes	Adultos I	Adultos II	Adultos III	w	v
Semillas	0	0	0	172,7	108,9	161,3	0,9588	0,0000039
Regeneración	0,0347	0	0	0	0	0	0,0334	0,0000114
Jóvenes	0	0,0028	0	0	0	0	0,0001	0,00405
Adultos I	0	0	0,0086	0,983	0	0	0,0014	0,4695
Adultos II	0	0	0	0,0173	0,997	0	0,0057	0,3521
Adultos III	0	0	0	0	0,003	0,969	0,0006	0,1744
q_x	0,965	0,997	0,991	0	0	0,031		



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE

Tabla 4. Matrices de elasticidades correspondientes para cada una de las dos matrices de transición anual para la población de *Mauritia flexuosa* en la Amazonia colombiana. * Se muestran en negrita las elasticidades más altas.

2010-2011	Semillas	Regeneración	Jóvenes	Adultos I	Adultos II	Adultos III
Semillas	0	0	0	0,000097	0,000351	0,000489
Regeneración	0,0005	0	0	0	0	0
Jóvenes	0	0,0005	0	0	0	0
Adultos I	0	0	0,0005	0,1519	0	0
Adultos II	0	0	0	0,0035	0,7298	0
Adultos III	0	0	0	0	0,0017	0,1125

2011-2012	Semillas	Regeneración	Jóvenes	Adultos I	Adultos II	Adultos III
Semillas	0	0	0	0,000034	0,000089	0,000015
Regeneración	0,0001	0	0	0	0	0
Jóvenes	0	0,0001	0	0	0	0
Adultos I	0	0	0,0001	0,2286	0	0
Adultos II	0	0	0	0,0030	0,7288	0
Adultos III	0	0	0	0	0,0011	0,0386



F. Trujillo

Tabla 5. Elasticidades por proceso demográfico y categorías correspondientes a cada uno de las matrices de transición anuales, para la población de *Mauritia flexuosa* en la Amazonia colombiana. * Se muestran en negrita las elasticidades más altas.

	2010-2011	2011-2012
Proceso demográfico		
Fecundidad	0,0005	0,0001
Crecimiento	0,0067	0,0045
Permanencia	0,9941	0,9960

Categorías		
Semillas	0,00050	0,00014
Regeneración	0,00049	0,00014
Jóvenes	0,00049	0,00014
Adultos I	0,15544	0,23161
Adultos II	0,73187	0,72999
Adultos III	0,11254	0,03861

Discusión

En términos generales se puede decir que la población de *Mauritia flexuosa*, del Trapecio Amazónico Colombiano, se encuentra aparentemente estable, es decir que no muestra un crecimiento significativo en los periodos de estudio ($\lambda_{10-11} = 1,004$ y $\lambda_{11-12} = 1,000$; Figura 9). Sin embargo, cabe resaltar que al menos durante ambos periodos de estudio, se observaron altas tasas de mortalidad en las primeras tres categorías (>95%), lo que es sumamente importante para la viabilidad de esta población, si se considera que las transiciones de semilla a plántula y de plántula a joven, son procesos claves en el ciclo de vida de este tipo de organismos (Janzen 1970, Jordano *et al.* 2007, Schmitz 2008). Esta situación

puede deberse principalmente a factores bióticos, como la mortalidad denso-dependiente, la cual puede explicarse a través del modelo de Janzen (op. cit.) y Connell (1971), el cual describe el éxito de reclutamiento como resultado de la distancia espacial al parental. En este sentido, el aumento significativo de la mortalidad en las tres primeras categorías, pudo deberse principalmente al consumo intensivo que realizan los cerdos de monte, *Tayassu pecari*, de los frutos de *M. flexuosa* debajo de las copas de las palmas madre (Medeiros-Prado 2013, Mendieta-Aguilar *et al.* 2015), que es proporcionalmente mayor que la dispersión (3:1) en esta misma población (Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego 2016). Además, la estrategia de forrajeo en grandes grupos que

SEGUNDA PARTE

éstos realizan (Beck 2006, Reyna-Hurtado *et al.* 2012, Galetti *et al.* 2015), ocasionan el pisoteo de las plántulas y de los jóvenes que no han alcanzado el tamaño suficiente para evadir el mismo (Brewer 2001, Wyatt y Silman 2004, Lazure *et al.* 2010). Conjuntamente, los factores abióticos como las oscilaciones de la inundación anual y el fenómeno del ENSO, pudieron haber afectado el establecimiento y sobrevivencia de estas categorías (Galeano *et al.* 2015). Particularmente, el fenómeno de La Niña reportado entre julio del 2010 y mayo del 2011 (IDEAM 2011), afectó seriamente esta región de la Amazonia colombiana con un déficit en el régimen de

precipitación y por consiguiente en el nivel de río durante este periodo (Urrego *et al.* en prensa). Ello afectó la producción de frutos, las tasas de dispersión y germinación de éstos, así como el establecimiento y supervivencia de las plántulas, favoreciendo la mortalidad denso-dependiente en estas categorías (Ponce-Calderón *et al.* 1996, Silva-Matos *et al.* 1999, Wyatt y Silman 2004, Martínez-Ramos *et al.* 2009).

Este proceso es evidente cuando se observa la estructura estable por categorías (*vector w*), donde se puede corroborar una clara disminución en el reclutamiento hacia las

categorías de jóvenes y Adultos I, en ambos periodos de estudio (Tabla 3), lo que pone en riesgo la viabilidad de esta población a largo plazo, a pesar de su aparente estabilidad. Esta estructura poblacional, la cual se desvía del típico modelo de estructura estable por edades de las poblaciones en equilibrio, podría deberse a dos factores importantes: 1) Por un lado, a los requerimientos de luz de especies emergentes (*especie secundaria de larga vida*), que no pueden incrementar su crecimiento de plántulas y jóvenes (Svenning y Balslev 1999, Nathan y Muller-Landau 2000, Gamba-Triminiño *et al.* 2011, Guarín *et al.* 2014) bajo la sombra del dosel (Figura 10). Este resultado que puede apoyarse en

la baja elasticidad del crecimiento (Tabla 5) encontrados tanto en este estudio, como en la población estudiada por Isaza (2015). Este autor propone que *M. flexuosa* presenta una fase inicial del ciclo de vida sin formación de tallos cercano a los 50 años, con una fase posterior de 45 años, que implicaría el inicio de la edad reproductiva de pre-adultos a adultos. Lo cual sugiere que la dinámica poblacional de esta especie, está sujeta a factores que modifican el microclima, y que se reflejan en la estructura poblacional. 2) Debido a que las primeras categorías requieren de un tiempo suficientemente largo para alcanzar cierta altura, la mortalidad asociada no solo a las tasas de herbivoría



Figura 9. Regeneración de *Mauritia flexuosa* en la población estudiada. Foto: J. G. Zamora-Abrego.



Figura 10. Filtro de luz que logra sobrepasar el dosel y llegar al sotobosque. Foto: J. G. Zamora-Abrego.



SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

y a la denso-dependencia, sino a demás al intenso pisoteo por parte de *Tayassu pecari* (Beck 2006, Reyna-Hurtado *et al.* 2012, Galetti *et al.* 2015), hace que el crecimiento se vea reflejado en las bajas la elasticidad obtenidas en este estudio. Por ejemplo, si comparamos la densidad poblacional en San Martín de Amacayacu de 2.736 ind/ha (Isaza 2015), con éste cananguchal donde fue de tan solo 347 ind/ha, en el mismo periodo de estudio, podríamos sugerir que estas diferencias se deben al manejo de la especie, principalmente al aclareo asociado a la forma de cosecha y el uso intensivo de frutos por parte de la comunidad de San Martín, que de cierta manera benefician el establecimiento y regeneración en esa zona. Ello asociado a una mayor disponibilidad de luz, y a influencia nula de los puercos de monte, que han menguado las densidades, ya que es un bosque con diferentes grados de intervención (Pinilla 2004, Ruiz *et al.* 2007, Otavo *et al.* 2013). Mientras que, en la población en estudio, la alta densidad de palmas adultas (169 adultos), así como la presencia de puercos de monte (Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego obs. pers.), no solo afecta la supervivencia, sino también el área basal y el crecimiento de las primeras categorías de tamaño, asociada a la sombra que las palmas adultas (por su densidad) producen en el sotobosque (Svenning y Balslev 1999, Vormisto *et al.* 2004, González *et al.* 2012, Galeano *et al.* 2015).

Por otro lado, esta aparente ausencia de crecimiento poblacional también puede deberse a la estrategia de historia de vida de estas especies de ciclos de vida largo (Franco y Silvertown 1990, Salguero-Gómez *et al.* 2016), donde la denso-dependencia juega un papel muy importante en el proceso de selección de aquellos

individuos más competitivos, para que sean éstos los que logren establecerse, y reclutar así a los adultos que perdurarán a largo plazo (Silva-Matos *et al.* 1999, Arango *et al.* 2010, Rüger *et al.* 2011, Lara-Vásquez *et al.* 2012). Esta estrategia se puede observar, si un individuo requiere cerca de 50 años para alcanzar el dosel (Zea 1997, Galeano y Bernal 2010, Isaza 2015), que es más del tiempo de vida reproductiva que tendría después de llegar a la madurez sexual. Este proceso se corrobora con base en la supervivencia observada de las palmas más altas (las tres categorías de palmas adultas, Tabla 3), que son a su vez las de más alta producción de frutos (Tabla 2). Supervivencia que puede mantener estable el crecimiento de la población, similar a lo reportado por Isaza (op.cit.) y Holm *et al.* (2008). Estos autores mostraron poblaciones de *M. flexuosa* de diferentes regiones que se mantienen en estasis ($\lambda = 1,004$ y $\lambda = 1,046$; respectivamente), independientemente de las condiciones particulares de cada sitio en donde crece la población. Asimismo, el bajo valor de elasticidad de la fecundidad estimada (Tabla 5), sugiere que esta estrategia es congruente con la de otras especies de palmas tropicales emergentes, como *Atrocaryum mexicanum*, *Euterpe oleracea*, y *Wettinia kalbreyeri*, que se mantienen constantes sin un crecimiento significativo (Piñero *et al.* 1984, Arango *et al.* 2010, Rüger *et al.* 2011, Lara-Vásquez *et al.* 2012).

Finalmente, los valores de λ obtenidos en ambos periodos de estudio sugieren que esta población se mantiene en un buen estado de conservación ($\lambda_{10-11} = 1,004$ y $\lambda_{11-12} = 1,000$), lo cual puede deberse a la lejanía de las comunidades humanas, que haría poco rentable la cosecha y extracción de frutos. Más aún Adultos II fue la

categoría que presentó la mayor contribución a la estasis de esta población (73%), señalando a esta categoría como la más importante para el mantenimiento de la misma. Si llegara a considerarse un potencial uso de las palmas, sería necesario establecer previamente una estrategia adecuada de manejo, protegiendo a los individuos que están entre los 22 y 34 metros de altura.

Bibliografía

- Acevedo-Quintero, J. F. y J. G. Zamora-Ábrego. 2016. Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical* 64 (1): 5-15.
- Allen, C. 1997. Frugivores: palms and conservation in Amazonia. Thesis M. Sc. University of Florida, Gainesville. 89 pp.
- Aquino, R. y F. Encarnación. 1986. Characteristics and use of sleeping sites in *Aotus* (Cebidae: Primates) in the Amazon lowland of Peru. *American Journal of Primatology* 11: 319-331.
- Arango, D. A., A. J. Duque y E. Muñoz. 2010. Dinámica poblacional de la palma *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical* 58 (1): 465-481.
- Barot, S., J. Gignoux, R. Vuattoux y S. Legendre. 2000. Demography of a savanna palm tree in Ivory Coast (Lamto): population persistence and life-history. *Journal of Tropical Ecology* 16: 637-655.
- Beck, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *Journal of Mammalogy* 87 (3): 519-530.
- Benton, T. G. y A. Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 14 (12): 467-471.
- Bodmer, R. E. 1990. Fruit patch size and frugivory in the lowland tapir, *Tapirus terrestris*. *Journal of Zoology (London)* 222: 121-128.
- Bodmer, R., R. Aquino y P. Puertas. 1997. Alternativas de manejo para la Reserva Nacional Pacaya Samiria: un análisis sobre el uso sostenible de la caza. Pp. 65-74. En: Fang, T., R. Bodmer, R. Aquino y M. Valqui (Eds.), *Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonia*. La Paz, Bolivia.
- Bodmer, R. E., R. Aquino y P. Puertas. 1999. Game animals, palms and people of the flooded forests: management, considerations for the Pacaya - Samiria National Reserve, Perú. Pp. 217-231. En: Padoch, C., J. M. Ayres, M. Pinedo-Vasquez, y M. Hendersc (Eds.), *Várzea, diversity, development, and conservation of amazonas whitewater floodplains*. The New York Botanical Garden, New York.
- Bonesso, M., I. Belloni y I. Benedetti. 2008. Harvesting effects and population ecology of the buriti palm (*Mauritia flexuosa* L. f., Arecaceae) in the Jalapão Region, Central Brazil. *Economic Botany* 62 (2): 171-181.
- Borgoft-Pedersen, H. y H. Balslev. 1993. Palmas útiles. Especies ecuatorianas para agroforestería y extractivismo. Ediciones Abya-Yala. Quito. 158 pp.
- Brewer, S. W. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos* 92: 245-255.
- Brightsmith, D. y A. Bravo. 2006. Ecology and management of nesting blue-and-yellow macaws (*Ara ararauna*) in *Mauritia* palm swamps. *Biodiversity and Conservation* 15: 4271-4287.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.
- Caswell, H. 2001. Matrix population model: construction, analysis and interpretation. Second Edition. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. 722 pp.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-310. En: Boer P. J. y G. R. Gradwell (Eds.), *Dynamics of populations*. Proceedings of the advanced study institution on dynamics of numbers in populations,

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

- Oosterbeek, Centre for Agriculture Publishing and Documentation, Wageningen.
- Contreras, C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89-102.
 - Crone, E. E., E. S. Menges y M. M. Ellis. 2011. How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters* 14: 1-8.
 - Crone, E. E., M. M. Ellis y W. F. Morris. 2013. Ability of matrix models to explain the past and predict the future of plant populations. *Conservation Biology* 27: 968-978.
 - Crouse, D. T., L. B. Crowder y H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412-1423.
 - de Kroon, H., A. Plaiser, J. M. Van Groenendaal y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
 - de Kroon, H., J. V. Groenendaal y J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
 - Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103: 349-359.
 - Franco, M. y J. Silvertown. 1990. Plant demography: what do we know. *Evolutionary Trends in Plants* 4 (2): 74-76.
 - Franco, M. y J. Silvertown. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 1341-1348.
 - Franco, M. y J. Silvertown. 2004. A Comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85 (2): 531-538.
 - Galeano, G. y R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia, guía de campo. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Naturales. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, D.C. 688 pp.
 - Galeano, A., L. Urrego, M. Sánchez y M. C. Peñuela. 2015. On spatio-temporal distribution of natural regeneration of *Mauritia flexuosa* in a community in the southern Colombian Amazonia. *Aquatic Botany* 123: 47-53.
 - Galetti, M., H. Camargo, T. Siqueira, A. Keuroghlian, C. I. Donatti y M. L. S. P. Jorge, F. Pedrosa, C. Z. Kanda y M. C. Ribeiro. 2015. Diet overlap and foraging activity between feral pigs and native peccaries in the Pantanal. *Plos One* 10 (11): e0141459. doi:10.1371/journal.pone.0141459.
 - Gamba-Trimino, C., R. Bernal y J. Bittner. 2011. Demography of the clonal palm *Preslea acuminata* in the Colombian Andes: sustainable household extraction of palm hearts. *Tropical Conservation Science* 4 (4): 386-404.
 - González, M., R. A. Parrado-Rosselli, y R. López-Camacho. 2012. Estructura poblacional de la palma *Iriartea deltoidea*, en un bosque de tierra firme de la Amazonia colombiana. *Caldasia* 34 (1): 187-204.
 - Guarín, J. R., J. I. del Valle y C. A. Sierra. 2014. Establishment phase, spatial pattern, age, and demography of *Oenocarpus bataua* var. *bataua* can be a legacy of past loggings in the Colombian Andes. *Forest Ecology and Management* 328: 282-291.
 - Hansen, M. J. y S. D. Wilson. 2006. Is management of an invasive grass *Agropyron cristatum* contingent on environmental variation? *Journal of Applied Ecology* 43: 269-280.
 - Haugaasen, T. y C. A. Peres. 2005. Primate assemblage structure in amazonian flooded and unflooded forests. *American Journal of Primatology* 67 (2): 243-258.
 - Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 352 pp.
 - Hernández-Apolinar, M., T. Valverde y S. E. Purata. 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in southern Mexico: an evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management* 223: 139-151.
 - Holm, J. A., C. J. Millery y W. P. Cropper Jr. 2008. Population dynamics of the dioecious Amazonian palm *Mauritia flexuosa*: simulation analysis of sustainable harvesting. *Biotropica* 40 (5): 550-558.
 - Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions for a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
 - IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales). 2011. Datos sistema de información nacional ambiental. Leticia, Colombia. In: <http://institucional.ideam.gov.co/jsp/clima>.
 - Isaza, C. 2015. Evaluación del efecto de la cosecha de frutos en la dinámica poblacional de tres especies de palmas. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, Colombia. 287 pp.
 - Isaza, C., G. Galeano y R. Bernal. 2013. Manejo actual de *Mauritia flexuosa* para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana. Pp. 243-273. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), *Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. 344 pp.
 - Lazure, L., M. Bachand, C. Ansseau y J. S. Almeida-Cortez. 2010. Fate of native and introduced seeds consumed by captive white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari*, Link 1795 and *Pecari tajacu*, Linnaeus 1758) in the Atlantic rainforest, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 70 (1): 47-53.
 - Lefkovich, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21 (1): 1-18.
 - Lemos-Espinal, J. A., R. I. Rojas-González y J. J. Zúñiga-Vega. 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Primera edición. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México. 157 pp.
 - Martínez-Ramos, M., N. P. R. Anten y D. D. Ackerly. 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understory tropical rain forest palm. *Journal of Ecology* 97: 1050-1061.
 - Medeiros-Prado, H. 2013. Feeding ecology of five Neotropical ungulates: a critical review. *Oecologia Australis* 17 (4): 459-473.
 - Mendieta-Aguilar, G., L. F. Pacheco y A. I. Roldán. 2015. Dispersión de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) por frugívoros terrestres en Laguna Azul, Beni, Bolivia. *Acta Amazónica* 45 (1): 45-56.
 - Mills, L. S. 2007. Conservation of wildlife populations: demography, genetics, and

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

- management. Blackwell Publishing, Massachusetts. 407 pp.
- Nathan, R. y C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 7 (7): 278-285.
 - Núñez, L. A. y J. Carreño. 2013. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. Pp. 119-150, En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), *Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
 - Otavo, S. E., A. Parrado-Rosselli, y J. A. Noriega. 2013. Superfamilia Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) como elemento bio-indicador de perturbación antropogénica en un Parque Nacional Amazónico. *Revista de Biología Tropical* 61 (2): 735-752.
 - Padoch, C. 1988. Aguaie (*Mauritia flexuosa* L.f.) in the economy of Iquitos, Peru. *Advances in Economic Botany* 6: 214-224.
 - Pérez, K. E. y F. J. Mijares. 2013. Distribución, composición, estructura y estado de conservación de los morichales en el departamento de Arauca, Colombia. Pp. 99-118. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-Boscán (Eds.), *Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
 - Picó, F.X. 2002. Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la biología de conservación. *Ecosistemas* 3: En línea: <http://www.aeet.org/ecosistemas/023/investigacion2.htm>
 - Pinard, M. A. y F. E. Putz. 1992. Population matrix models and palm resource management. *Bulletin Institute Francais d'etudes Andines* 21: 637-649.
 - Pinilla, M. C. 2004. Uso del paisaje en el sector sur del Parque Natural Nacional Amacayacu (Amazonas-Colombia). *Cuadernos Desarrollo Rural* 53: 133-156.
 - Piñero, D., M. Martínez-Ramos y J. Sarukhán. 1984. A population model of *Atrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
 - Ponce-Calderón, M. E. 2002. Patrón de caída de frutos en *Mauritia flexuosa* L. f. y fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas. *Acta Botánica Venezuelica* 25 (2): 119-142.
 - Ponce-Calderón, M. E., J. Brandín, V. González-B. y M. A. Ponce. 1996. Causas de mortalidad en plántulas de *Mauritia flexuosa* L.f. (palma moriche) en los llanos Centro Orientales de Venezuela. *Ecotropicos* 9 (1): 33-38.
 - Ponce-Calderón, M. E., J. Brandín, M. A. Ponce y V. González-B. 1999. Germinación y establecimiento de plántulas de *Mauritia flexuosa* L. F. (Arecaceae) en los llanos sur-orientales del Estado Guárico, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 22 (1): 167-183.
 - Ponce-Calderón, M. E., F. W. Stauffer, M. Lourdes-Olivo y M. A. Ponce. 2000. *Mauritia flexuosa* L. F. (Arecaceae). A revision of its use and conservation status in the Amazon Basin, with particular emphasis on Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 23: 19-46.
 - Rentería, S. I. 1996. Oferta de las especies vegetales promisorias de la Amazonia, Tomo II: El ají (*Capsicum sinense* Jacq.), el guamo largo (*Inga edulis* Martius), el moriche (*Mauritia flexuosa* Linnaeus f.), el anón amazónico (*Rollinia mucosa* (Jacq.) Baill.), el maraco (*Theobroma bicolor* H. & B.) y el copoazu (*Theobroma grandiflorum* Will. ex Spreng.). Instituto SINCHI. Informe preliminar. 78 pp.
 - Reyna-Hurtado, R., C. A. Chapman, S. Calme, y E. J. Pedersen. 2012. Searching in heterogeneous and limiting environments: foraging strategies of white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*). *Journal of Mammalogy* 93 (1): 124-133.
 - Ruiz, S. L., E. Sánchez, E. Tabares, A. Prieto, J. C. Arias, R. Gómez, D. Castellanos, P. García, y L. Rodríguez (Eds.). 2007. Diversidad biológica y cultural del sur de la Amazonia colombiana - Diagnóstico. Corpoamazonia, Instituto Humboldt, Instituto Sinchi, UAESPNN, Bogotá D.C., Colombia. 636 pp.
 - Rüger, N., U. Berger, S. P. Hubbell, G. Vieilledent, y R. Condit. 2011. Growth strategies of tropical tree species: disentangling light and size effects. *Plos One* 6 (9): e25330. doi:10.1371/journal.pone.0025330.
 - Salguero-Gómez, R. y H. de Kroon. 2010. Matrix projection models meet variation in the real world. *Journal of Ecology* 98: 250-254.
 - Salguero-Gómez, R., O. R. Jones, E. Jongejans, S. P. Blomberg, D. J. Hodgson, C. Mbeau-Ache, P. A. Zuidema, H. de Kroon, y Y. M. Buckley. 2016. Fast-slow continuum and reproductive strategies structure plant life-history variation worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 113 (1): 230-235.
 - Schmitz, O. J. 2008. Herbivory from individuals to ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 133-152.
 - Silva-Matos, D. M., R. P. Freckleton, y A. R. Watkinson. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650.
 - Silvertown, J., M. Franco y E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10 (2): 591-597.
 - Svenning, J. C. y H. Balslev. 1999. Microhabitat-dependent recruitment of *Iriartea deltoidea* (Arecaceae) in Amazonian Ecuador. *Ecotropica* 5: 69-74.
 - Toro-Vanegas, E. 2014. Fenología y producción de frutos de *Mauritia flexuosa* L.F. en canangunchales del sur de la Amazonia colombiana. Tesis de Maestría. Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia. 37 pp.
 - Trujillo-González, J. M., M. A. Torres-Mora y E. Santana-Castañeda. 2011. La palma de Moriche (*Mauritia flexuosa* L.f.) un ecosistema estratégico. *Orinoquia* 15 (1): 62-70.
 - Urrego, L. E. 1987. Estudio fenológico preliminar de la fenología de la Canangucha (*Mauritia flexuosa* L. F.). *Colombia Amazónica* 2: 57-81.
 - Urrego, L. E. 1997. Los bosques inundables en el Medio Caquetá: Caracterización y sucesión. Serie estudios en la Amazonia colombiana, Fundación Tropenbos Colombia Volumen XIV. 335 pp.
 - Urrego, L. E., A. Galeano, C. Peñuela, M. Sánchez y E. Toro. En prensa. Climate related phenology and fruit production of a *Mauritia flexuosa* population in the Colombian Amazonia.
 - Valverde, T. y J. Silvertown. 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545-562.
 - van Groenendael, J., H. de Kroon y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 264-269.
 - van Tienderen, P. H. 2000. Elasticities and the link between demographic and evolutionary dynamics. *Ecology* 81: 666-679.
 - Vasquez, R., y A. H. Gentry. 1989. Use and misuse of forest-harvested fruits in the Iquitos area. *Conservation Biology* 3: 350-361.
 - Vormisto, J., T. Hanna y O. Jan. 2004. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: what is the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science* 15: 485-494.
 - Williams, B. K., J. D. Nichols y M. J. Conroy. 2002. Analysis and management of animal populations: modeling, estimation, and decision making. San Diego. California. Academic Press. 817 pp.
 - Wisdom, M. J., L. S. Mills y D. F. Doak. 2000. Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology* 81: 628-641.
 - Wyatt, J. L. y M. R. Silman. 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia* 140: 26-35.

SEGUNDA PARTE

- Zea, C. E. 1997. Demografía de *Mauritia flexuosa* en una sábana mal drenada de la Orinoquia Colombiana and sus aplicaciones en la evaluación de alternativas de manejo. Trabajo de grado Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias. Bogotá. 185 pp.





5. ANÁLISIS ESPACIAL DE LOS VISITANTES FLORALES Y POLINIZADORES DEL MORICHE (*Mauritia flexuosa*: ARECACEAE) EN COLOMBIA

Luis Alberto Núñez A. y Javier Carreño B.

Resumen

Se colectaron, compararon y definieron los polinizadores de *Mauritia flexuosa* para siete localidades en Colombia. Se analizaron 42 muestras, seis por localidad, tres por palmas masculina y femenina. Se registró la composición, se calcularon abundancias relativas y riqueza, se determinó la similaridad en composición, riqueza y abundancia entre localidades y se definieron los polinizadores en cada población. *Mauritia flexuosa* fue visitada por 107 especies de insectos, el 50 y 75% de especies permanecieron constantes entre localidades. Sin embargo, la composición y riqueza mostraron diferencias entre poblaciones de la Amazonia (Amazonas, Guaviare, Putumayo) y Orinoquia (Arauca, Casanare y Meta). Especies de Curculionidae, Nitidulidae (Coleoptera) y Apidae (Himenoptera) fueron las mejor representadas e importantes en la polinización. Por su abundancia, comportamiento y polen transportado, los principales polinizadores fueron *Mystrops dalmasi*, *Grasidius* sp. 1, *Grasidius* sp. 2, *Grasidius* sp. 3, *Phytotribus* sp. 1, *Phyllotrops* sp. 2, *Celetes* sp. 2 y *Trigona amalthea*, presentes en todas las poblaciones. Se presentan dos grupos

de insectos, los generalistas que ocultan un reducido número de especialistas, eficientes polinizadores todos asociados íntimamente con la palma ya que realizan su ciclo de vida en las inflorescencias y mueven el polen a lo largo de la distribución de la palma.

Palabras clave: Amazonia. Insectos especialistas. Morichales. Orinoquia.

Introducción

Debido a la gran variedad de atributos ecológicos, económicos, y culturales asignados a la palma de moriche, canagucha, aguaje o buriti como es conocida *Mauritia flexuosa*, ésta ha sido considerada como una de las palmas silvestres neotropicales más importantes (Galeano y Bernal 2010). Dentro de los principales aportes económicos sobresale la producción de frutos que son aprovechados y comercializados en las principales ciudades aledañas a poblaciones silvestres de la palma. Los frutos se comercializan por ser una importante fuente de vitamina A, proteínas, aceites, carbohidratos y es la base para la producción de aceites, bebidas refrescantes o consumo directo de los frutos (Balick 1982,

SEGUNDA PARTE



M. Portocarrero-Aya

Henderson *et al.* 1995, Galeano y Bernal 2010, Isaza *et al.* 2013).

Debido a que *M. flexuosa* es una palma dioica la función masculina y femenina se encuentra separada en individuos diferentes, con lo cual el dioicismo determina que la fertilización de las flores, necesaria para la formación de frutos, dependa de la polinización cruzada que se realiza a partir del movimiento de polen entre diferentes individuos de cada población (Núñez y Carreño 2013).

En palmas en general y en *Mauritia flexuosa* en particular, la polinización es realizada principalmente por una gran variedad de insectos, los cuales acceden a las inflorescencias, atraídos por el aroma floral y en busca del abundante polen que estas producen. Para los insectos es un recurso indispensable para el inicio de su reproducción y para completar las fases de desarrollo de los estadios inmaduros, durante su ciclo biológico (Núñez y Carreño 2013).

Debido a que la supervivencia de los polinizadores depende de la palma, y la fertilización y formación de frutos dependen del movimiento de polen que realizan los insectos cuando acceden a las inflorescencias, se genera una dependencia mutua y sistemas especializados de polinización (Henderson 1986, Núñez y Carreño 2013, Núñez *et al.* 2015).

Considerando lo anterior, los principales aportes en polinización en *Mauritia flexuosa* han sido presentados por Ervik (1993), Storti (1993), Abreu (2001), Núñez y Carreño (2013) y Khorsand y Koptur (2013). Estos estudios muestran tres tipos de polinización en la palma. El primero, una fuerte participación de insectos como polinizadores (Storti op. cit., Abreu op.

cit., Ervik 1993, Núñez y Carreño op. cit., Nogueira 2013, Khorsand y Koptur op. cit.); el segundo, polinización anemófila (Khorsand y Koptur op. cit.); y el tercero aún poco evaluado, la ambofilia que consiste en la participación conjunta entre insectos y viento. Aunque existe información de base importante sobre la estrategia de reproducción de *Mauritia flexuosa*, los aspectos biológicos y ecológicos de los visitantes y polinizadores, han sido poco estudiados. Por ejemplo la composición de visitantes florales y polinizadores, la variación en tiempo y en espacio, así como la cualificación y cuantificación de cada especie. Igualmente, se desconoce la identificación taxonómica de los principales grupos asociados a las inflorescencias, los tiempos y fases de los insectos que realizan los ciclos de vida o se desarrollan dentro de las inflorescencias, entre otros muchos aspectos. En este estudio se trata de dar a conocer la composición, proporción, función y posible variación espacial de la entomofauna que visita las inflorescencias de *Mauritia flexuosa*.

Materiales y métodos

Área de estudio

Para evaluar la variación espacial de los visitantes florales se realizaron colectas de todos los insectos que visitaron inflorescencias masculinas y femeninas de *Mauritia flexuosa* en siete localidades de Colombia, cada una en un departamento diferente donde hay presencia de poblaciones silvestres de la palma (Tabla 1, Figura 1).

Especie de estudio

Mauritia flexuosa L. es una palma dioica de hasta 35 m de altura, ampliamente distribuida en suelos hidromórficos en las tierras bajas del Amazonas y el Orinoco, donde forma densos palmares (Henderson

Tabla 1. Localidades de colecta de visitantes florales de *Mauritia flexuosa* en Colombia.

No.	Departamento	Localidad	Coordenadas
1	Amazonas	El Zafire, Leticia	3° 25' 21, 22" S -69° 48' 04,86" O
2	Arauca	Arauca, Arauca	7° 03' 34, 56" N - 70° 48' 12, 04 O
3	Casanare	Yopal, Vereda Morichal	5° 11' 58, 33" N -72° 19' 03, 96" O
4	Caquetá	Vereda las Margaritas, Florencia	1° 32' 21.05" N -75° 28' 29.29 O
5	Guaviare	San José del Guaviare	2° 31' 06, 79" N -72° 36' 15, 20" O
6	Meta	Las Unamas, San Martín	3° 43' 03, 26" N -73° 42' 23, 27" O
7	Putumayo	Centro Experimental Amazónico Mocoa	1° 04' 56, 09" N -76° 37' 57, 70" O

et al. 1995), aunque también comunidades florísticamente complejas (Householder y Wittmann 2016). Ocupa extensas áreas de las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco, en Perú, Venezuela, Brasil, Bolivia, Colombia y Guyana. En Colombia se encuentra en los Llanos Orientales, en el piedemonte andino y en formaciones de sabana y selva húmeda de la Amazonia y Orinoquia (Henderson *et al.* op. cit., González-B. 2016).

Métodos

Para determinar la variación espacial en este estudio, se analizaron 42 muestras de visitantes florales, seis muestras por localidad, tres de las cuales correspondieron a inflorescencias masculinas y tres femeninas de diferentes individuos en cada población muestreada. Para colectar las muestras se accedió directamente a las inflorescencias usando escaleras de aluminio o equipo de ascenso según la altura de la palma. Cada una de las 42 inflorescencias fue embolsada, y con fuertes sacudidas se logró que los insectos cayeran dentro de la bolsa. Una muestra corresponde a todos los visitantes que caían dentro luego del procedimiento

anterior. Cada especie de insecto obtenido de las muestras fue montado, etiquetado y fotografiado. Para cada uno de los visitantes se evaluó la abundancia, comportamiento y frecuencia.

Abundancia. Se calculó a partir de la suma del conteo de los individuos de cada una de las especies en cada colecta. Las abundancias relativas se calcularon como la suma de las abundancias parciales de cada colecta. Se categorizó cada una de las especies de visitantes como muy abundantes*** cuando su número se encuentran entre 300 y 1.000 individuos; Abundantes** cuando las especies presentaban abundancias entre 50 y 299 individuos; raras* cuando las especies presentaban entre 5 y 49 individuos; Esporádicos + cuando las especies presentaban 1-4 individuos; Ausentes – cuando no se registraron visitantes en alguna de las dos inflorescencias.

Comportamiento. Por medio de observaciones directas sobre las inflorescencias masculinas como femeninas se registró la actividad de cada especie visitante. Las observaciones se realizaron desde el inicio

SEGUNDA PARTE

de la antesis hasta el momento de la senescencia de las flores masculinas y la fertilización de las flores femeninas, el tiempo de evaluación fue, aproximadamente, cada 4 horas durante la mayor actividad de los visitantes sobre las inflorescencias. Se evaluó la frecuencia de los visitantes, hora de la llegada a la flor y salida de ella, actividad dentro de las flores, recurso aprovechado, permanencia en la flor y contacto con los estigmas en las flores femeninas.

Frecuencia. La frecuencia expresada en porcentaje, se calculó dividiendo el número de palmas en el que cada especie de visitante fue observado, sobre el número total de plantas estudiadas ($n=42$). De acuerdo a lo anterior, se clasificó a los visitantes florales en cuatro categorías: especies frecuentes (Fr), presentes en más del 75% de las colectas; especies accesorias (Ac), presentes entre el 55 y 65%

de las colectas; especies ocasionales (Oc), presentes entre el 35 y 45%; especies esporádicas (Es), presentes en menos del 25% de las colectas y Ausentes (-), cuando no se registraron visitantes en alguna de las dos inflorescencias.

Definición de polinizadores

El papel de cada visitante en la polinización de *Mauritia flexuosa*, en las poblaciones de cada localidad muestreada, se determinó a partir de un análisis de cantidad (abundancias) de insectos que llegaron a las flores de la inflorescencias femeninas y el conteo de la cantidad de polen transportado en el cuerpo de cada insecto. Siguiendo la metodología de Núñez *et al.* (2005), la calidad en la polinización se evaluó a partir del conteo de cargas polínicas, de una muestra de 10 individuos de cada especie de insecto que llegó a cada inflorescencia femenina. Se categorizaron los visitantes

en cuatro grupos: 1) polinizadores principales con alta eficiencia (Pae); 2) polinizadores secundarios con baja eficiencia (Bae); 3) polinizadores ocasionales (Poc) y 4) insectos visitantes sin participación en la polinización (Nop).

Resultados

Las inflorescencias de *Mauritia flexuosa* fueron visitadas por un amplio espectro de visitantes tanto en abundancia como en diversidad. En total, y a lo largo del área de distribución de la palma, se encontraron 104 especies de insectos y tres especies de arácnidos (Anexo 1). Entre los insectos, el orden Coleoptera fue el más diverso con 38 especies, seguido de Diptera con 11, Hymenoptera con nueve y Hemiptera con cinco. Las familias con el mayor número de especies fueron Curculionidae con 17 especies, seguido de Apidae con seis, Chrysomelidae con cinco, Nitidulidae y Syrphidae con tres, y Staphylinidae, Scarabaeidae, Anthoridae, Drosophilidae, Muscidae y Phoridae con dos cada una. La composición de visitantes florales de *M. flexuosa* siguió un mismo patrón ya que se mantuvo

constante en todos los puntos muestreados (Figura 2).

El número de especies de insectos que acceden a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa* permaneció constante entre localidades y al igual que la composición no presentó diferencias significativas de visitantes florales entre las localidades (Kruskal-Wallis $p=0,097$). Las inflorescencias masculinas de poblaciones de *M. flexuosa* que recibieron mayor número de especies visitantes florales fueron las de los departamentos de Casanare, Amazonia y Meta. Cada una fue visitada por más de 50 especies de insectos, mientras que Putumayo y Guaviare fueron menos visitadas con 37 y 32 especies, respectivamente (Figura 3a). Las especies de visitantes florales acceden y se concentran principalmente en las inflorescencias masculinas las cuales fueron visitadas en promedio por 45 especies de insectos, mientras que las inflorescencias femeninas fueron visitadas en promedio por 19 especies de insectos (Figura 3b), este patrón se repitió a lo largo de todas las localidades muestreadas.

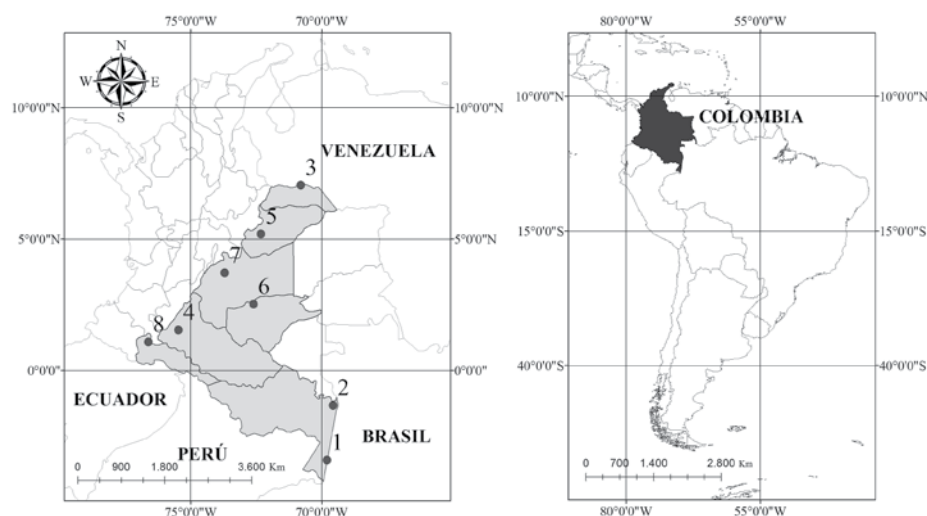


Figura 1. Distribución de las localidades y puntos de muestreo de poblaciones silvestres de *Mauritia flexuosa* en Colombia.

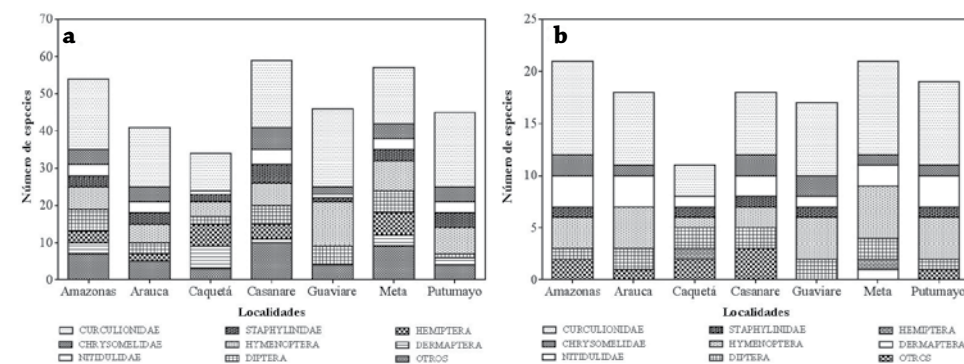


Figura 2. Riqueza por familia de insectos visitantes florales de *Mauritia flexuosa* en siete localidades de Colombia: a) inflorescencia masculina; b) inflorescencia femenina.



M. Portocarrero-Aya



M. Portocarrero-Aya

SEGUNDA PARTE

Aunque los grupos de insectos y el número de especies no cambian a lo largo de las comunidades muestreadas, las especies de insectos son diferentes entre localidades (Tabla 2). El análisis de similitud a partir del análisis de clúster (Figura 4), mostró que las especies de insectos que visitan las poblaciones de *M. flexuosa* en el Caquetá, difieren al resto de localidades y las especies de visitantes que se distribuyen en la región del Amazonas (Amazonas, Guaviare, Putumayo) son muy diferentes a los insectos que visitan las inflorescencias en las poblaciones de la palma en la región del Orinoco (Arauca, Casanare y Meta).

Los porcentajes de similitud pareada de visitantes florales entre poblaciones de la cuenca Amazónica y de la Orinoquia estuvieron tan sólo entre el 21 y 50%, mientras que entre poblaciones de cada cuenca alcanzaron porcentajes de similitud de visitantes entre 69 y 78% en el Orinoco; y entre 56 y 72 % en poblaciones de la cuenca amazónica (Tabla 2). El análisis de ordenamiento con la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (NMSD) (Figura 5), confirma las diferencias entre los visitantes florales que acceden a las inflorescencias de *M. flexuosa* en Caquetá y el resto de poblaciones de las otras localidades y de igual

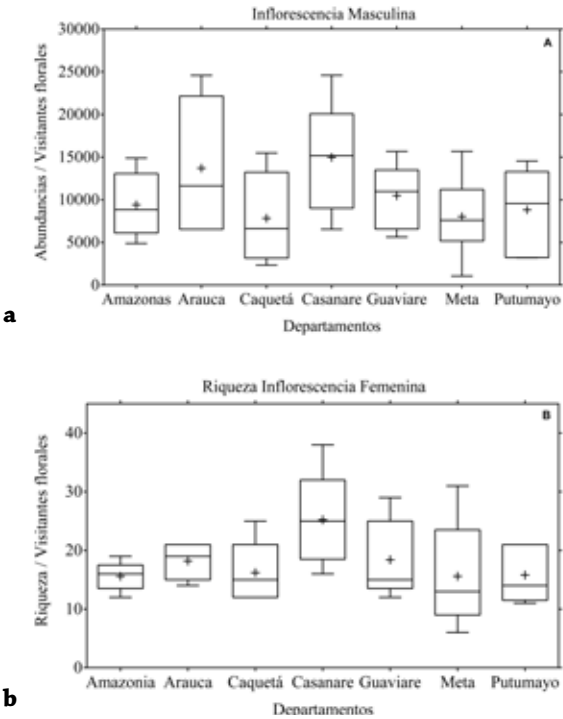


Figura 3. Variación de la riqueza insectos visitantes en inflorescencias de *Mauritia flexuosa* en algunos departamentos de Colombia: a) inflorescencias Masculinas; b) inflorescencias femeninas.

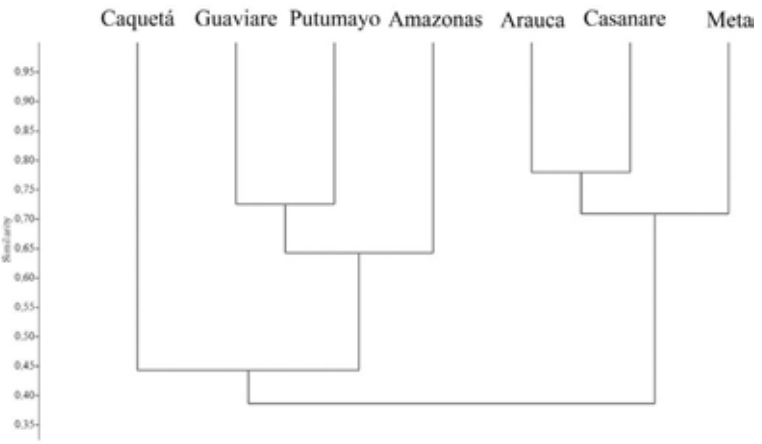


Figura 4. Análisis de clúster de las especies de visitantes florales agrupados por localidades muestreadas utilizando el coeficiente de Bray-Curtis.

Tabla 2. Análisis de similitud pareada (según distancia de Bray-Curtis) de visitantes florales de *Mauritia flexuosa* por localidades en Colombia.

	Amazonas	Arauca	Caquetá	Casanare	Guaviare	Meta	Putumayo
Amazonas	1	0,44	0,5	0,49	0,72	0,54	0,56
Arauca	0,44	1	0,32	0,78	0,45	0,69	0,25
Caquetá	0,5	0,32	1	0,38	0,4	0,46	0,43
Casanare	0,49	0,78	0,38	1	0,4	0,72	0,28
Guaviare	0,72	0,45	0,4	0,4	1	0,36	0,72
Meta	0,54	0,69	0,46	0,72	0,36	1	0,21
Putumayo	0,56	0,25	0,43	0,28	0,72	0,21	1

manera el agrupamiento por similitud en la composición entre poblaciones de en la cuenca del Amazonas y las del Orinoco.

Abundancia

Las abundancias de los visitantes florales de *M. flexuosa* presentaron un patrón similar

en todas las localidades muestreadas y entre las inflorescencias masculinas y femeninas. El patrón de abundancias se caracterizó por tener pocas especies muy abundantes y la gran mayoría de las especies con pocos individuos. En ambos tipos de inflorescencias y en todas las localidades

SEGUNDA PARTE



M. Portocarrero-Aya

donde se colectaron visitantes florales, las especies de Nitidulidae fueron los más abundante, seguido de Curculionidae y Apidae (Figura 6). En todos los casos los coleópteros de la familias Nitidulidae y Curculionidae específicamente *Mystrops dalmasi*, *Grasidius* sp. 1, *Grasidius* sp. 3, *Phytotribus* sp. 1, fueron los insectos más

abundantes y conformaron entre todos cerca del 85% de las abundancias en todas las muestras.

El número de insectos que visitaron en promedio las inflorescencias en fase femenina fue menor que en la fase masculina (Figura 7). Las inflorescencias masculinas

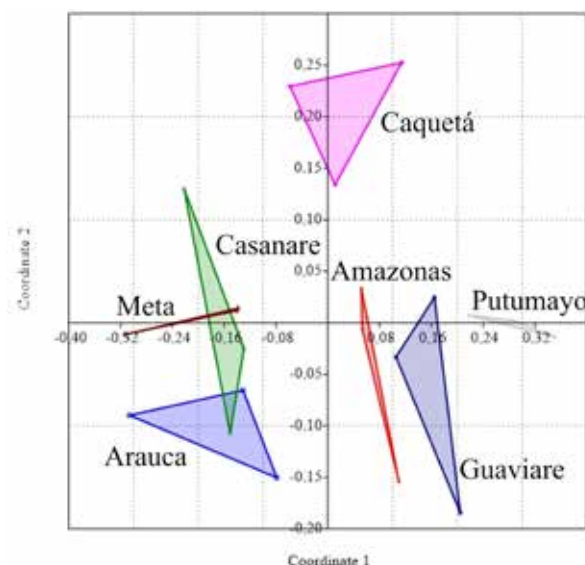


Figura 5. Escalamiento multidimensional no métrico (NMSD) de los insectos visitantes de *Mauritia flexuosa* para siete localidades en Colombia.

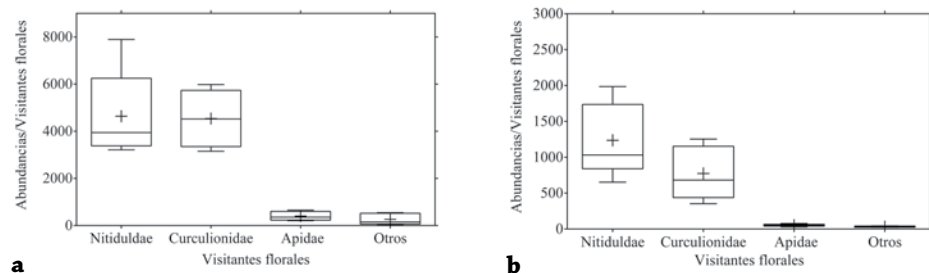


Figura 6. Abundancias de los principales visitantes florales en inflorescencias de *Mauritia flexuosa*: a) inflorescencia masculina; b) inflorescencia femenina.

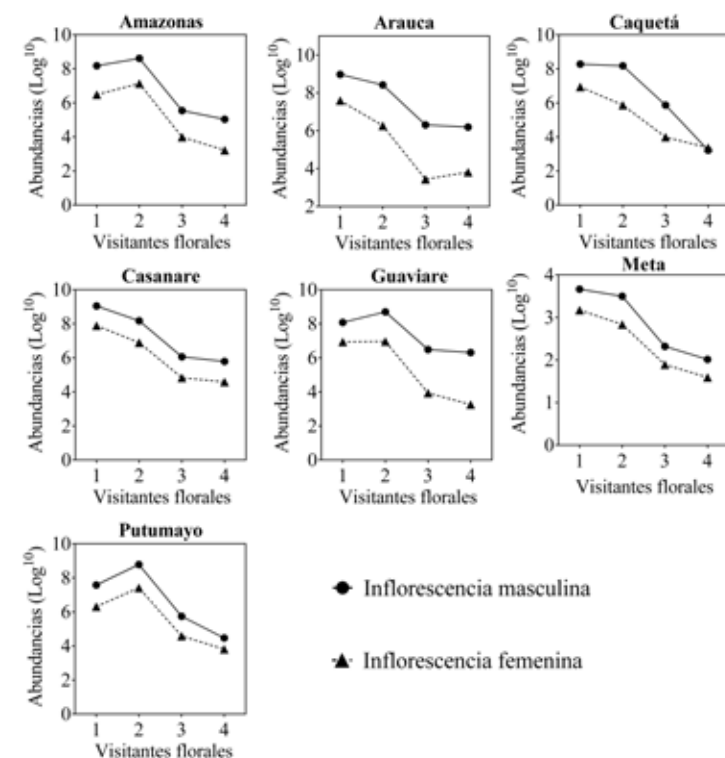


Figura 7. Análisis de intervalo de abundancia de los visitantes florales en inflorescencias masculinas y femeninas de *Mauritia flexuosa* en Colombia.

fueron visitadas por 10.427 ± 5.706 ($n=42$) insectos, mientras que las femeninas, fueron visitadas por 2.135 ± 1.560 ($n=42$). Las localidades con un mayor número de visitantes florales en individuos en fase masculina y femenina fueron Casanare con 14.981 ± 2.693 ($n=6$) y 3.114 ± 2.141 ($n=6$) respectivamente, seguido de Arauca con 13.718 ± 7.801 ($n=6$) y 2.575 ± 1.713 ($n=6$) y Guaviare con 10.491 ± 1.563 ($n=6$) y 2.178 ± 2.200 ($n=6$). Las localidades con un menor número de visitantes fueron Putumayo con 8.836 ± 5.109 ($n=6$) y 1.748 ± 1.266 ($n=6$), y Meta con 8.037 ± 1.937 ($n=6$) y 19.827 ± 1.295 ($n=6$).

Comportamiento

Los visitantes florales de *Mauritia flexuosa* que accedieron a las inflorescencias masculinas y femeninas siguieron un mismo patrón de comportamiento. Llegaron a la inflorescencia al final de la tarde (18:30 a 20:00 horas) del primer día y todos los días mientras habían flores activas y funcionales. La llegada en todos los casos coincidió con la hora de apertura de los botones florales y la liberación del aroma floral. A medida que las flores entraban en antesis, una nube de visitantes con varias especies mezcladas accedía a las flores. La gran mayoría de visitantes se concentró

SEGUNDA PARTE

en las inflorescencias masculinas. Allí consumían el abundante polen que las flores producen, luego se observó que los insectos realizaban copulas y buscaban sitios para ovipositar. A los pocos días era posible observar gran cantidad de larvas de Nitidulidae y Curculionidae en las raquillas de las inflorescencias masculinas (Figura 8). En las inflorescencias femeninas, el comportamiento de los visitantes

varió en la permanencia y la actividad en la inflorescencia. La hora de llegada fue similar entre las 18:30 a 20:00 horas y la nube de visitantes correspondió principalmente a especies de coleópteros incluyendo *Mystrops dalmasi*, *Grasidius* sp. 1, *Grasidius* sp. 3, *Phytotribus* sp. 1 y varias especies de abejas meliponinas. Estos insectos accedían a las flores y tenían contacto con los estigmas pero abandonaban la flor al no

encontrar recompensa; algunos de ellos se concentraban en los estaminoidios por unos segundos y nuevamente volaban hacia otra flor, comportamiento que se repetía durante varias horas hasta que abandonaban la inflorescencia definitivamente.

Definición de polinizadores

La eficiencia en el transporte de polen por parte de los insectos que visitan las flores de *Mauritia flexuosa* fue muy diferente entre especies y grupos de insectos (Anexo

1). Basados en atributos como abundancia, comportamiento y de cargas polínicas de todas las especies de insectos que acceden a las inflorescencias femeninas, tan sólo especies como *Mystrops dalmasi*, *Grasidius* sp. 1, *Grasidius* sp. 2, *Grasidius* sp. 3, *Phytotribus* sp. 1, *Phyllotrops* sp. 2, *Celetes* sp. 2 y *Trigona amalthea*, participaron en la polinización. En todas las poblaciones *Mystrops dalmasi* (Nitidulidae), *Grasidius* sp. 1, *Grasidius* sp. 2, *Grasidius* sp. 3, *Phytotribus* sp. 1, *Phyllotrops* sp. 2, *Celetes* sp. 2 (Curculionidae), fueron los insectos que



Figura 8. Registro de los principales insectos visitantes en flores de *Mauritia flexuosa* en Colombia. a-b) *Mystrops* (Nitidulidae); c-f) gorgojos (Curculionidae); g-h) abejas (Apidae-Meliponini); i) Avispa (Vespidae). Fotos: J. Carreño (a, b, c y d), L. A. Núñez A. (e, f, g, h e i).



M. Portocarrero-Aya

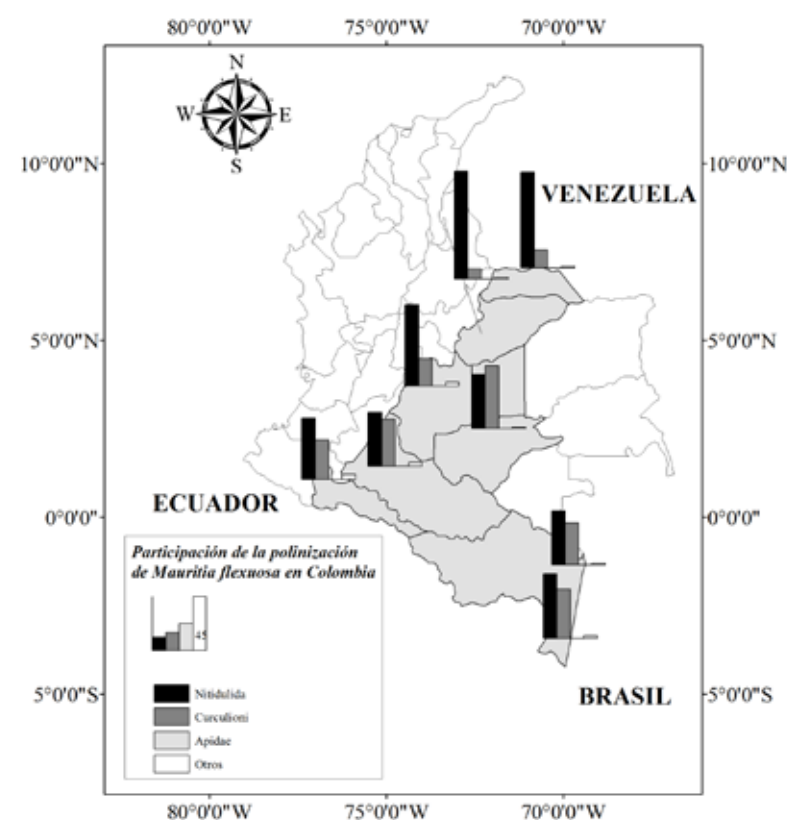


Figura 9. Distribución porcentual de la participación de grupos de polinización a lo largo de la distribución de *Mauritia flexuosa* en Colombia.

SEGUNDA PARTE



M. Portocarrero-Aya

transportaron polen en *M. flexuosa* (Figura 9). Otras especies como abejas (Apidae), Moscas (Diptera) y las restantes especies de Curculionidae, aunque eventualmente pueden ser polinizadores son poco eficientes, por la abundancia con las que acceden a las inflorescencias. Ello determina que sean polinizadores secundarios.

Discusión

La alta diversidad y abundancia de insectos en las inflorescencias y flores de *Mauritia flexuosa*, es un fenómeno común en palmas. Por ejemplo, en *Syagrus sancona* se reportan cerca de 70 especies de insectos (Guerrero-Olaya y Núñez 2016), y *Oenocarpus bataua* es visitada por 81 especies (Núñez y Rojas 2008). De igual manera, Núñez *et al.* (2015) mencionan que las inflorescencias de *O. Oenocarpus minor* y *O. balackii*, fueron visitadas por 45 y 50 especies de insectos, respectivamente mientras que las inflorescencias de *Syagrus petraea* atrajeron 30 especies (Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013).

De la misma forma, la composición de visitantes florales encontrada en *Mauritia flexuosa* concuerda con la observada en otros estudios de palmas neotropicales de los géneros *Syagrus* (Núñez 2014, Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013), *Astrocaryum* (Dáttilo *et al.* 2015), *Oenocarpus* (Núñez *et al.* 2015, Núñez y Rojas 2008), *Ceroxylon* (Núñez 2014), *Bactris* (Listabarth 1996, Henderson *et al.* 2000) y *Attalea* (Fava *et al.* 2011, Núñez *et al.* 2005).

Los resultados de este estudio indican que los diferentes grupos de insectos que hacen parte de la comunidad de visitantes de *Mauritia flexuosa* permanecen constantes a lo largo del área de distribución de la palma, ya que a nivel de grandes taxones (órdenes y familias) las pruebas no mostraron

diferencias significativas entre localidades ($p = 0,7977$) y las pruebas de similitud muestran que cerca del 70% de las especies permanece en las poblaciones en cada localidad. Sin embargo, a nivel de especies se presenta diferencia en la composición, con tres grupos bien diferenciados: los insectos de la población de Caquetá y las poblaciones muestreadas en las regiones del Orinoco y la Amazonia (Figuras 4 y 5).

Esta diferencia en la composición de visitantes podría indicar que como varias de las especies de visitantes cambian a lo largo de la distribución de la palma, los polinizadores también lo harían, pero en este caso no ocurrió ya que los principales polinizadores como *Mystrops dalmasi*, *Grasidius* sp. 1, *Grasidius* sp. 2, *Grasidius* sp. 3, *Phytotribus* sp. 1, *Phyllotrops* sp. 2, *Celetes* sp. 1 y *Trigona amalthea*, siempre estuvieron presentes, accedieron en gran número a las inflorescencias masculinas y femeninas y traían abundante polen en sus cuerpos. Por lo tanto la polinización de *M. flexuosa* es realizada por insectos -principalmente coleópteros (Nitidulidae y Curculionidae)- que permanecen constantes y polinizan la palma a lo largo de su distribución (Figura 9). Este patrón de asociación encontrado en Colombia al parecer se repite a lo largo de la distribución de la palma en otros países donde se encuentra (Tabla 3). Los diferentes grupos y especies de visitantes florales y principales polinizadores también han sido encontrados y reportados en otras poblaciones de *M. flexuosa* en países como Brasil (Storti 1993, Abreu 2001, Khorsand y Koptur 2013, Nogueira 2013) y Ecuador (Ervik 1993, Núñez datos sin publicar).

En consecuencia y de acuerdo a los resultados, los visitantes de *Mauritia flexuosa* pueden reunirse en dos grupos de insectos. El primero incluye aquellos cuya

presencia no está asegurada y cambia en las poblaciones de la palma, y el segundo corresponde a un grupo de insectos que permanece constante a lo largo de la distribución de la palma y que en la mayoría de los casos corresponde a los polinizadores como ocurre en *M. flexuosa*. Núñez (2014), encontró este mismo patrón en *Socratea exorrhiza*, *Syagrus sancona* y *Attalea butyracea*, y sugiere que en palmas silvestres neotropicales, cada taxon presenta un núcleo de pocas especies de insectos especialistas con dependencia obligada con la palma. Estas se hallan ocultas por un espectro amplio de visitantes generalistas que acceden principalmente a las inflorescencias masculinas porque ofrecen gran cantidad de polen, pero con una muy baja contribución en el movimiento del mismo, y que pueden cambiar temporal y espacialmente.

La íntima asociación de los visitantes florales con las inflorescencias evidenciada en la gran cantidad de larvas y de insectos buscando lugares dentro de la inflorescencia, para ovopositar, es una prueba más que confirma la posibilidad de encontrar dos tipos o grupos de visitantes. El grupo de especialistas generalmente incluye especies de *Mystrops*, *Grasidius*, *Phyllotrox* y *Celetes* que aprovechan estructuras y recursos florales necesarios para desarrollar alguna parte o todo su ciclo de vida en la inflorescencia (Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013, Barfod *et al.* 2011, Franz y Valente 2005). En el segundo grupo, de generalistas, su presencia depende del polen como recurso, por eso centran su visita en las inflorescencias masculinas donde encuentran dicha recompensa (Núñez *et al.* 2015, Tadey *et al.* 2013, Núñez y Rojas 2008).

La constancia de la comunidad de visitantes florales de palmas a escala espacial,

hallada en este estudio ha sido reportada por Guimarães (2009) en Mato Grosso, Brasil, donde evaluó todas las especies de gorgojos (Coleoptera: Curculionidae) de cuatro poblaciones de *Euterpe longibracteata*; Núñez y Rojas (2008) en tres localidades donde se distribuye *Oenocarpus bataua*, y Núñez (2014) en *Socratea exorrhiza*, *Syagrus sancona* y *Attalea butyracea*.

La constancia en la visita es el primer paso para mantener especificidad de visitantes entre especies de palmas que coexisten y es utilizada como evidencia cuando se habla de sistemas especializados palma - polinizador (Listabarth 1996). La especificidad es una característica observada en otras especies de palmas. Por ejemplo Núñez (2014) comparó la comunidad de gorgojos en 20 especies de palmas en la Orinoquia colombiana y encontró que hay 85% de especificidad. A su vez Núñez *et al.* (2015), evaluaron la comunidad de visitantes florales en tres especies del género *Oenocarpus* donde el 78% de las especies son específicas para cada palma. De igual forma Franz y Valente (2005) evaluaron la especificidad de más de 50 especies de gorgojos con palmas de los géneros *Attalea*, *Syagrus*, *Astrocaryum*, *Polyandrococos*, *Allagoptera*, *Trithrinax*, *Mauritia* y *Euterpe*, encontrando que las especies de gorgojos solo visitaban entre una a dos especies de palma.

La íntima asociación de Nitidulidae y Curculionidae específicamente de *Mystrops dalmasi*, *Grasidius* sp. 1, *Grasidius* sp. 2, *Grasidius* sp. 3, *Phytotribus* sp. 1, *Phyllotrops* sp. 2 y *Celetes* sp. 1, con las inflorescencias de *Mauritia flexuosa* se presenta como una relación de dependencia mutua debido a que todas las especies son específicas de la palma, visitan las inflorescencias en busca de recursos disponibles como protección, alimento (polen y néctar), sitios de cópula

SEGUNDA PARTE



M. Portocarrero-Aya

Tabla 3. Comparación estudios polinización en *Mauritia flexuosa* en varios países de Suramérica.

País	Localidad	Sexo	Riqueza	Visitantes	Polinizadores	Referencia
Brasil	Uberlandia	♂	30	Curculionidae	<i>Mystrops</i> sp. 1 <i>Phyllotrox</i> sp. 39	Abreu (2001)
				Nitidulidae		
				Apidae		
	18°57'S-48°14'W	♀	19			
	Manaus	♂	30	Curculionidae	<i>Mystrops</i> sp. 1 <i>Phyllotrox</i> sp. 39	Storti (1993)
				Nitidulidae		
				Apidae		
Brasil	3°08'S-60°00'W	♀	19			
	Belen do Pará	♂	96	Curculionidae	<i>Mystrops</i> sp. 1 <i>Phyllotrox</i> sp. 39	Khorsand y Koptur 2013
				Nitidulidae		
				Apidae		
Brasil	0°37'S-72°20'W	♀	26			
	Casanare	♂	64	Curculionidae	<i>Mystrops</i> sp. 1 <i>Phyllotrox</i> sp. 39	Núñez y Carreño (2013)
				Nitidulidae		
Colombia				Apidae		
	5°21'N72°17'W	♀	16			
Ecuador	Provincia Napo	♂	30	Curculionidae	<i>Mystrops</i> sp. 1 <i>Phyllotrox</i> sp. 39	Ervik (1993)
				Nitidulidae		
				Apidae		
	0°16'S-77°41'W	♀	19			
Ecuador			30			
	Amazonia	♂	19	Curculionidae	<i>Mystrops</i> sp. 1 <i>Phyllotrox</i> sp. 39	Núñez datos sin publicar
Ecuador				Nitidulidae		
				Apidae		
Perú		♀	30			
	Loreto	♂	19	Curculionidae		Núñez datos sin publicar
Perú				Nitidulidae		
				Apidae		
Perú	4°32'S-73°33'W	♀	30			
Venezuela	Estado Guárico	♂	19	Curculionidae		Núñez datos sin publicar
	65°22'W8°23'N			Nitidulidae		
				Apidae		

y ovoposición y desarrollo de las larvas, y a su vez actúan como polinizadores principales (p. e. Búrquez *et al.* 1987, Anderson *et al.* 1988, Ervik 1995, Küchmeister *et al.* 1998, Núñez *et al.* 2005, Núñez y Rojas 2008, Fava *et al.* 2011).

Debido a la creciente demanda de frutos de *Mauritia flexuosa*, se han iniciado planes de domesticación para la siembra y establecimiento de cultivos industriales. Debido a las necesidades de manejo de poblaciones silvestres, porque de allí es donde se obtienen los frutos que se comercializan, es necesario resaltar la importancia y prioridad que se le debe dar al conocimiento y manejo de los visitantes y polinizadores, ya que mediante dicha acción depende que se asegure el éxito en la formación de frutos y por ende de la productividad.

Se sugiere ampliar las áreas de estudios a otros países o reproducir este tipo de estudios en el mayor número posible de localidades y durante varios períodos reproductivos de la palma.

Bibliografía

- Abreu, S. A. 2001. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* L. (Arecaceae) em Vereda no Município de Uberlândia-MG. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia. 355 pp.
- Anderson, A., B. Overal y A. Henderson. 1988. Pollination ecology of a forest dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart) in Northern Brazil. *Biotropica* 20: 192-205.
- Balick, M. J. 1982. Palmas neotropicales nuevas fuentes de aceite comestible. *Inter-ciencia* 7 (11): 25-29.
- Barfod, A., M. Hagen y F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany* 108: 1503-1516.

- Búrquez, A., A. Sarukhan y A. Pedraza. 1987. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 407-419.
- Dáttilo, W., A. Aguirre, M. Quesada y R. Dirzo. 2015. Tropical forest fragmentation affects floral visitors but not the structure of individual-based palm-pollinator networks. *PLoS One* 10 (3): 1-15.
- Ervik, F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* (Calamoideae) and *Aphandra natalia* in Ecuador (Phytelephantoideae). Pp. 7-12. En: Barthlott, W., C. Naumann, C. Schmidt -Loske y K. Schuchmann (Eds.), *Animal- plant Interactions in Tropical Environments*. Zoologisches.
- Ervik, F. 1995. Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. PhD thesis, University of Aarhus, Denmark.
- Fava, W., W. da Silva y M. Sigrist. 2011. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae. Arecaceae): Phenology and pollination ecology in the panatanal, Brazil. *Morphology Distribution Functional Ecology of Plants* 206 (6): 575-584.
- Franz, N. M. y R. M. Valente. 2005. Evolutionary trends in Derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae): From associations to homology. *Invertebrates Systematics* 19: 499-530. doi:10.1071/IS05026.
- Galeano, G. y R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia. Guía de Campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencia-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 688 pp.
- González-B., V. Los palmares de pantano de *Mauritia flexuosa* en Suramérica: una revisión. 2016. Aves y mamíferos asociados a ecosistemas de morichal en Venezuela. Pp. ¿?. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Ins-

SEGUNDA PARTE



M. Portocarrero-Aya

- tituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Guerrero-Olaya, N. Y. y L. A. Núñez A. 2016. Ecología de la polinización y especificidad de visitantes y polinizadores de *Syagrus smithii* (Arecaceae) una palma cantarofila, endémica y promisorio de la Amazonia colombiana. Trabajo de Grado Universidad de La Salle. Bogotá. 138 pp.
 - Guimarães, J. R. R. 2009. A comunidade de Curculionidae (Coleoptera) de inflorescências da palmeira *Euterpe longibracteata* Barb. Rodr. Em uma área de transição amazônia-cerrado, Mato Grosso, Brasil. Dissertação de Mestre no curso de Pós-Graduação em Zoologia. Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém-Pará, Brasil. 85 pp.
 - Henderson, A. 1986. A Review of Pollination Studies in the Palmae. *The Botanical Review* 52 (3): 221-259
 - Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal R. 1995. Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 322 pp.
 - Henderson, A., B. Fischer, A. Scariot, M. Whitaker y R. Pardini. 2000. Flowering phenology of a palm community in a Central Amazon forest. *Brittonia* 52 (2): 149-159.
 - Householder, J. E. y F. Wittmann. 2016. Floristic diversity of *Mauritia flexuosa* wetlands in the Brazilian Amazon. Pp. ¿?. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
 - Isaza, C, R. Bernal y P. Howard. 2013. Use, Production and Conservation of Palm Fiber in South America: A Review. *Journal of Human Ecology* 42 (1): 69 – 93.
 - Khorsand, R. R. y S. Koptur. 2013. New findings on the pollination biology of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) in Roraima, Brazil: linking dioecy, wind, and habitat. *American Journal of Botany* 100: 613–621.
 - Küchmeister, H., A. Webber, G. Gottsberger y I. Silberbauer-Gottsberger. 1998. A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazônia Central. *Acta Amazônica* 28: 217- 245.
 - Listabarth, C. 1996. Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the palm breeding beetles on pollination at the community level. *Biotropica* 28: 69–81.
 - Nogueira, F. 2013. Ecología da polinização do Buriti (*Mauritia flexuosa* L. –Arecaceae) na restinga de Barreirinhas, Maranhão, Brasil. Tese PhD. apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Pará/ Museu Paraense Emílio Goeldi. 90 pp.
 - Núñez, L. A. 2014. Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. Tesis Doctoral en Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 348 pp.
 - Núñez, L. A., R. Bernal y J. T. Knudsen. 2005. Diurnal pollination by Mystropine beetles: is it weather related? *Plant Systematic and Evolution* 254: 149-171.
 - Núñez, L. A. y R. Rojas. 2008. Biología Reproductiva y Ecología de la Polinización de las palmas Milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes Colombianos. *Caldasia* 30 (1): 101-125.
 - Núñez, L. y J. Carreño. 2013. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. Capítulo 7. Pp. 119-150. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), *VII. Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela. Parte I*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
 - Núñez, L. A, C. Isaza y G. Galeano. 2015. Ecología de la polinización de tres especies de oenocarpus (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. *Revista de Biología Tropical* 63 (1): 35 -55.
 - Silberbauer-Gottsberger, I., S. A. Vanin y G. Gottsberger. 2013. Interactions of the cerrado palms *Butia paraguayensis* and *Syagrus petraea* with parasitic and pollinating insects. *Sociobiology* 60: 306–316. doi:10.13102/sociobiology.v60i3.306-316.
 - Storti, E. 1993. Biología floral de *Mauritia flexuosa* L. f. na regio de Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazônica* 23 (4): 371-381.
 - Tadey, M., R. Ayazo, F. Carrasco-Rueda, Y. Christopher, M. Domínguez, G. La Quay-Velázquez y M. San José. 2013. Depredación de arañas hacia visitantes forales y herbívoros, balance entre mutualismo y antagonismo. *Ecología Austral* 23: 126–134.

SEGUNDA PARTE

Anexo 1. Visitantes florales de *Mauritia flexuosa*. Abundancias indicadas como *** muy abundantes (entre 300 y 1.000 individuos); ** abundantes (entre 300 y 1.000), * raro (entre 5 y 49), + esporádicos (1-4) y - ausente (0). Departamentos de Colombia: Amazonas (Amaz), Arauca (Arau), Caquetá (Caq), Casanare (Casa), Guaviare (Guav), Meta (Meta), Putumayo (Putu). Frecuencia indicada como: Poco frecuente (PF), Frecuente (F) y Muy frecuente (MF). Polinizadores principales con alta eficiencia (Pae), polinizadores secundarios con baja eficiencia (Bae): polinizadores ocasionales (Poc) y sin participación en la polinización (Nop).

N	ORDEN FAMILIA/Géneros	Amaz	Arau	Caq	Casa	Guav	Meta	Putu	Rol
	COLEOPTERA								
	BRENTIDAE								
1	Apion sp. 1	*, Oc	–	–	–	*, Oc	–	*, Oc	Nop
	CARABIDAE								
	Lebini								
2	Lebia sp.1	–	–	–	+ ,Oc	–	+ ,Oc	–	Nop
	CUCUJIDAE								
3	Pediacus sp.1	–	*, Ac	*, Ac	+ ,Oc	–	*, Ac	*, Ac	Poc
	CURCULIONIDAE								
	Acalyptinae								
4	Andranthobius sp. 1	–	*, Ac	–	** ,Ac	–	** ,Ac	–	Poc
5	Andranthobius sp. 2	–	–	–	*, Ac	–	** ,Ac	–	Poc
6	Celetes sp.1	**, Fr	**, Fr	**, Fr	**, Fr	**, Fr	**, Fr	–	Bae
7	Celetes sp.2	–	**, Fr	–	** ,Ac	–	–	–	Poc
8	Celetes sp.3	+ ,Oc	–	–	–	+ ,Oc	–	+ ,Oc	Bae
9	Celetes sp.4	*, Es	–	–	–	*, Es	–	*, Es	Bae
10	Grasidius sp. 1	**, Fr	**, Fr	**, Fr	**, Fr	**, Fr	**, Fr	** ,Fr	Pae
11	Grasidius sp. 2	–	–	–	**, Fr	–	** ,Fr	–	Poc
12	Grasidius sp. 3	***, Fr	**, Fr	**, Fr	**, Fr	**, Fr	** ,Fr	–	Pae

Anexo 1. Continuación.

N	ORDEN FAMILIA/Géneros	Amaz	Arau	Caq	Casa	Guav	Meta	Putu	Rol
13	<i>Grasidius</i> sp. 4	–	** , Fr	–	** , Fr	–	** , Fr	–	Poc
14	<i>Grasidius</i> sp. 5	** , Ac	–	–	–	** , Fr	–	** , Fr	Poc
15	Gn.4 sp.1	* , Ac	–	* , Es	–	* , Fr	–	* , Fr	Bae
16	Gn.4 sp.2	–	–	–	–	* , Fr	–	+ , Oc	Bae
17	Gn.5 sp.1	* , Ac	–	* , Ac	–	* , Es	–	+ , Oc	Bae
18	Gn.6 sp.1	* , Ac	–	–	–	* , Ac	–	* , Oc	Bae
19	<i>Phyllotrox</i> sp. 1	–	** , Fr	–	** , Fr	–	** , Fr	–	Bae
20	<i>Phyllotrox</i> sp. 2	–	** , Fr	–	* , Ac	–	–	–	Bae
21	<i>Phytotribus</i> sp. 1	** , Fr	** , Fr	*** , Fr	*** , Fr	** , Fr	*** , Fr	** , Fr	Pae
22	<i>Phytotribus</i> sp. 2	* , Ac	–	–	–	* , Ac	–	* , Ac	Pae
	Baridinae								
23	<i>Bondariella</i> sp. 1	* , Ac	–	–	–	* , Oc	–	* , Oc	Bae
24	Centrinae Gen 4, sp. 1	* , Oc	–	–	–	* , Oc	–	* , Ac	Bae
25	<i>Tonesia</i> sp. 1	* , Ac	–	–	–	* , Ac	–	* , Oc	Bae
26	<i>Parisoschoenus expositus</i>	* , Fr	–	–	–	* , Fr	–	* , Fr	Bae
27	<i>Parisoschoenus maritimus</i>	–	* , Fr	–	* , Fr	–	* , Fr	–	Bae
28	<i>Parisoschoenus</i> sp. 1	–	* , Fr	–	* ,	–	* , Oc	–	Bae
29	<i>Terires</i> sp. 1	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	–	* , Fr	Bae
30	<i>Terires</i> sp. 2	–	–	–	–	* , Oc	–	* , Oc	Bae
	Cryptorhynchinae								
31	<i>Cryptorhynchus</i> sp.1	–	* , Oc	–	* , Oc	–	+ , Oc	–	Nop
32	<i>Cryptorhynchus</i> sp.2	–	* , Oc	–	* , Oc	–	+ , Oc	–	Nop



M. Portocarrero-Aya

SEGUNDA PARTE



M. Portocarrero-Aya

Anexo 1. Continuación.

N	ORDEN FAMILIA/Géneros	Amaz	Arau	Caq	Casa	Guav	Meta	Putu	Rol
	<i>Eubulus</i> sp.1	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	Nop
	Rhynchorhinae								
33	<i>Metamasius</i> Sp. 1	+ , Oc	-	+ , Oc	-	+ , Oc	-	+ , Oc	Nop
34	<i>Metamasius</i> Sp. 2	-	-	-	-	-	-	1	Nop
35	<i>Mauritinus seferi</i>	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	Nop
	CHRYSOMELIDAE								
	Alticinae								
36	<i>Longitarsus</i> sp. 1	-	+ , Oc	-	+ , Oc	-	+ , Oc	-	Nop
37	<i>Longitarsus</i> sp. 2	-	+ , Oc	-	* , Oc	-	* , Oc	-	Nop
38	Gen 2, sp. 1	+ , Oc	-	-	-	+ , Oc	-	+ , Oc	Nop
39	Gen 2, sp. 2	-	-	-	-	-	-	+ , Oc	Nop
	Crptocephalinae								
40	<i>Sphaeropsis</i> sp. 1	+ , Oc	-	-	+ , Oc	+ , Oc	-	+ , Oc	Nop
41	Gen 2, sp. 1	-	-	-	* , Oc	-	-	+ , Oc	Nop
	Galerucinae								
42	<i>Monolepta</i> sp. 1	-	+ , Oc	-	* , Oc	-	+ , Oc	-	Nop
43	<i>Monolepta</i> sp. 2	+ , Oc	+ , Oc	-	* , Oc	-	-	-	Nop
44	Gen 2, sp. 1	+ , Oc	-	-	-	-	+ , Oc	-	Nop
	NITIDULIDAE								
45	<i>Mystrops dalmasi</i>	*** , Fr	*** , Fr	*** , Fr	*** , Fr	*** , Fr	*** , Fr	*** , Fr	Pae
46	<i>Mystrops</i> sp. 2	* , Fr	-	-	* , Fr	-	-	* , Fr	Pae
47	Gen 2 sp.1	-	* , Fr	-	* , Fr	-	* , Fr	-	Poc

Anexo 1. Continuación.

N	ORDEN FAMILIA/Géneros	Amaz	Arau	Caq	Casa	Guav	Meta	Putu	Rol
48	Gen 2 sp.2	-	* , Fr	-	* , Fr	-	-	-	Poc
49	Gen 3 sp.1	* , Fr	-	-	-	-	* , Fr	-	Poc
50	Gen 4 sp.1	-	-	-	-	-	-	* , Oc	Poc
	STAPHYLINIDAE								
	Staphylininae								
51	<i>Erchomus</i> sp.1	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	1
52	<i>Xanthopygus</i> sp.1	* , Fr	-	-	+ , Oc	-	-	* , Fr	Nop
53	<i>Xanthopygus</i> sp.2	-	* , Fr	-	+ , Oc	-	+ , Oc	-	Nop
54	<i>Aleochara</i> sp. 1	-	* , Fr	-	+ , Oc	-	-	-	Nop
55	<i>Philonthus</i> sp. 2	+ , Oc	-	-	+ , Oc	-	+ , Oc	-	Nop
56	Gen 3 sp.1	-	-	-	-	-	-	+ , Oc	Nop
57	Gen 4 sp.1	-	-	+ , Oc	-	-	-	+ , Oc	Nop
	SCARABAEIDAE								
	Dynastinae								
58	<i>Cyclocephala amazona</i>	-	-	-	+ , Oc	-	-	+ , Oc	Nop
59	<i>Cyclocephala</i> sp.1	-	-	-	-	-	-	-	Nop
60	<i>Aspidolea ferruginea</i>	+ , Oc	-	-	-	-	-	-	Nop
	SCOLYTIDAE								
61	sp.1	-	-	-	+ , Oc	-	-	-	Nop
	SILVANNIDAE								
62	<i>Ahasverus</i> sp.1	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	* , Fr	Poc
63	<i>Silvanus</i> sp.1	-	-	-	* , Fr	-	* , Fr	-	Nop

SEGUNDA PARTE

Anexo 1. Continuación.

N	ORDEN FAMILIA/Géneros	Amaz	Arau	Caq	Casa	Guav	Meta	Putu	Rol
	HYMENOPTERA								
	APIDAE								
64	<i>Apis mellifera scutellata</i>	-	+Oc	-	+Oc	+Oc	-	1	1
	Meliponinae								
65	<i>Melipona favosa</i>	-	-	+Oc	-	+Oc	-	+Oc	Nop
66	<i>Oxytrigona mellicolor</i>	-	-	-	*Fr	-	*Fr	-	Nop
67	<i>Partamona</i> sp. 1	*Fr	*Fr	-	*Fr	*Fr	*Fr	-	Poc
68	<i>Partamona</i> sp. 2	-	-	+Fr	-	+Fr	-	*Fr	Nop
69	<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	+Fr	-	-	-	+Fr	-	*Fr	Poc
70	<i>Plebeia</i> sp. 1	-	-	-	-	-	+Fr	-	Nop
71	<i>Plebeia</i> sp. 2	*Fr	*Fr	-	*Fr	*Fr	*Fr	-	Poc
72	<i>Plebeia</i> sp. 3	-	-	-	-	*Fr	-	*Fr	Nop
73	<i>Trigonisca</i> sp. 1	-	-	-	-	*Fr	-	*Fr	Bae
74	<i>Trigona amalthea</i>	*Fr	*Fr	*Fr	*Fr	*Fr	*Fr	-	Bae
75	<i>Trigona fulviventris</i>	*Fr	*Fr	-	*Fr	*Fr	*Fr	-	Bae
76	<i>Trigona</i> sp 3	-	-	-	-	+Fr	-	+Fr	Nop
77	<i>Trigona</i> sp 4	+Fr	-	+Fr	-	-	+Fr	-	Nop
78	<i>Trigona</i> sp 5	-	-	-	-	+Fr	+Fr	-	Bae
	FORMICIDAE								
79	<i>Dolichoderus</i> sp. 1	+Oc	+Oc	-	-	-	+Oc	-	Nop
80	sp. 2	+Oc	-	-	-	-	+Oc	-	Nop

Anexo 1. Continuación.

N	ORDEN FAMILIA/Géneros	Amaz	Arau	Caq	Casa	Guav	Meta	Putu	Rol
	VESPIDAE								
81	<i>Polistes</i> sp 1	+Fr	+Fr	-	+Fr	+Fr	+Fr	-	Bae
82	<i>Polistes</i> sp 2	-	-	-	-	-	+Fr	-	Nop
83	<i>Protopolybia</i> sp. 3	-	-	-	+Fr	-	-	-	Nop
84	<i>Polybia</i> sp. 1	+Fr	+Fr	-	+Fr	+Fr	+Fr	-	Nop
85	Gen 3, sp. 1	-	-	+Fr	+Fr	-	-	-	Nop
	DIPTERA								
	DROSOPHILIDAE								
86	<i>Drosophila</i> sp. 1	*Fr	*Fr	-	*Fr	+Fr	+Fr	-	Nop
87	<i>Drosophila</i> sp. 2	+Fr	+Fr	-	-	+Fr	+Fr	+Fr	Nop
	CALLIPHORIDAE								
88	sp. 1	+Fr	-	-	-	-	+Fr	-	Nop
89	sp. 2	-	-	+Fr	+Fr	-	+Fr	-	Nop
	CERATOPOGONIDAE								
90	sp. 1	+Fr	-	+Oc	+Oc	-	+Oc	-	Nop
	CHLOROPIDAE								
91	sp. 1	+Oc	+Oc	-	+Oc	+Oc	+Oc	-	Nop
92	sp. 2	-	-	-	-	+Oc	-	-	Nop
	PHORIDAE								
93	<i>Pericyclopera</i> sp. 1	+Oc	-	-	+Oc	+Oc	-	-	Nop



M. Portocarrero-Aya

SEGUNDA PARTE



M. Portocarrero-Aya

Anexo 1. Continuación.

N	ORDEN FAMILIA/Géneros	Amaz	Arau	Caq	Casa	Guav	Meta	Putu	Rol
	HEMIPTERA								
	ANTHOCORIDAE								
94	<i>Xylocaris</i> sp.1	+Oc	-	+Oc	+Oc	-	+Oc	-	Nop
	CICADELLIDAE								
95	sp. 1	+Oc	-	+Oc	-	-	+Oc	-	Nop
	MIRIDAE								
96	sp.1	-	+Oc	-	+Oc	-	+Oc	-	Nop
97	Gen 2, sp. 1	-	-	+Oc	0	-	-	-	Nop
	COREIDAE								
98	<i>Leptoglossus</i> sp.1	-	+Oc	-	+Oc	-	+Oc	-	Nop
99	Gen 2, sp. 1	-	-	+Oc	-	-	+Oc	-	Nop
	THAUMASTOCORIDAE								
100	<i>Discocoris drakei</i>	+Oc	-	+Oc	+Oc	-	-	-	Nop
101	<i>Phymata</i> sp. 1	-	-	+Oc	-	-	+Oc	-	Nop
	DERMAPTERA								
	CARCINOPHORIDAE								
102	<i>Euborellia</i> sp.1	-	-	+Oc	-	-	+Oc	+Oc	Nop
	ARACNIDA								
	THOMISIDAE								
103	<i>Diaea</i> sp. 1	-	-	+Oc	-	-	-	-	-
	SALTICIDAE								
104	Gen 1, sp. 1	+Oc	-	+Oc	+Oc	-	+Oc	-	Nop

Anexo 1. Continuación.

N	ORDEN FAMILIA/Géneros	Amaz	Arau	Caq	Casa	Guav	Meta	Putu	Rol
105	Gen 2, sp. 1	-	-	+Oc	-	-	0	-	Nop
	THYSANOPTERA								
106	sp.1	+Oc	-	+Oc	-	-	+Oc	+Oc	Nop
107	Gen 2, sp. 1	+Oc	-	+Oc	-	-	-	-	Nop



6. AVES Y MAMÍFEROS ASOCIADOS A ECOSISTEMAS DE MORICHAL EN VENEZUELA

Vicky C. Malavé-Moreno, Miguel Lentino, Olga Herrera-Trujillo, Arnaldo Ferrer y Hillary Cabrera

Resumen

Los morichales son formaciones vegetales donde *Mauritia flexuosa* es el elemento dominante. A pesar de que se ha reconocido su importancia biológica, se han realizado pocos estudios de la fauna asociada. Es por ello que se presenta en este capítulo, un listado comentado de aves y mamíferos asociados a estos ecosistemas. En Venezuela se han registrado 1.417 especies de aves, de las cuales 245 se encuentran asociadas a morichales (192 géneros, 56 familias y 22 órdenes), incluyendo once migratorias. En mamíferos hay registradas 390 especies en el país, de las cuales 143 están asociadas a morichales (98 géneros, 38 familias y 12 órdenes). El gremio trófico dominante entre las aves fue el de los consumidores de invertebrados (39,6%), mientras que entre los mamíferos fue el de los insectívoros (37,1%). Algunas de estas especies se encuentran en categoría de amenaza tanto a nivel nacional en el Libro Rojo de la Fauna Venezolana (un mamífero en estado “Crítico”, otro “En Peligro” y dos aves en categoría “Vulnerable”), como internacionalmente según la IUCN

(un mamífero “En Peligro” y cinco como “Vulnerable”). La presencia de especies endémicas, migratorias y amenazadas resalta la importancia de estos ecosistemas en términos de conservación de la biodiversidad.

Palabras clave. Avifauna. Diversidad. Mastofauna. *Mauritia flexuosa*.

Introducción

Los morichales son formaciones vegetales siempreverdes caracterizadas por individuos de gran porte y altura y representan a las comunidades en que la palma moriche (*Mauritia flexuosa*) es el elemento florístico determinante. Se halla asociadas a ejes de drenaje o cursos de agua permanentes y es una comunidad sucesional con tendencia a evolucionar al bosque siempreverde de pantano González-B. y Rial (2013). Lasso et al. (2013) indican que en la Orinoquia los morichales constituyen en muchos casos, la única fuente de agua permanente para la fauna. Debido a su asociación directa con acuíferos que mantienen los flujos de agua hacia el río de morichal todo el año, las comunidades de *Mauritia*

SEGUNDA PARTE

flexuosa garantizan el agua disponible para los ecosistemas circundantes. La compleja estructura de los morichales (vertical y horizontal) proporciona diversos hábitats capaces de albergar una gran diversidad de fauna y en consecuencia, cadenas tróficas ramificadas y complejas. A pesar de que se ha reconocido su importancia biológica, en Venezuela pocos estudios han sido realizados con comunidades de aves y mamíferos vinculadas a los morichales. Debido a ello, el principal objetivo de este trabajo fue elaborar un listado taxonómico comentado de las especies de aves y mamíferos asociados a este ecosistema.

Materiales y métodos

Se generó un listado de las especies de aves y mamíferos asociados a los morichales con base en la recopilación bibliográfica y consulta de cuatro de las colecciones zoológicas más importantes del país. El Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Caracas (MBUCV); Museo de la Estación Biológica Rancho Grande, Maracay (EBRG); Museo de Historia Natural La Salle, Caracas (MHNLS) y la Colección Ornitológica Phelps (COP), además de un estudio de la biodiversidad de vertebrados terrestres realizado en morichales al sur del Orinoco (Herrera-Trujillo y Ferrer 2016, Malavé-Moreno 2016).

Dependiendo de la información disponible, se identificó el tipo de morichal al que se encontraban asociadas las especies, siendo clasificados según las definiciones establecidas para Venezuela en González-B. y Rial (2013) y Lasso *et al.* (2013) como: i) Morichal abierto, comunidad de morichal en la cual aún se mantiene la cubierta herbácea de la sabana inundable pero ya existen individuos adultos de *Mauritia*

flexuosa que en grupo o solitariamente, interrumpen la continuidad de la matriz herbácea; ii) morichal cerrado, comunidad de morichal donde la densidad de los individuos adultos de la palma es lo suficientemente densa para constituir un dosel prácticamente continuo tanto en el eje longitudinal como transversal de la comunidad; y iii) morichal de transición, comunidad de morichal en la cual el proceso de sucesión hacia el bosque siempreverde de pantano estacional se encuentra bastante avanzado. Los individuos adultos del bosque comparten el dosel con *Mauritia flexuosa*.

Con los datos obtenidos se realizó un análisis sobre la biodiversidad de aves y mamíferos asociado a los ecosistemas de morichal, su estructura trófica y estatus de conservación.

Aves

Vicky C. Malavé-Moreno y Miguel Lentino

En Venezuela se han registrado 1.417 especies de aves, de los cuales para los morichales y otros hábitats asociados a ellos (ecotonos), se han registrado 245 taxones incluidas en 192 géneros, 56 familias, y 22 órdenes. Esto representa el 17,3%, 31,1%, 65,1% y 75,9%, respectivamente de los totales señalados para el país.

En cuanto al tipo de hábitat usado por las especies de aves presentes en los morichales, en comparación con el total de especies reportadas para el país, los grupos mejor representados son las aves terrestres, mientras que las especies acuáticas son las menos comunes. Los órdenes con el mayor número de especies reportadas son: Passeriformes (aves canoras,

n=101), Accipitriformes (rapaces, n=16), Apodiformes (vencejos y colibríes, n=14) y Ardeiformes (garzas, n=13). Los grupos de aves que se encuentran mejor representados con respecto al total registrado para Venezuela sin contar a Eurypygiformes y Opisthocomiformes que incluyen una sola especie, son: Cathartiformes (83,3%), Ciconiiformes (66,7%) y Coraciiformes (62,5%) (Figura 1).

Se han propuesto 33 áreas de endemismos para Suramérica, de las cuales nueve están en Venezuela (Cracraft 1985), siendo uno de los países con el mayor número. En los morichales no hay registro de la presencia de especies endémicas, pero si se encuentran aves especializadas que los usan como áreas de alimentación, descanso y/o reproducción, como *Berlepschia rikeri*, *Ara*

manilata, *Tyrannopsis sulphurea* y *Tachornis squamata*.

Debido a la ubicación geográfica de Venezuela al norte de Suramérica, llegan al país 166 especies migratorias, ocupando el segundo lugar después de Colombia. De las 11 especies registradas para los morichales, siete son migratorias boreales y cuatro son australes (Anexo 1). Algunas especies presentan poblaciones migratorias y residentes a la vez, tales como la golondrina de río (*Progne tapera*) y el atrapamosca tijereta (*Tyrannus savana*). Aún no es bien comprendido cómo las aves migratorias interactúan con las comunidades residentes, debido a que solo se reconoce su presencia en el morichal, pero no su tiempo de permanencia y el papel que juegan.



Figura 1. Aves asociadas a ecosistemas de morichal. a) *Fluvicola pica*; b) *Eurypyga helias*; c) *Busarellus nigricollis*; d) *Agelaius icterocephalus*; e) *Taeniotriccus andrei*; f) *Tigrisoma lineatum*. Fotos: V. C. Malavé-Moreno (a, c y f), M. Lentino (b, d y e).



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Las aves reportadas para los morichales pueden ser incluidas en 13 categorías o gremios tróficos. Las tres categorías más relevantes son: consumidores de invertebrados (39,6%), consumidores de frutas e invertebrados (16,3%) y consumidores de vertebrados e invertebrados (14,3%), siendo una comunidad sostenida esencialmente por los invertebrados a diferencia de otras comunidades de aves de bosque (Anexo 1, Figura 2).

En cuanto al estado de conservación en el ámbito nacional, Rodríguez y Rojas-Suárez (2008) reconocen sólo a dos especies como Casi Amenazadas (NT), el tarotaro (*Cercibis oxycerca*) y la cigüeña (*Ciconia maguari*); tres especies están consideradas bajo la categoría de Datos Insuficientes (DD) y el resto de las especies de aves son tratadas como no evaluadas (NE) (Anexo 1). Según la Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza (IUCN 2016), dos están consideradas como Vulnerable (VU): el piapoco gargantiblanco (*Ramphastos tucanus*) y el diostedé pico acanalado (*Ramphastos vitellinus*), el

resto son consideradas como Preocupación Menor (LC).

La Convención Internacional sobre el Comercio de Especies de Plantas y Animales Amenazados (CITES 2016), señala que solo una de ellas está incluida en el Apéndice I, el garzón soldado (*Jabiru mycteria*); 55 especies están incluidas en el Apéndice II (Anexo 1).

De las especies de interés cinegético reconocidas para Venezuela y que tienen una veda de caza, 16 de ellas están presentes en estas comunidades (Rep. de Venezuela 1996a). Hay también un calendario de caza deportiva que condiciona la captura de nueve especies (Anexo 1). También se han registrado 35 de ellas que son utilizadas como mascotas (Marín-Espinoza *et al.* 2011).

La principal amenaza para la avifauna asociada a los morichales es la degradación de la comunidad de morichal producto del fuego, la contaminación de sus aguas debido a la minería (Graterol 2006,

Carrasco 2013), industrias agropecuarias y las aguas servidas provenientes de las comunidades (Mora y Mora 2006). El desarrollo actual de las actividades petroleras en la faja petrolífera del Orinoco y de silvicultivos, así como el propuesto "Arco Minero", generan nuevos requerimientos de manejo y conservación de los morichales y por ende de las aves asociadas a ellos (Bevilacqua y González-B. 1994, González *et al.* 2013). Otra amenaza para la avifauna asociada a los morichales son las comunidades indígenas que utilizan en ocasiones de forma insostenible la palma moriche (*Mauritia flexuosa*), tanto como fuente de alimento, como de recursos para la elaboración de artesanías y artículos de usos diarios, existiendo, en algunos casos, la amenaza de sobreexplotación (Heinen *et al.* 1994), así como también utilizan algunas de las especies de aves presentes en los morichales como carne cacería para la alimentación (Lugo-Morin 2002, 2007).

González-B. (1987) describe cinco tipos de morichales para Venezuela, pero desde el punto de vista ornitológico nunca se han hecho estudios a este nivel de detalle. Pocos trabajos han sido enfocados a describir la comunidad de aves con el tipo de morichal (Porrás *et al.* 1990, Lentino 2007, Bastidas *et al.* 2013, González *et al.* 2013, Malavé-Moreno 2016), a pesar de que los morichales siempre han sido reconocidos como un hábitat importante para las aves (Stotz *et al.* 1996). Además, dado la extensión del área de distribución en que se encuentran los morichales (González-B. 1987), muy pocas localidades han sido visitadas más de dos ocasiones, por lo que no hay información para comparar las dos estaciones climáticas del país (Lentino 2003). Por ello se sugiere realizar un muestreo exhaustivo y detallado de este tipo de comunidad, para completar la información existente.

Mamíferos

Olga Herrera-Trujillo, Arnaldo Ferrer y Hillary Cabrera

Para Venezuela están reportadas 390 especies de mamíferos (Sánchez y Lew 2012), de las cuales 143 (36,7%) se han encontrado asociadas a ecosistemas de morichales. Estas especies se distribuyen en 12 órdenes, 38 familias y 98 géneros, siendo los órdenes Chiroptera y Rodentia los más diversos, con 51,1 y 20,6% de las especies respectivamente, seguidos de Carnivora (8,5%), Didelphimorphia (7,8%), Pilosa (3,5%), Primates y Artiodactyla (2,8%), Cingulata (1,4%) y por último Cetacea, Sirenia, Perissodactyla y Lagomorpha (0,7%) (Figura 3, Anexo 1).

En estudios realizados en el oriente del país, ha sido reportada una alta diversidad de mamíferos en estos ecosistemas (González-B. 1987, Ojasti 1987, Ochoa *et al.* 2008). Las comunidades de morichal son las que albergan la mayor riqueza de especies, ya que poseen una mayor complejidad estructural y proporcionan una amplia gama de recursos para la fauna silvestre. Algunas especies de gran porte, por lo general los carnívoros utilizan estos hábitats ocasionalmente como zonas de paso, mientras que los herbívoros suelen utilizarlos de forma más permanente como áreas de alimentación; por su parte, los murciélagos son el grupo de mamíferos que utiliza más intensamente estos ecosistemas, ya que no sólo dependen de ellos para la obtención de alimento (frutos, insectos, etc.) sino que también utilizan distintos recursos como refugio (troncos de árboles, hojas de palmas, etc.) (Sarmiento *et al.* 2016).

Esta complejidad estructural incrementa desde los morichales abiertos a los cerrados

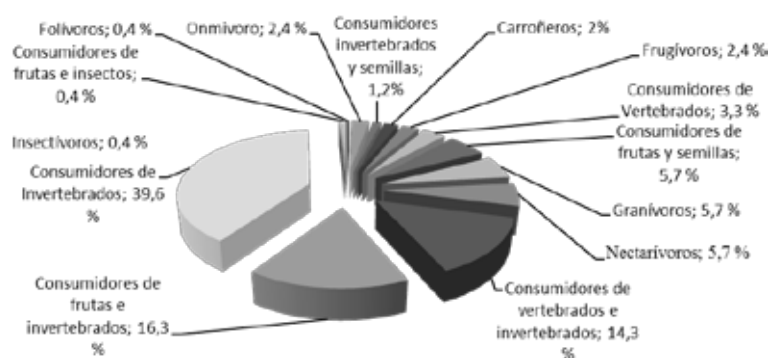


Figura 2. Porcentaje de aves agrupadas por gremios tróficos presentes en los morichales de Venezuela.

SEGUNDA PARTE

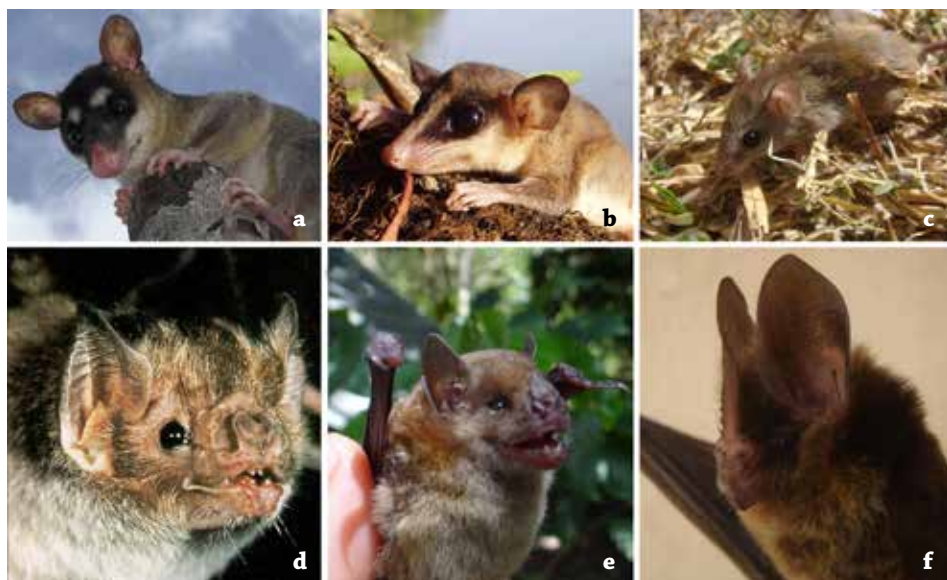


Figura 3. Mamíferos asociados a ecosistemas de morichal. a) *Philander deltae*; b) *Marmosa murina*; c) *Oryzomys* sp.; d) *Desmodus rotundus*; e) *Sturnira lilium* y f) *Mimon crenulatum*. Fotos: A. Ferrer (a, b y d), O. Herrera-Trujillo (c, e y f).

y por último a los de transición, se ve reflejada en la riqueza de especies que alberga cada uno de estos ecosistemas. De igual forma, la presencia de determinadas especies, por ejemplo los mamíferos de porte mediano y grande, son más frecuentes en morichales de transición, mientras que en los morichales abiertos son más frecuentes los mamíferos de pequeño porte (Trujillo y Mosquera-Guerra 2016). Es así como del total de especies, 139 se encontraron asociadas a morichales de transición, con 125 exclusivas de ese ecosistema, 12 a morichales cerrados con tres especies exclusivas (*Dasypros sabanicola*, *Molossops temminckii*, *Rhogeessa minutilla*) y nueve en morichales abiertos con sólo una exclusiva (*Odocoileus cariacou*) (Anexo 1).

Para Venezuela se han definido nueve bioregiones con base en características geográficas y ambientales propias (Linares 1998). Según la clasificación de distribución hecha por Linares (1998), del total de especies registradas, la mayoría (46,2%) presentan una distribución muy amplia (de 7 a 9 bioregiones) en el país, veinticinco especies (17,5%) son de distribución amplia (en 5 ó 6 bioregiones), 27 (18,9%) son de distribución restringida (en 3 ó 4 bioregiones) y 23 son de distribución muy restringida (en 1 ó 2 bioregiones), básicamente al sur del Orinoco a excepción de *Philander deltae* y *Dasyprocta guamara*, que sólo se encuentran en el Sistema Deltaico, y *Eptesicus diminutus* presente únicamente en los Llanos. Adicionalmente, cuatro especies de las encontradas en estos ecosistemas son endémicas de Venezuela

(*Proechimys guairae*, *Dasyprocta guamara*, *Philander deltae* y *Alouatta arctoidea*), resaltando la importancia de los morichales en términos de conservación (Anexo 1).

Con respecto a la estructura trófica, diez gremios (hematófagos, herbívoros, piscívoros, nectarívoros, folívoros, granívoros, carnívoros, omnívoros, frugívoros e insectívoros), están representados en las especies encontradas, según el ítem predominante en la dieta. El gremio trófico dominante fue el de los insectívoros (37,1%) seguido de los frugívoros (24,5%), los omnívoros (12,6%) y los carnívoros (10,5%). El resto de los gremios tróficos contienen menos del 10% de las especies (Anexo 1). La coexistencia de diversas especies que utilizan los mismos recursos en estos ecosistemas es posible debido a la utilización diferencial en el tiempo y el espacio de dichos recursos (Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego 2016), lo cual favorece a una alta riqueza de especies y cadenas tróficas complejas.

Los morichales abiertos (Figura 4) ofrecen una cantidad limitada de recursos y lugares de refugio para las especies animales presentes (Ojasti 1987), esto se refleja en una baja riqueza de especies y complejidad trófica. Entre las especies registradas en este tipo de morichal se encuentran representados cuatro gremios tróficos (nectarívoros, omnívoros, frugívoros e insectívoros), siendo el más representativo el de los frugívoros con cuatro especies, también está el venado caramerudo (*Odocoileus cariacou*) que se alimenta de flores, frutos y hojas jóvenes, y utiliza los matorrales altos para refugiarse durante el día sin internarse en la vegetación más densa (Linares 1998).

Los morichales cerrados con vegetación arbustiva no muy alta ni muy densa,

con especies siempreverdes y presencia de algunos elementos arbóreos como la propia palma de moriche, ofrecen una mayor variedad de recursos para diversas especies. Es así como en ellos se registran 12 taxones pertenecientes a los gremios de hematófagos, omnívoros, frugívoros e insectívoros, siendo este último el más representativo, quizá por la cercanía a los cuerpos de agua y la presencia de suelos inundables.

Los morichales de transición también mantienen su follaje durante todo el año y ofrecen recursos y refugios variados y abundantes, desde el sotobosque repleto de hojarasca hasta la copa de las palmas (Ojasti 1987). Esto favorece una mayor biodiversidad de mamíferos a pesar de las inundaciones que puedan sufrir estas áreas por su cercanía a los cuerpos de agua o las precipitaciones. En estos ecosistemas, una gran variedad de especies vegetales con frutos comestibles, como el merey (*Anacardium occidentale*), paramancillo (*Symphonia globulifera*) varios géneros de palmas (p.e. *Bactris*, *Geonoma*, *Euterpe*, *Manicaria*), y el moriche entre otros, representan un recurso importante para la mayoría de los mamíferos presentes. Se identificaron diez gremios tróficos en este tipo de morichal, siendo los más representativos los insectívoros y los frugívoros, incluyendo al murciélago de ventosas (*Thyroptera lavalii*), cuya presencia en el país se basa en un único registro (Linares 1998) y representa la distribución más septentrional para la especie (Solari y Velazco 2008).

Nueve de las especies listadas se encuentran bajo alguna categoría de amenaza según el Libro Rojo de la Fauna Venezolana (Rodríguez et al. 2015). El manatí (*Trichechus manatus*) "Crítico", la nutria



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo



Figura 4. Tipos de Morichal: (a, b, c y f) Morichal abierto, (d y e) Morichal de transición. Fotos: O. Herrera-Trujillo (a y e), V. C. Malavé-Moreno (b, c, d y f).

(*Pteronura brasiliensis*) “En Peligro” y el murciélago de ventosas mayor (*Thyroptera lavalii*), el cunaguaro (*Leopardus pardalis*), el jaguar (*Panthera onca*), el perro de agua (*Lontra longicaudis*), la tonina del Orinoco (*Inia geoffrensis*) y el danto (*Tapirus terrestris*) como “Casi Amenazados”. Así mismo, seis especies (cunaguaro, jaguar, perro

de agua, nutria, manatí y danto), son consideradas en peligro de extinción de acuerdo a la Gaceta Oficial de la República Bolivariana de Venezuela N° 36.062 del año 1996 (Rep. De Venezuela 1996b) y bajo protección especial como animales en veda de acuerdo a la Lista Oficial de Animales de Caza (Rep. De Venezuela

1996a). De igual forma, se encuentran en veda, el oso hormiguero y la tonina del Orinoco, a pesar de no estar consideradas en peligro en la Gaceta oficial.

En el marco internacional, el cunaguaro, el jaguar, el puma, el perro de agua, la nutria y el manatí se encuentran incluidas en el Apéndice I (“especies en peligro de extinción, cuyo comercio se autoriza solamente bajo circunstancias excepcionales”) y el oso hormiguero, el zorro, la onza, el danto, el báquiro de collar y el cachete blanco en el Apéndice II (“especies que no se encuentran necesariamente en peligro de extinción, pero podrían llegar a estarlo si el comercio no se regula estrictamente”) de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES 2016). Respecto a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN 2015), nueve especies se encuentran en categoría de amenaza: la nutria, “En Peligro”; el oso hormiguero, el murciélago diminuto claro, el manatí, el danto y el báquiro cachete blanco, “Vulnerables”; y el cachicamo sabanero, el jaguar y el perro de agua, “Casi Amenazados”.

Conclusiones

- En total se han registrado para los morichales de Venezuela 245 especies de aves, que representa el 15,95%, del total señalado para Venezuela, 11 de estas especies son migratorias.
- En los morichales venezolanos no hay especies endémicas, pero si se encuentran aves especialistas.
- Hay dos especies de aves que están consideradas como Vulnerable (VU): el piapoco gargantiblanco (*Ramphastos tucanus*) y el diostedé pico acanalado (*Ramphastos vitellinus*), por la IUCN.

- La mastofauna asociada a morichales encontrada en este estudio incluye 143 especies de 12 órdenes, 38 familias y 98 géneros. Chiroptera y Rodentia fueron los órdenes los más diversos en estos ecosistemas.
- Como cabría esperar, la riqueza de especies incrementa con la complejidad del sistema, siendo menor en morichales abiertos y mayor en morichales de transición.
- La mayoría de las especies de distribución restringida se encuentran al sur del Orinoco, excepto *Philander deltae* y *Dasyprocta guamara*, que sólo se encuentran en el Sistema Deltáico y *Eptesicus diminutus* presente únicamente en los Llanos.
- La complejidad en las tramas tróficas de las comunidades de mamíferos de morichal también se incrementa con la complejidad del sistema. Los insectívoros y los frugívoros son los gremios dominantes.
- La presencia de especies de mamíferos endémicas y en categoría de amenaza a nivel nacional e internacional resalta la importancia de estos ecosistemas en términos de conservación de la biodiversidad.
- Los morichales son un hábitat frágil, susceptible a los impactos antrópicos, por lo que requieren nuevas investigaciones para su mejor conservación y manejo, y por ende de la avifauna y mastofauna asociada a ellos.

Bibliografía

- Acevedo-Quintero, J. F. y J. G. Zamora-Abrego. 2016. Mamíferos medianos y grandes asociados a un cananguchal de la Amazonia colombiana. Pp. ¿?. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay,*

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

- Uruguay y Argentina. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Bastidas, L., R. Navarro-Rodríguez y G. Marín-Espinoza. 2013. Composición y perspectivas de conservación de la avifauna asociada a diferentes hábitat de sabana de la cuenca del río Zuata, llanos sudorientales, Venezuela. *The Biologist* 11 (1): 33-55.
 - Bevilacqua, M. y V. González-B. 1994. Consecuencias de derrames de petróleo y acción del fuego sobre la fisionomía y composición florística de una comunidad de Morichal. *Ecotropicos* 7 (2): 23-34.
 - Carrasco, S. 2013. Vulnerabilidad ambiental al sur del Orinoco. *Revista Guayana Sustentable* 13: 127-134.
 - CITES. 2016. Lista de especies CITES. Una referencia a las especies incluidas en los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y flora Silvestres. Unwin Brothers, Martins printing Group, Old Working, Surrey. <http://checklist.cites.org/#/en>.
 - Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49-84.
 - Friedmann, H. y S. Jr. Foster. 1950. A contribution to the ornithology of northeastern Venezuela. *Proceedings of United States National Museum* 100 (3268): 411- 538.
 - Giner, B y G. Barreto. 1997. Caracterización de la avifauna y mastofauna de las sabanas del norte del estado Bolívar, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 48: 47-57.
 - González-B., V. 1987. Los morichales de los Llanos Orientales: un enfoque ecológico. Ediciones Corpoven. Caracas, Venezuela. 56 pp.
 - González-B., V. 2012. Tesoros de nuestra biodiversidad. Los palmars de pantano de morichales (II Parte). *Rio Verde* 9: 61-70.
 - González-B., V. y A. Rial. 2013. Terminología y tipos de agrupación de *Mauritia flexuosa* según el paisaje. Pp. 75-83. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), VII. Morichales y Canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela. Parte I. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. 344 pp.
 - Lentino, M. 2003. Biodiversidad de las Aves en Venezuela. Capítulo 41. Pp. 610-648. En: Aguilera, M., A. Azocar y E. González J. (Eds.), *Biodiversidad en Venezuela. Tomo II*. Editorial exlibris. Caracas, Venezuela.
 - Lentino, M. 2007. Evaluación de la avifauna de las cuencas de los ríos Limo y Cica-pro, estado Anzoátegui. FUNINDES-USB. AMERIVEN.
 - Linares, O. 1998. Mamíferos de Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas. 691 pp.
 - Lugo-Morin, D. 2002. Preferencia de aves de caza de los Ye'kwana en la reserva forestal el Caura, edo. Bolívar, República Bolivariana de Venezuela. *Revista de Ecología Latino-Americana* 9 (3): 01-07.
 - Lugo-Morin, D. 2007. Aves de caza del grupo indígena E'ñepa de Guaniamo, Venezuela. *Ecosistemas* 16 (3): 86-97. Malavé-Moreno, V. C. 2016. Avifauna asociada al Morichal, Hacienda Caurama, Aripao, Bolívar. En *Preparación*.
 - Marín-Espinoza, G., S. Guevara-Vallera, A. Prieto-Arcas, J. Muñoz-Gil y Y. Carvajal-Moreno. 2011. Comercialización ilegal de aves silvestres: un caso en Venezuela. *The Biologist* 9 (1): 38-52.
 - Meneven-UCV. 1986. Base para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Pao y Caris. Informe Técnico. Fauna Tomo V. Meneven-UCV. Caracas, Venezuela. 104 pp.
 - Mora, V. y Z. Mora. 2006. Diagnóstico ambiental de la cuenca media del morichal Juanico, Maturín, estado Monagas. *Revista de Investigación* 60: 23-45.
 - Ochoa, J., F. García, S. Caura y J. Sánchez. 2009 ("2008"). Mamíferos de la cuenca del río Caura, Venezuela: listado taxonómico y distribución conocida. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 170: 5-80.
 - Ojasti, J. 1987. Fauna del sur de Anzoátegui. Ediciones Corpoven. 38 pp.
 - Porras de Guzmán, J., J. Sánchez, F. Bisbal, R. Rivero, A. Ospino, J. Manzanilla, I. Beauperthuy de Bruzual, y S. Delgado. 1990. Diagnóstico de la fauna silvestre en las plantaciones de pino caribe ubicadas al sur del estado Monagas. Informe Técnico C.V.G. PROFORCA, Centro de Investigación Forestal, Proyecto de Silvicultura, M.A.R.N.R. y U.D.O, El Merey, edo. Monagas. 142 pp.
 - República de Venezuela. 1996a. Decreto 1485 (Lista de animales vedados para la caza.). Gaceta Oficial de la República de Venezuela N° 36059, Caracas, Venezuela.
 - República de Venezuela. 1996b. Decreto 1496 (Lista de especies en peligro de extinción en Venezuela). Gaceta Oficial de la República de Venezuela N° 36062, Caracas, Venezuela.
 - Rodríguez, J. y F. Rojas-Suarez (Eds.). 2008. Libro Rojo de la Fauna Venezolana, 3ra Ed. Provita y Shell de Venezuela S. A. Caracas, Venezuela. 130 pp.
 - Rodríguez, J. P., A. García-Rawlings y F. Rojas-Suárez. 2015. Libro Rojo de la Fauna Venezolana. Provita y Fundación Empresas Polar. Caracas, Venezuela. www.animales-amenazados.provita.org.ve. Consultado: 12/4/2016
 - Sánchez, J. y D. Lew. 2012 ("2010"). Lista actualizada y comentada de los mamíferos de Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 173-174: 173-238.
 - Sarmiento, J., M. Moraes R., L. F. Aguirre y R. Specht. 2016. Vertebrados de Espiritu, un palmar estacionalmente inundable de Bolivia. Pp. ¿?. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, canangunchales y otros palmars inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
 - Solari, S. y P. Velazco 2008. *Thyroptera lavalii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T21878A9334718. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T21878A9334718> en Downloaded on 30 April 2016.
 - Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker y D. K. Moskovits. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. Chicago: University of Chicago Press. 478 pp.
 - Trujillo, F. y F. Mosquera-Guerra. 2016. Caracterización, uso y manejo de la mastofauna asociada a los morichales de los

SEGUNDA PARTE

Llanos Orientales colombianos. **Pp. ¿?**. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia,*

Paraguay, Uruguay y Argentina. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.

Anexo 1. Listado de especies de aves y mamíferos asociados a ecosistemas de morichal en Venezuela. **ATRIBUTOS:** **M**= Morichal, **As**= asociado a morichal (ecotono). **Car**= carroñero, **Ca**= carnívoro, **Pi**= piscívoro, **Hm**= hematófago, **Fo**= folívoro, **Fr**= frugívoro, **Gr**= granívoro, **Hr**= herbívoro, **In**= insectívoro, **Inv**= consumidor de invertebrados, **Ne**= nectátivo, **Po**= polínivoro, **Om**= omnívoro, **Ver**= consumidor de vertebrados. **Res**= residentes, **MN**= migratorio del norte (Boreal) y **MS**= migratorio del sur (Austral). **NE**= considerada como no evaluada, **DD**= considerada bajo la categoría de datos Insuficientes, **LC**= preocupación menor, **NT**= casi amenazado y **VU**= vulnerable (IUCN 2016, Rodríguez y Rojas-Suárez 2008); **I** y **II**= incluidos en el Apéndice I o II de CITES (2016), Anexo B o D (EU Wildlife Trade Regulations 2016), **V**= especies en veda, en la lista Oficial de Animales de Caza o no (Rep. De Venezuela 1996a); **P**= en peligro de extinción (Rep. De Venezuela 1996b); **CD**= especie dentro del calendario de caza deportiva 2004-2005, **Mas**= caza para mascota. **REFERENCIAS:** **1**= Friedmann y Foster 1950, **2**= Meneven-UCV 1986, **3**= González-B. 1987, **4**= Ojasti 1987, **5**= Porras *et al.* 1990, **6**= Giner y Barreto 1997, **7**= Espinoza 2002, **8**= Bastidas *et al.* 2013, **9**= Malavé-Moreno 2016, **10**= Linares y Rivas 2004, **11**= González 2012, **12**= Bisbal y Naveda 2010, **13**= obs. pers. – Arnaldo Ferrer, **A**= MHNLS, **B**= COP, **C**= MBUCV y **D**= EBRG.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
CLASE AVES			
PODICIPEDIFORMES			
Podicipedidae			
<i>Tachybaptus dominicus</i>	Patito zambullidor	M, Inv, Res, LC, NE	8
ARDEIFORMES			
Ardeidae			
<i>Ardea alba</i>	Garza blanca real	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, V	9
<i>Ardea cocoi</i>	Garza morena	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, V	7, 8, 9, A, B
<i>Butorides striata</i>	Chicuaco cuello gris	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	7, 8, 9, A, B
<i>Egretta caerulea</i>	Garcita azul	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	6, 7, 8, 9
<i>Egretta thula</i>	Chusmita	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	7, 9, B
<i>Nycticorax nycticorax</i>	Guaco	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	7, 9
<i>Pilherodius pileatus</i>	Garciola real	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	6
<i>Syrigma sibilatrix</i>	Garza silbadora	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	8, 9, A
<i>Tigrisoma lineatum</i>	Pájaro vaco	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	5, 9, A, B



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
Threskiornithidae			
<i>Cercibis oxycerca</i>	Tarotaro	M, Inv, Res, LC, NT, V	7, 9
<i>Mesembrinibis cayennensis</i>	Corocoro negro	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Phimosus infuscatus</i>	Zamurita	M, Inv, Res, LC, NE	9
<i>Theristicus caudatus</i>	Tautaco	M, Inv, Res, LC, NE, V	5, B
CICONIIFORMES			
Ciconiidae			
<i>Ciconia maguari</i>	Cigüeña	M, Ver, Inv, Res, LC, NT, V	2
<i>Jabiru mycteria</i>	Garzón soldado	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, I, V	6, 9
ANSERIFORMES			
Anatidae			
<i>Cairina moschata</i>	Pato real	M, Inv, Gr, Res, LC, DD	7
<i>Dendrocygna bicolor</i>	Yaguaso colorado	As, Fr, Gr, Res, LC, DD, CD	7, 8
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	Güirirí	M, Inv, Gr, Res, LC, NE, CD	7, 8
<i>Dendrocygna viduata</i>	Yaguaso cariblanco	M, Inv, Gr, Res, LC, NE, CD	7, 8
CATHARTIFORMES			
Cathartidae			
<i>Cathartes aura</i>	Oripopo	M, Car, Res, LC, NE	5, 6, 7, 9, A, B
<i>Cathartes burrovianus</i>	Oripopo cabeza amarilla menor	M, Car, Res, LC, NE	5, 7, B
<i>Cathartes melambrotus</i>	Oripopo cabeza amarilla mayor	M, Car, Res, LC, NE	7, B
<i>Coragyps atratus</i>	Zamuro	M, Car, Res, LC, NE	5, 7, 9, A, B
<i>Sarcoramphus papa</i>	Rey zamuro	M, Car, Res, LC, NE	B
Accipitridae			
<i>Busarellus nigricollis</i>	Gavilán colorado	M, Ver, Res, LC, NE, II, Annex B	8, A, B
<i>Buteo albonotatus</i>	Gavilán negro	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 5, B
<i>Buteo nitidus</i>	Gavilán gris	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II	2
<i>Buteogallus anthracinus</i>	Gavilán cangrejero	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 5, 7, 8, A, B
<i>Buteogallus meridionalis</i>	Gavilán pita venado	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	7, B
<i>Buteogallus urubitinga</i>	Águila negra	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	7
<i>Chondrohierax uncinatus</i>	Gavilán andapié	M, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	B

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Elanoides forficatus</i>	Gavilán tijereta	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	6
<i>Geranoaetus albicaudatus</i>	Gavilán tejé	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	5, 7, 9, B
<i>Geranospiza caerulescens</i>	Gavilán zancón	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	5, 6
<i>Harpagus bidentatus</i>	Gavilán bidente	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	B
<i>Helicolestes hamatus</i>	Gavilán pico de hoz	M, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 5, B
<i>Ictinia plumbea</i>	Gavilán plumizo	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	7, B
<i>Leptodon cayanensis</i>	Gavilán palomero	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	B
<i>Parabuteo unicinctus</i>	Gavilán andapié	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	B
<i>Rupornis magnirostris</i>	Gavilán habado	M, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	B
FALCONIFORMES			
Falconidae			
<i>Caracara cheriway</i>	Caricare encrestado	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B, Mas	B
<i>Daptrius ater</i>	Chupacacao negro	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	B
<i>Falco femoralis</i>	Halcón aplomado	As, Ver, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 5, 7
<i>Falco rufigularis</i>	Halcón golondrina	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	5, A, B
<i>Falco sparverius</i>	Halcón primito	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	5, 6, A
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	Halcón macagua	M, Ver, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 5, B
<i>Ibycter americanus</i>	Chupacacao ventriblanco	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	6, 7, 9, A, B
<i>Milvago chimachima</i>	Caricare sabanero	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	5, 7, 9, A
GALLIFORMES			
Cracidae			
<i>Ortalis ruficauda</i>	Guacharaca	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, CD, Mas	2, 4, 5, 8, A, B
<i>Penelope purpurascens</i>	Pava culirroja	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, CD	5, 7, B
EURYPYGIFORMES			
Eurypigidae			
<i>Eurypiga helias</i>	Tigana	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	7, B

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
GRUIFORMES			
Aramidae			
<i>Aramus guarauna</i>	Carrao	M, Inv, Res, LC, NE	6, B
Heliornithidae			
<i>Heliornis fulica</i>	Zambullidor del sol	M, Inv, Res, LC, NE	5, 7, 8, B
Psophiidae			
<i>Psophia crepitans</i>	Grulla	M, Om, Res, LC, NE	7, A
Rallidae			
<i>Aramides cajaneus</i>	Cotara caracolera	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Mustelirallus albicollis</i>	Turura gargantiblanca	M, Inv, Res, LC, NE	A
CHARADRIIFORMES			
Charadriidae			
<i>Vanellus cayanus</i>	Alcaravancito	As, Inv, Res, LC, NE	8, 9, B
<i>Vanellus chilensis</i>	Alcaraván	As, Inv, Res, LC, NE	9
Jacanidae			
<i>Jacana jacana</i>	Gallito de laguna	M, Inv, Res, LC, NE	6, 9
Laridae			
<i>Phaetusa simplex</i>	Guanaguanare fluvial	M, Ver, Res, LC, NE	7, 8, 9
<i>Sternula superciliaris</i>	Gaviota pico amarillo	M, Ver, Res, LC, NE	7, 9, B
Scolopacidae			
<i>Actitis macularius</i>	Playero coleador	M, Inv, MN, LC, NE	9
COLUMBIFORMES			
Columbidae			
<i>Claravis pretiosa</i>	Palomita azul	M, Gr, Res, LC, NE	9
<i>Columbina passerina</i>	Tortolita grisácea	M, Gr, Res, LC, NE, Mas	1, 2, 5, 7, 8, 9, B
<i>Columbina squammata</i>	Palomita maraquita	M, Gr, Res, LC, NE, Mas	5, 9
<i>Columbina talpacoti</i>	Tortolita rojiza	M, Gr, Res, LC, NE	5, A, B
<i>Leptotila rufaxilla</i>	Paloma pipa	M, Gr, Res, LC, NE, CD	5, A
<i>Leptotila verreauxi</i>	Paloma turca	M, Gr, Res, LC, NE, CD	7, 8
<i>Patagioenas cayennensis</i>	Paloma colorada	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, CD, Mas	2, 5, 6, 8, 9, A, B
<i>Zenaida auriculata</i>	Paloma sabanera	As, Gr, Res, LC, NE, CD	2, 9, A

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
PSITTACIFORMES			
Psittacidae			
<i>Amazona amazonica</i>	Loro guaro	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, II, Annex B, Mas	2, 5, 8
<i>Amazona ochrocephala</i>	Loro real	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, II, Annex B, Mas	8, 9
<i>Ara ararauna</i>	Guacamaya azul y amarilla	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 5, 6, 7, 8, B
<i>Ara chloropterus</i>	Guacamaya roja	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, II, Annex B, V	2, 5, 7, 8, A, B
<i>Diopsittaca nobilis</i>	Guacamaya enana	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, II, Annex B, V	7, B
<i>Eupsittula pertinax</i>	Perico cara sucia	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, II, Annex B, Mas	6
<i>Forpus passerinus</i>	Periquito	As, Fr, Gr, Res, LC, NE, II, Annex B, Mas	1, 2, 5, 6, 7, 8, B
<i>Orthopsittaca manilatus</i>	Guacamaya barriga roja	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, II, Annex B	6, A, B
<i>Psittacara leucophthalmus</i>	Perico ojo blanco	M, Fr, Gr, Res, LC, NE, II, Annex B	1, 2, 5, 7
<i>Thectocercus acuticaudatus</i>	Carapaico	As, Fr, Gr, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 5, 6, 8, A, B
CUCULIFORMES			
Opisthocomidae			
<i>Opisthocomus hoazin</i>	Chenchena	M, Fo, Res, LC, NE	2, 3, 4, 5, 7, A
Cuculidae			
<i>Coccyzua minuta</i>	Piscuita enana	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Coccyzus americanus</i>	Cuclillo pico amarillo	M, Inv, MN, LC, NE	B
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	Cuclillo grisáceo	M, Inv, Res, LC, NE	5, 9
<i>Crotophaga ani</i>	Garrapatero común	M, Inv, Res, LC, NE	7
<i>Crotophaga major</i>	Garrapatero hervidor	M, Inv, Gr, Ver, Res, LC, NE	2, 5, 7, 8, A, B
<i>Piaya cayana</i>	Piscua	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	7, B
<i>Tapera naevia</i>	Saucé	M, Inv, Res, LC, NE	5
STRIGIFORMES			
Strigidae			
<i>Bubo virginianus</i>	Lechuzón orejudo	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B, V	2, 6
<i>Ciccaba nigrolineata</i>	Lechuza blanquinegra	M, Ver, Res, LC, NE, II, Annex B	5, 8

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Glaucidium brasilianum</i>	Pavita ferrugínea	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 3
<i>Megascops choliba</i>	Curucucú común	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 5, 8, B
<i>Pseudoscops clamator</i>	Lechuza listada	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 5, 7, 8, A
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	Lechuzón de anteojos	M, Ver, Inv, Res, LC, NE, II, Annex B	B
CAPRIMULGIFORMES			
Nyctibiidae			
<i>Nyctibius griseus</i>	Nictibio grisáceo	M, Inv, Res, LC, NE	5, 7, B
Caprimulgidae			
<i>Chordeiles acutipennis</i>	Aguaitacamino chiquito	M, Inv, Res, LC, NE	5, 7, A
<i>Chordeiles pusillus</i>	Aguaitacamino menudo	M, Inv, Res, LC, NE	5
<i>Hydropsalis cayennensis</i>	Aguaitacamino rastrojero	M, Inv, Res, LC, NE	A
<i>Nyctidromus albicollis</i>	Aguaitacamino común	M, Inv, Res, LC, NE	5, 7, B
APODIFORMES			
Apodidae			
<i>Chaetura brachyura</i>	Vencejo coliblanco	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Tachornis squamata</i>	Vencejo tijereta	M, Inv, Res, LC, NE	5, 6, A, B
Trochilidae			
<i>Amazilia chionopectus</i>	Diamante colidorado	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	5, B
<i>Amazilia fimbriata</i>	Diamante gargantiverde	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 7, 8, 9, A, B
<i>Amazilia tobaci</i>	Diamante bronceado coliazul	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	2, 5, 8, A, B
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	Mango pechinegro	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	2, A
<i>Chlorestes notata</i>	Colibrí verdedito	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	A
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	Esmeralda coliazul	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	B
<i>Chrysolampis mosquitus</i>	Tucusito rubí	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	5, A
<i>Glaucis hirsutus</i>	Colibrí pecho canela	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	A, B
<i>Helimaster longirostris</i>	Colibrí estrella pico largo	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	5, A
<i>Phaethornis longuemareus</i>	Ermitaño pequeño	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	5, A

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Phaethornis striigularis</i>	Ermitaño gargantirrayado	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	B
<i>Polytmus guainumbi</i>	Colibrí gargantidorado	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	7
<i>Thalurania furcata</i>	Tucusito moradito	M, Ne, Res, LC, NE, II, Annex B	A
Trogonidae			
<i>Trogonidae</i>	Sorocúa cola blanca	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	7
CORACIIFORMES			
Alcedinidae			
<i>Chloroceryle aenea</i>	Martín pescador pigmeo	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	2, 3, 5, 6, 8, 9
<i>Chloroceryle americana</i>	Martín pescador pequeño	M, Ver, Res, LC, NE	2, 5, 6, B
<i>Chloroceryle inda</i>	Martín Pescador selvático	M, Ver, Res, LC, NE	2, 5, 6, 9
<i>Megaceryle torquata</i>	Martín pescador grande	M, Ver, Inv, Res, LC, NE	7
Momotidae			
<i>Momotus momota</i>	Pájaro león	M, Inv, Res, LC, NEV	6
GALBULIFORMES			
Galbulidae			
<i>Galbula ruficauda</i>	Tucuso barranquero	M, Inv, Res, LC, NE	5, 7, 8, A, B
Bucconidae			
<i>Chelidoptera tenebrosa</i>	Bobito mirasol	M, Inv, Res, LC, NE	2
<i>Hypnelus ruficollis bicinctus</i>	Aguantapiedra	M, Inv, Res, LC, NE	2, 5, 6, 7, 8, 9, A, B
PICIFORMES			
Ramphastidae			
<i>Ramphastos tucanus</i>	Piapoco gargantiblanco	M, Fr, Inv, Res, VU, NE, II, Annex B, V	7, B
<i>Ramphastos vitellinus</i>	Diostedé pico acanalado	M, Fr, Inv, Res, VU, NE, II, Annex B, V	B
Picidae			
<i>Campephilus melanoleucos</i>	Carpintero real pico amarillo	M, Inv, Res, LC, NEV	2, 5, 6, 7, A
<i>Celeus elegans</i>	Carpintero castaño	M, Inv, Res, LC, NE	7, B
<i>Celeus flavus</i>	Carpintero amarillo	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Colaptes punctigula</i>	Carpintero pechipunteado	M, Inv, Res, LC, NE	1, 7, B

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Dryocopus lineatus</i>	Carpintero real barbirrayado	M, Inv, Res, LC, NEV	1, 5, 6, 7, 9, A, B
<i>Melanerpes rubricapillus</i>	Carpintero habado	M, Inv, Res, LC, NE, Mas	2, 5, 8, A, B
PASSERIFORMES			
Furnariidae			
<i>Berlepschia rikeri</i>	Cotí de palmeras	M, Inv, Res, LC, NE	6
<i>Certhiaxis cinnamomeus</i>	Güitío de agua	M, Inv, Res, LC, NE	9
<i>Dendrocicla fuliginosa</i>	Trepador marrón	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Dendroplex picus</i>	Trepador subesube	M, Inv, Res, LC, NE	8
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	Trepadorcito listado	M, Inv, Res, LC, NE	7, 8, 9, A, B
<i>Phacellodomus rufifrons</i>	Guaití	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Synallaxis albescent</i>	Güitío gargantiblanco	As, Inv, Res, LC, NE	5, 7
<i>Xiphorhynchus guttatus</i>	Trepador pegón	M, Inv, Res, LC, NE	B
Thamnophilidae			
<i>Cercomacra nigricans</i>	Hormiguero negro	M, Inv, Res, LC, NE	5
<i>Cercomacroides tyrannina</i>	Hormiguero tirano	M, Inv, Res, LC, NE	A
<i>Formicivora grisea</i>	Coicorita amazónica	M, Inv, Res, LC, NE	5
<i>Myrmotherula schisticolor</i>	Hormiguerito apizarrado	M, In, Res, LC, NE	B
<i>Sakesphorus canadensis</i>	Hormiguero copetón	M, Inv, Res, LC, NE	2, 5, 8, B
<i>Sclateria naevia</i>	Hormiguero trepador	M, Inv, Res, LC, NE	5, 7, B
<i>Thamnophilus doliatus</i>	Pavita hormiguera común	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Thamnophilus punctatus</i>	Tiojorita punteada	M, Inv, Res, LC, NE	6, A
Tityridae			
<i>Pachyrhamphus polychopterus</i>	Cabezón aliblanco	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	6
<i>Tityra cayana</i>	Bacaco benedictino	M, Fr, Res, LC, NE	6
<i>Tityra inquisitor</i>	Bacaco pequeño	M, Fr, Res, LC, NE	8
Pipridae			
<i>Ceratopipra erythrocephala</i>	Saltaín cabecidorado	M, Fr, Res, LC, NE	6, A
<i>Chiroxiphia lanceolata</i>	Saltaín cola de lanza	M, Fr, In, Res, LC, NE	5, A, B
<i>Manacus manacus</i>	Saltaín maraquoero	M, Fr, Res, LC, NE	6, A

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Pipra aureola</i>	Saltarín cabecianaranjado	M, Fr, Res, LC, NE	1, 6, 9, A
Tyrannidae			
<i>Arundinicola leucocephala</i>	Atrapamoscas duende	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Attila cinnamomeus</i>	Atila acanelado	M, Inv, Res, LC, NE	5, 6, A, B
<i>Camptostoma obsoletum</i>	Atrapamoscas lampiño	M, Inv, Res, LC, NE	7
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	Atrapamoscas fusco	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Contopus cooperi</i>	Pibí boreal	M, Inv, MN, LC, DD	B
<i>Contopus cinereus</i>	Pibí cenizo	M, Inv, Res, LC, NE	5, A, C
<i>Elaenia chiriquensis</i>	Bobito copetón moño blanco	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	5, A
<i>Elaenia cristata</i>	Bobito crestiapagado	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	2, 5, 6, 7, A, B
<i>Elaenia flavogaster</i>	Bobito copetón vientre amarillo	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	5
<i>Elaenia parvirostris</i>	Bobito copetón pico corto	M, Fr, Inv, MS, LC, NE	8, 9
<i>Fluvicola pica</i>	Viudita acuática	As, Inv, Res, LC, NE	5, B
<i>Legatus leucophaius</i>	Atrapamoscas ladrón	M, Inv, Res, LC, NE	2, 6, 8
<i>Machetornis rixosa</i>	Atrapamoscas jinete	As, Inv, Res, LC, NE	5, 6, 8, A, B
<i>Megarynchus pitangua</i>	Atrapamoscas picón	M, Inv, Res, LC, NE	7
<i>Mionectes oleagineus</i>	Bobito aceitunado	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	7, A, B
<i>Myiarchus ferox</i>	Atrapamoscas garrochero chico	M, Inv, Res, LC, NE	2, 6, A, B, C
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	Atrapamoscas garrochero colirrufo	M, Inv, Res, LC, NE	6, B
<i>Myiodynastes maculatus</i>	Gran atrapamoscas listado	M, Inv, Res, LC, NE	8, A
<i>Myiopagis gaimardii</i>	Bobito de selva	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	6
<i>Myiopagis viridicata</i>	Bobito verdoso	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	5, A, B
<i>Myiophobus fasciatus</i>	Atrapamoscas pechirrayado	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Myiornis ecaudatus</i>	Pico chato pigmeo descolado	M, Inv, Res, LC, NE	2, 8, 9, A, B
<i>Myiozetetes cayanensis</i>	Atrapamoscas pecho amarillo	M, Inv, Res, LC, NE	2
<i>Myiozetetes similis</i>	Pitirre copete rojo	M, Inv, Res, LC, NE	5

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Pitangus lictor</i>	Pecho amarillo orillero	M, Inv, Res, LC, NE	2, 6, 9
<i>Phaeomyias murina</i>	Atrapamoscas color ratón	M, Inv, Res, LC, NE	A
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Cristofué	M, Om, Res, LC, NE	2, 5, 6, 7, 8, 9, A, B
<i>Platyrinchus mystaceus</i>	Pico chato gargantiblanco	M, Inv, Res, LC, NE	2, 5, A
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	Atrapamoscas sangre de toro	As, Inv, Res, LC, NE	2, 6, A
<i>Sublegatus arenarum</i>	Atrapamoscas de arbustos	As, Fr, Res, LC, NE	A
<i>Taeniotriccus andrei</i>	Atrapamoscas pechinegro	M, Inv, Res, LC, NE	7
<i>Todirostrum cinereum</i>	Titirijí lomizenizo	M, Inv, Res, LC, NE	5, 8
<i>Tolmomyias flaviventris</i>	Pico chato amarillento	M, Inv, Res, LC, NE	5, 8, A, B
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	Pico chato sulfuroso	M, Inv, Res, LC, NE	A
<i>Tyrannopsis sulphurea</i>	Atrapamoscas sulfuroso	M, Inv, Res, LC, NE	5, 6, 7, B
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Pitirre chicharrero	M, Inv, Res, LC, NE	5, 6, 7, 8, 9, A, B
<i>Tyrannus savana</i>	Atrapamoscas tijereta	As, Inv, Res y MS, LC, NE	2, 6, 8, 9, A
Hirundinidae			
<i>Hirundo rustica</i>	Golondrina de horquilla	As, Inv, MN, LC, NE	5, B
<i>Progne chalybea</i>	Golondrina urbana	M, Inv, Res, LC, NE	6
<i>Progne tapera</i>	Golondrina de río	M, Inv, Res y MS, LC, NE	2
<i>Tachycineta albiventer</i>	Golondrina de agua	M, Inv, Res, LC, NE	6, B
Corvidae			
<i>Cyanocorax violaceus</i>	Corobero	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	2, 7, A, B
Donacobiidae			
<i>Donacobius atricapilla</i>	Paraulata de agua	M, Inv, Res, LC, NE	2, 5, 6, B
Troglodytidae			
<i>Campylorhynchus griseus</i>	Cucarachero currucuchú	M, Inv, Res, LC, NE	6
<i>Cantorchilus leucotis</i>	Cucarachero flanquileonado	M, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Troglodytes aedon</i>	Cucarachero común	M, Inv, Res, LC, NE	2, 5, A, B

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
Mimidae			
<i>Mimus gilvus</i>	Paraulata llanera	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	5, 6, 8, 9, B
Turdidae			
<i>Turdus fumigatus</i>	Paraulata acanelada	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Turdus leucomelas</i>	Paraulata montañera	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	2, 5, 6, 9, A, B
<i>Turdus nudigenis</i>	Paraulata ojo de candil	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	2, A, B
Poliophtilidae			
<i>Ramphocaenus melanurus</i>	Chirito picón	M, Inv, Res, LC, NE	5
<i>Poliophtila plumbea</i>	Chirito de chaparrales	As, Inv, Res, LC, NE	5, 8, A
Vireonidae			
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Sirirí	M, Inv, Res, LC, NE	2, 5, A, B, C
<i>Pachysylvia aurantiifrons</i>	Verderón luisucho	M, Inv, Res, LC, NE	5
<i>Vireo olivaceus</i>	Julián chiví ojirrojo	M, Inv, Res, LC, NE	5, B
Icteridae			
<i>Cacicus cela</i>	Arrendajo común	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	9, B
<i>Chrysomus icterocephalus</i>	Turpial de agua	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	7, A, B
<i>Gymnomystax mexicanus</i>	Tordo maicero	As, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	2
<i>Icterus auricapillus</i>	Gonzalito real	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	7, B
<i>Icterus cayanensis</i>	turpial de moriche	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	2
<i>Icterus icterus</i>	Turpial	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	2, 5, 8, 9, A, B
<i>Icterus nigrogularis</i>	Gonzalito	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	7, B
<i>Lamprosar tanagrinus</i>	Tordo frente aterciopelada	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	6
<i>Molothrus bonariensis</i>	Tordo mirlo	M, Inv, Gr, Res, LC, NE, Mas	7, A, B
<i>Psarocolius decumanus</i>	Conoto negro	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, V, Mas	7, A
<i>Psarocolius viridis</i>	Conoto verde	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, V	9
<i>Sturnella militaris</i>	Tordo pechirrojo	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Annex D	6
Parulidae			
<i>Parkesia noveboracensis</i>	Reinita de los charcos	M, Inv, MN, LC, NE	5
<i>Setophaga petechia</i> [aestiva Group]	Canario de mangle migratorio	M, Inv, MN, , no reconocida IUCNNE	5, 9, A

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Setophaga ruticilla</i>	Candelita migratoria	M, Inv, MN, LC, NE	5
Thraupidae			
<i>Coereba flaveola</i>	Reinita	M, Ne, Res, LC, NE, Mas	2, 5, 6, 8, A, B
<i>Chlorophanes spiza</i>	Mielero verde	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	2
<i>Hemithraupis guira</i>	Pintasilgo buchinegro	As, Fr, Inv, Res, LC, NE	2
<i>Nemosia pileata</i>	Frutero de coronita	As, Fr, Inv, Res, LC, NE	B
<i>Ramphocelus carbo</i>	Sangre de toro pico de plata	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	5, 7, A, B
<i>Schistochlamys melanopsis</i>	Cardenal cara negra	M, Fr, Inv, Res, LC, NE	2, A
<i>Tachyphonus rufus</i>	Chocolatero	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	7, A
<i>Tangara cayana</i>	Tángara monjita	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	1, 2, 5, 8, 9, A, B
<i>Thraupis episcopus</i>	Azulejo de jardín	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	1, 2, 4, 5, 6, A, B
<i>Thraupis palmarum</i>	Azulejo de palmeras	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, A, B
<i>Saltator coerulescens</i>	Lechosero ajicero	M, Hr, Res, LC, NE	5, A
<i>Saltator maximus</i>	Picurero	M, Hr, Res, LC, NE	A
<i>Sporophila angolensis</i>	Semillero ventricastaño	M, Gr, Res, LC, NE, Mas	7, A
<i>Sporophila intermedia</i>	Espiguero pico de plata	M, Gr, Res, LC, NE, Mas	5
<i>Sporophila lineola</i>	Espiguero bigotudo	M, Gr, MS, LC, NE, Mas	6
<i>Sporophila minuta</i>	Espiguero canelillo	As, Gr, Res, LC, NE, Mas	7
<i>Sporophila nigricollis</i>	Espiguero ventriamarillo	M, Gr, Res, LC, NE, Mas	6
<i>Sporophila plumbea</i>	Espiguero plumizo	M, Gr, Res, LC, NE, Mas	5, 6, 8, 9
<i>Volatinia jacarina</i>	Semillero chirrí	M, Gr, Res, LC, NE	6, A
Fringillidae			
<i>Euphonia trinitatis</i>	Curruñatá saucito	M, Fr, Inv, Res, LC, NE, Mas	2, 5, B
CLASE MAMMALIA			
DIDELPHIMORPHIA			
Didelphidae			
<i>Caluromys philander</i>	Comadreja lanuda cola desnuda	MT, Fr-In,R,LC,NE	10,5,2
<i>Didelphis imperfecta</i>	Rabipelado guayanés	MT,Om,Mr-G,LC,NE	A
<i>Didelphis marsupialis</i>	Rabipelado común	MT,Om,Ma,LC,NE	10,11,12,5,2,D,A

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Gracilinanus emiliae</i>	Comadreja ratona colilarga	MT,In-Fr,R,DD,NE	10,D
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	Comadreja coligruesa	MT,Ca,R,LC,NE	10,D
<i>Marmosa murina</i>	Comadreja ratona común	MT,In-Fr,A,LC,NE	10
<i>Marmosa robinsoni</i>	Comadreja ratona llanera	MA-MT,In-Fr,Ma,LC,NE	10,12,5,2,C,D,A
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	Comadreja patilarga	MT,Ca-Fr,A,LC,NE	10
<i>Micoureus demerarae</i>	Comadreja ratona lanuda	MT,In-Fr,Ma,LC,NE	10
<i>Monodelphis brevicaudata</i>	Comadreja colicorta comun	MT,In-Ca,Mr-G,LC,NE	10,A
<i>Philander deltae</i>	Comadreja cuatrojos comun	MT,Ca-Fr,Mr-E,LC,NE	10,D
PILOSA			
Bradypodidae			
<i>Bradypus tridactylus</i>	Pereza de tres dedos guayanesa	MT,Fo,Mr-G,LC,NE	10
Megalonychidae			
<i>Choloepus didactylus</i>	Pereza de dos dedos guayanesa	MT,Fo-Fr,R,LC,NE	10
Cyclopedidae			
<i>Cyclopes didactylus</i>	Perico ligero	MT,In,R,LC,NE	10
Myrmecophagidae			
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	Oso hormiguero	MT,In,Ma,VU,VU,II,V	10,12
<i>Tamandua tetradactyla</i>	Osito melero común	MT,In,Ma,LC,NE	10,12,5,2
CINGULATA			
Dasypodidae			
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Cachicamo común	MT,In-Ca,Ma,LC,NE	10,12,5,2,C,D
<i>Dasypus sabanicola</i>	Cachicamo sabanero	MC,In,Mr,NT,NE	12,D,A
CHIROPTERA			
Emballonuridae			
<i>Cormura brevirostris</i>	Murciélago castaño	MT,In,Ma,LC,NE	10
<i>Diclidurus ingens</i>	Murciélago blanco menor	MT,In,Mr,DD,NE	10,D

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Diclidurus scutatus</i>	Murciélago blanco mayor	MT,In,Mr,LC,NE	10,D
<i>Rhynchonycteris naso</i>	Murciélago narizón	MC-MT,In,Ma,LC,NE	10,12,5,2,C,D,A
<i>Saccopteryx bilineata</i>	Murciélago rayado negro	MT,In,Ma,LC,NE	10,12,5,C,D,A
<i>Saccopteryx canescens</i>	Murciélago rayado claro	MT,In,Ma,LC,NE	10,12,5,D,A
<i>Saccopteryx leptura</i>	Murciélago rayado pardo	MT,In,Ma,LC,NE	10,12,5,D,A
Noctilionidae			
<i>Noctilio albiventris</i>	Murciélago pescador menor	MT,In-Pi,Ma,LC,NE	10,12,D
<i>Noctilio leporinus</i>	Murciélago pescador mayor	MT,Pi-In,Ma,LC,NE	10,3
Molossidae			
<i>Eumops auripendulus</i>	Murciélago de gorra común	MT,In,Ma,LC,NE	10
<i>Eumops maurus</i>	Murciélago de gorra mayor	MT,In,Mr,DD,NE	D
<i>Cynomops planirostris</i>	Murciélago perruno ventriblanco	MT,In,Ma,LC,NE	10,12
<i>Molossops temminckii</i>	Murciélago perruno menor	MC,In,R,LC,NE	12,A
<i>Molossus molossus</i>	Murciélago mastín casero	MT,In,Ma,LC,NE	10,12,D,A
<i>Molossus rufus</i>	Murciélago mastín grande	MT,In,Ma,LC,NE	10,12,5,2
<i>Molossus sinaloae</i>	Murciélago mastín negro	MT,In,A,LC,NE	10
<i>Promops centralis</i>	Murciélago crestado mayor	MT,In,R,LC,NE	5,A
Mormoopidae			
<i>Pteronotus davyi</i>	Murciélago desnudo común	MT,In,A,LC,NE	10
<i>Pteronotus gymnonotus</i>	Murciélago desnudo mayor	MT,In,R,LC,NE	2
<i>Pteronotus parnellii</i>	Murciélago bigotudo común	MA-MC-MT,In,Ma,LC,NE	5,2,C,DA
<i>Pteronotus personatus</i>	Murciélago bigotudo pequeño	MC-MT,In,A,LC,NE	10,5,D,A
Natalidae			
<i>Natalus tumidirostris</i>	Murciélago cavernícola	MT,In,Ma,LC,NE	A

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
Phyllostomidae			
<i>Ametrida centurio</i>	Murciélago de hombros blancos	MT,Fr,Ma,LC,NE	10,D
<i>Anoura geoffroyi</i>	Murciélago longirostro oscuro	MA-MT,Ne-Po,A,LC,NE	D,A
<i>Artibeus bogotensis</i>	Murciélago frugívoro oliváceo	MA-MT,Fr,Mr,,NE	D,A
<i>Artibeus cinereus</i>	Murciélago frugívoro menor	MT,Fr,Mr,LC,NE	10,3,5,2,C,D,A
<i>Artibeus concolor</i>	Murciélago frugívoro guayanés	MT,Fr-In,R,LC,NE	A
<i>Artibeus lituratus</i>	Murciélago frugívoro mayor	MT,Fr-In,Ma,LC,NE	10,D
<i>Artibeus obscurus</i>	Murciélago frugívoro negro	MT,Fr,Mr,LC,NE	10,D,A
<i>Artibeus planirostris</i>	Murciélago frugívoro aliblanco	MA-MC-MT,Fr,Mr,LC,NE	5,2,C,D,A
<i>Carollia brevicauda</i>	Murciélago frutero colicorto	MT,Fr,Ma,LC,NE	10,,A
<i>Carollia perspicillata</i>	Murciélago frutero común	MA-MT,Fr-In,Ma,LC,NE	10,5,2,C,D,A
<i>Chiroderma trinitatum</i>	Murciélago chato menor	MT,Fr,A,LC,NE	10
<i>Chiroderma villosum</i>	Murciélago chato peludo	MT,Fr,Ma,LC,NE	10,D
<i>Choeroniscus minor</i>	Murciélago lengüilargo grande	MT,Ne-Po,Mr,LC,NE	10
<i>Dermanura gnoma</i>	Murciélago frugívoro enano	MT,Fr,Ma,LC,NE	10,A
<i>Mesophylla macconnelli</i>	Murciélago cremoso	MT,Fr,A,LC,NE	10,5,A
<i>Glossophaga longirostris</i>	Murciélago nectarívoro llanero	MA-MT,Fr-Ne-Po,Ma,DD,NE	10,12,2,D
<i>Glossophaga soricina</i>	Murciélago nectarívoro común	MT,Ne-Po,Ma,LC,NE	10,12,3,5,2,C,D,A
<i>Glyphoncyteris sylvestris</i>	Murciélago orejudo tricolorado	MT,In-Fr,R,LC,NE	A
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	Murciélago patilargo	MT,In,A,LC,NE	10,D
<i>Micronycteris megalotis</i>	Murciélago orejudo común	MC-MT,In-Fr,Ma,LC,NE	5,D,A
<i>Micronycteris minuta</i>	Murciélago orejudo diminuto	MT,In-Fr,A,LC,NE	10,12,5,2,C,D,A

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Mimon bennettii</i>	Murciélago nariz plana	MT,In,Ma,LC,NE	A
<i>Mimon crenulatum</i>	Murciélago crenulado	MT,In,Ma,LC,NE	10,5,2,D,A
<i>Phyllostomus discolor</i>	Murciélago lanceolado menor	MT,In-Fr,Ma,LC,NE	10,2,C,D,A
<i>Phyllostomus elongatus</i>	Murciélago lanceolado intermedio	MT,In-Fr,R,LC,NE	10,5,2,D,A
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Murciélago lanceolado mayor	MT,Om,Ma,LC,NE	10,D
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	Murciélago listado rostrorcorto	MC-MT,Fr,Mr,LC,NE	10,5,D,A
<i>Platyrrhinus helleri</i>	Murciélago listado común	MT,Fr,Ma,LC,NE	10,5,D,A
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Murciélago fruterito guayanés	MT,Fr,R,LC,NE	10
<i>Sturnira lilium</i>	Murciélago charretero común	MT,Fr,Ma,LC,NE	10,5,2
<i>Sturnira tildae</i>	Murciélago charretero guayanés	MT,Fr,R,LC,NE	10
<i>Tonatia saurophila</i>	Murciélago orejón común	MT,Ca-Fr,R,LC,NE,	D
<i>Lophostoma brasiliense</i>	Murciélago orejón menor	MT,In-Fr,Ma,LC,NE	10,5,2,D,A
<i>Trachops cirrhosus</i>	Murciélago verrugoso	MT,Ca-In,Ma,LC,NE	10,5,2,D
<i>Uroderma bilobatum</i>	Murciélago toldero común	MT,Fr,Ma,LC,NE	10,D
<i>Uroderma magnirostrum</i>	Murciélago toldero rostrogrande	MT,Fr,Ma,LC,NE	10,5,D
<i>Vampyriscus bidens</i>	Murciélago orejamarilla guayanés	MT,Fr,R,LC,NE	10,A
<i>Desmodus rotundus</i>	Murciélago vampiro común	MC-MT,Hm,Ma,LC,NE	10,12,5,2,C,D,A
<i>Diaemus youngi</i>	Murciélago vampiro aliblanco	MT,Hm,Ma,LC,NE	10,12
Thyropteridae			
<i>Thyroptera lavalii</i>	Murciélago de ventosas mayor	MT,In,D,DD,VU	10,A

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Thyroptera tricolor</i>	Murciélago de ventosas ventriblanco	MT,In,Ma,LC,NE	10,5,2
Vespertilionidae			
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Murciélago pardusco brasileño	MT,In,R,LC,NE	10,D,A
<i>Eptesicus diminutus</i>	Murciélago pardusco menor	MT,In,Mr,DD,NE	5,2
<i>Eptesicus furinalis</i>	Murciélago pardusco mediano	MT,In,R,LC,NE	10,A
<i>Lasiurus ega</i>	Murciélago canoso amarillento	MT,In,A,LC,NE	A
<i>Myotis albescens</i>	Murciélago pardo escarchado	MT,In,A,LC,NE	10,3,5,2,C,D
<i>Myotis nigricans</i>	Murciélago pardo común	MT,In,Ma,LC,NE	10,12,5,2,C,D
<i>Myotis riparius</i>	Murciélago pardo ribereño	MT,In,R,LC,NE	10,5,D
<i>Rhogeessa io</i>	Murciélago diminuto oscuro	MT,In,Ma,LC,NE	10,12,5D,A
<i>Rhogeessa minutilla</i>	Murciélago diminuto claro	MC,In,R,VU,NE	A
PRIMATES			
Cebidae			
<i>Sapajus apella</i>	Mono capuchino pardo	MT,Fr-In,Mr,LC,NE	10
<i>Cebus olivaceus</i>	Mono capuchino común	MT,In-Fr,Ma,LC,NE	10,11,12,5,2,A
Atelidae			
<i>Alouatta arctoidea</i>	Mono araguato	MT,Fo-Fr,A-E,LC,NE	10,12,5,2
Pitheciidae			
<i>Pithecia pithecia</i>	Mono viudo	MT,Fr-In,Mr-G,LC,NE	10
CARNIVORA			
Canidae			
<i>Cerdocyon thous</i>	Zorro común	MT,Om,Ma,LC,NE,II	12,5,2,D,A
Felidae			
<i>Leopardus pardalis</i>	Cunaguaro	MT,Ca,Ma,LC,VU,I,V,P	10,12,5
<i>Panthera onca</i>	Jaguar	MT,Ca,Ma,NT,VU,I,V,P	10,12,
<i>Puma concolor</i>	Puma	MT,Ca,A,LC,NE,I	10,12,

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Puma yagouaroundi</i>	Onza	MT,Ca,Ma,LC,NE,II	10,12,,D
Mephitidae			
<i>Conepatus semistriatus</i>	Mapurite	MT,Ca-Fr,A,LC,NE	12
Mustelidae			
<i>Eira barbara</i>	Hurón	MT,Ca,Ma,LC,NE	12
<i>Galictis vittata</i>	Huroncito	MT,Ca,Ma,LC,NE	10,12
<i>Lontra longicaudis</i>	Perro de agua	MT,Ca,A,NT,VU,I,V,P	10
<i>Pteronura brasiliensis</i>	Nutria	MT,Ca,R,EN,EN,I,V,P	10
Procyonidae			
<i>Potos flavus</i>	Cuchicuchi	MT,Fr-In,Ma,LC,NE	10
<i>Procyon cancrivorus</i>	Mapache	MT,Ca,Ma,LC,NE	10,5,2
CETACEA			
Iniidae			
<i>Inia geoffrensis</i>	Tonina del Orinoco	MT,Pi-Ca,R,DD,VU,V	10
SIRENIA			
Trichechidae			
<i>Trichechus manatus</i>	Manatí	MT,Hr,R,VU,CR,I,V,P	13
PERISSODACTYLA			
Tapiridae			
<i>Tapirus terrestris</i>	Danta	MT,Om,Ma,VU,VU,II,V,P	10,11
ARTIODACTYLA			
Tayassuidae			
<i>Pecari tajacu</i>	Báquiro de collar	MT,Om,Ma,LC,NE,II	10,11,12,5
<i>Tayassu pecari</i>	Báquiro cachete blanco	MT,Om,A,VU,NE,II	10,12
Cervidae			
<i>Mazama americana</i>	Venado matacán rojizo	MT,Fr-Hr,Ma,DD,NE,	10
<i>Odocoileus cariacou</i>	Venado carameludo	MA,Om-Hr,Ma,LC,NE	12,5,C,D
RODENTIA			
Sciuridae			
<i>Notosciurus aestuans</i>	Ardilla guayanesa	MT,Om,Mr,LC,NE	10
<i>Notosciurus granatensis</i>	Ardilla común	MT,Gr,Ma,LC,NE, 10	10,11,12
Heteromyidae			

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
<i>Heteromys anomalus</i>	Ratón mochilero	MT,Om,A,LC,NE	10,11,5,2,C,D
Cricetidae			
<i>Calomys hummelincki</i>	Ratoncito arenero	MT,Gr,R,LC,NE	D
<i>Holochilus sciureus</i>	Rata de humedales	MT,Om,R,LC,NE	10,12,D
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	Rata montañera común	MT,Gr,A,LC,NE	10,D,A
<i>Nectomys rattus</i>	Rata de agua	MT,Om,A,LC,NE	5,2,
<i>Nectomys palmipes</i>	Rata de agua	MT,In,Mr,LC,NE	10,C,D
<i>Oecomys bicolor</i>	Ratón trepador común	MT,Gr-Fr,A,LC,NE	10
<i>Oecomys speciosus</i>	Rata trepadora ventriblanca	MT,Fr-Gr,A,LC,NE	10,D
<i>Oecomys trinitatis</i>	Rata trepadora amarillenta	MT,Fr-Gr,A,LC,NE	10
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	Ratoncito colilargo común	MT,Om,Ma,LC,NE	10,D
<i>Oryzomys sp.</i>	Rata montañera	MT,Gr,D	A
<i>Hylaeamys yunganus</i>	Rata montañera olivácea	MT,Gr,Mr,LC,NE	10
<i>Sigmodon alstoni</i>	Rata de pastizales grisácea	MT,Om-Gr,A,LC,NE	12,D
<i>Rhipidomys venezuelae</i>	Rata escaladora venezolana	MT,Om,R,LC,NE	12
<i>Zygodontomys brevicauda</i>	Ratón sabanero	MA-MC-MT,Om,Ma,LC,NE	12,C,D,A
Muridae			
<i>Mus musculus</i>	Ratón domestico	MT,Om,Ma,LC,NE	12
<i>Rattus rattus</i>	Rata domestica	MT,Om,Ma,LC,NE	12,5,2,D
Erethizontidae			
<i>Sphiggurus melanurus</i>	Puercoespin peludo	MT,Fr-He,Mr,LC,NE	10
<i>Coendou prehensilis</i>	Puercoespin común	MT,Gr-Fo,A,LC,NE	10,11,12,5,2
Caviidae			
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	Chigüire	MT,Hr,Ma,LC,NE	10,12,5,2,D
Dasyproctidae			
<i>Dasyprocta guamara</i>	Picure deltano	MT,Fr-Gr,Mr-E,LC,NE	10
<i>Dasyprocta leporina</i>	Picure común	MT,Fr-Gr,Ma,LC,NE	10,11,12,3,5,2,D
Cuniculidae			
<i>Cuniculus paca</i>	Lapa	MT,Fr-Fo,Ma,LC,NE	10,11,12,3,5

Anexo 1. Continuación.

	Nombre Común	Atributos	Referencias
Echimyidae			
<i>Makalata didelphoides</i>	Rata arbórea espinosa	MT,Gr,R,LC,NE	10,D
<i>Pattonomys semivillosus</i>	Rata arbórea grisácea	MT,Gr-Fo,Ma,LC,NE	10
<i>Proechimys guyannensis</i>	Rata casiragua guayanesa	MC-MT,Fr-Gr,Mr,LC,NE	D,A
<i>Proechimys guairae</i>	Rata casiragua común	MT,Fr-Gr,R-E,LC,NE	10
LAGOMORPHA			
Leporidae			
<i>Sylvilagus floridanus</i>	Conejo sabanero	MT,Fo,Ma,LC,NE	D,A



Cuniculus paca. Foto: F. Trujillo



7. CARACTERIZACIÓN, USO Y MANEJO DE LA MASTOFAUNA ASOCIADA A LOS MORICHALES DE LOS LLANOS ORIENTALES COLOMBIANOS

Fernando Trujillo y Federico Mosquera-Guerra

Resumen

Se consolida un listado de mamíferos medianos y grandes asociados a los morichales de los Llanos Orientales colombianos, constituido por 28 especies distribuidas en ocho órdenes, 13 familias, una subfamilia y 25 géneros. Esta diversidad representa el 5,4% de la mastofauna colombiana. Los mamíferos medianos fueron representados por *Didelphis marsupialis*, *Marmosa robinsoni*, *Dasyus sabanicola*, *Cebus albifrons albifrons*, *Notosciurus granatensis*, *Dasyprocta fuliginosa* y *Proechimys oconnelli*. Los mamíferos grandes pertenecieron a los órdenes Cingulata, Pilosa, Carnívora, Perissodactyla, Artiodactyla, Primates y Rodentia. El orden Carnívora fue el más representativo con nueve especies (32,1%), seguido por los roedores con cinco especies (17,9%). Los registros de especies claves e ingenieras como *Speothos venaticus*, *Lontra longicaudis*, *Pteronura brasiliensis*, *Priodontes maximus*, *Puma concolor*, *Panthera onca* y *Tapirus terrestris*, permiten corroborar la importancia ecológica y funcional de los morichales para este grupo taxonómico, ocasionado por la constante oferta de recursos (agua, alimento y refugio) en

escalas espaciales y temporales distintas. Se destaca el rol que desempeñan las Reservas Naturales de la Sociedad Civil como Bojonawi, La Reseda y los predios privados La Florida, India y Candelaria en la estrategia para la conservación de biodiversidad en la Orinoquia colombiana.

Palabras clave. Categoría de amenaza. Mammalia. Orinoquia. Riqueza de especies.

Introducción

Las listas nacionales o regionales ("checklists") de especies constituyen herramientas necesarias para la toma de decisiones respecto al conocimiento y conservación de la diversidad taxonómica en un determinado país o región (Solari *et al.* 2013). En la actualidad para Colombia se reportan 518 especies de mamíferos, ubicando al país entre los diez primeros con mayor diversidad de especies (Ramírez-Chaves *et al.* 2016, Ramírez-Chaves y Suárez-Castro 2014, Solari *et al.* 2013, Alberico *et al.* 2000a). Esta condición es atribuida a la situación geográfica, a la complejidad climática y a las características topográficas que hacen

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

de él un país altamente heterogéneo en términos de las condiciones ambientales y tipos de ecosistemas donde ocurren estas especies (Tobasura-Acuña 2006).

En la cuenca del Orinoco se han registrado 318 especies, de las cuales 196 especies se encuentran asociadas a los ecosistemas terrestres y acuáticos de la ecorregión de los llanos orientales colombianos, reportándose 12 órdenes, 127 géneros y 35 familias, siendo los órdenes más diversos Chiroptera (105 especies), Rodentia (29 especies) y Carnívora (17 especies) (Pardo-Martínez y Rangel-Ch. 2014, Solari *et al.* 2013, Ferrer *et al.* 2009). La mastofauna orinoquense la conforman elementos andinos, amazónicos y del Escudo Guayanés (Correa *et al.* 2006); en ella se encuentran las mayores concentraciones poblacionales de este grupo faunístico en el país (Rodríguez-Mahecha *et al.* 2006). En contraste es la región que presenta la menor diversidad específica de mamíferos en el país (Muñoz-Saba *et al.* 2015, Ferrer-Pérez *et al.* 2010) y registra un nivel de endemismo bastante bajo reportándose únicamente tres especies: un primate nocturno (*Aotus brumbacki*), un roedor (*Proechimys occionelli*) y un armadillo (*Dasyurus sabanicola*) (Trujillo y Superina 2013, Rodríguez-Mahecha *et al.* 2006), aunque la presencia de especies de mamíferos endémicas y en categoría de amenaza a nivel nacional e internacional resalta la importancia de estos ecosistemas en términos de conservación de la biodiversidad (Malavé-Moreno *et al.* 2016). A nivel general, los mamíferos de la Orinoquia Llanera han sido poco estudiados (Stevenson *et al.* 2004, Trujillo *et al.* 2010, Rodríguez-Mahecha *et al.* 2006), y solo hasta hace unos pocos años se ha empezado a conocer y a estudiar la comunidad de mamíferos presentes en los diferentes

ecosistemas de esta ecorregión (Trujillo *et al.* 2010, Ferrer *et al.* 2009, Mantilla-Meluk *et al.* 2009), con un especial énfasis en el departamento del Casanare en comparación con los otros departamentos de la Orinoquia colombiana debido principalmente a requerimientos de licencias ambientales que promueven la realización de inventarios en zonas de impacto (Trujillo 2014, Trujillo *et al.* 2011, Trujillo *et al.* 2010). La información existente se resume a listados de especies y son limitadas las evaluaciones de su distribución y ecología. Se resaltan los trabajos para el departamento del Casanare de Trujillo *et al.* (2011), Suárez-Castro *et al.* (2013) y García-Londoño y Trujillo (2015); para el departamento del Meta de Diazgranados y Trujillo (2004), Calvo-Roa y Muñoz-Saba (2012), Trujillo y Superina (2013), Trujillo y Duque (2013), Rodríguez-Bolaños *et al.* (2014), Mosquera-Guerra *et al.* (2015) y Muñoz-Saba *et al.* (2015); para el departamento del Vichada de Defler (1982), Defler (1986), Valbuena-Vargas (1999), Botello-Castillo (2001), Carrasquilla (2002), Bermúdez-Romero *et al.* (2004), Carrasquilla y Trujillo (2004), Gómez-Serrano (2004), Velasco-Gómez (2004), Patiño *et al.* (2005), Trujillo *et al.* (2008), Castellano *et al.* (2009), Gómez-Camelo *et al.* (2009) y Corporinoquia (2015). A nivel regional se destacan los aportes realizados por Ramírez-Chaves *et al.* (2016) en relación a cambios en la resolución taxonómica de especies como el primate *Saimiri cassiquiarensis* (Lynch *et al.* 2015) presente en el departamento del Meta, roedores como *Isothrix orinoci* (Emmons y Patton 2015) con distribución para el departamento del Vichada y *Oligoryzomys delicatus* (Weksler y Bonvicino 2015) que reemplaza a *Oligoryzomys fulvescens* en Solari *et al.* (2013) y distribuido en Meta y Vichada y las extensiones geográficas

para los roedores *Rhipidomys leucodactylus* (Tribe 2015) y *Coendou ichillus* (Voss y da Silva 2001) en el departamento del Meta.

En este contexto y asumiendo que el entendimiento de los patrones de diversidad para este grupo taxonómico en regiones neotropicales es aún limitado (Ceballos y Ehrlich 2009, Reeder *et al.* 2007, Temple y Terry 2007), evaluar la presencia, distribución y funcionalidad ecológica de los mamíferos asociados a coberturas forestales particulares como los morichales de los Llanos Orientales es fundamental, debido principalmente a los usos diferenciales de hábitat que realizan estas especies en escalas espaciales y temporales con relación a otros grupos biológicos, los mamíferos presentan una amplia distribución y exhiben requerimientos ecofisiológicos diversos, ya que requieren de insectos, anfibios, peces y otros vertebrados para alimentarse (NRCS 2001, García-Londoño y Trujillo 2015). Adicionalmente, la actividad biológica y ecológica de los mamíferos también tiene implicaciones importantes en la biodiversidad de los humedales interiores, en la medida en que estos son depredadores, controladores biológicos, polinizadores, forrajeros y dispersores de semillas (Gopal 2009). Los datos y estudios conocidos que relacionan los mamíferos con la dinámica de los humedales son limitados (García-Londoño y Trujillo 2015, Gopal 2009, Fritzell 1993). El interés particular de entender la importancia de los morichales para la mastofauna radica en que estos ecosistemas están fuertemente asociados a la disponibilidad de agua. Igualmente, los morichales en la Orinoquia representan corredores biológicos naturales que generan ecotonos importantes con las extensas sabanas y paisaje colinado en áreas de altillanura. Por esta razón, en

este capítulo se presenta un análisis de las especies de mamíferos asociados a los morichales de la Orinoquia colombiana, su estado de conservación y las principales amenazas que enfrentan.

Materiales y métodos

Se establecieron estaciones de muestreo en los morichales asociados a cinco localidades en la Orinoquia colombiana: Reserva de la Sociedad Civil Bojonawi y Finca La Florida (Vichada), La Candelaria (Casanare), La India y Reserva de la Sociedad Civil la Reseda (Meta), ubicados en las tres subregiones naturales: (1) piedemonte, en las estribaciones de la Cordillera Oriental hasta los 500 m de altitud; (2) abanicos aluviales, por debajo de los 400 msnm, en zonas inundables estacionales, y (3) altillanuras (Rangel-Ch. *et al.* 1995) (Figura 1).

Se consideró la composición, estructura y diversidad del morichal (*Mauritia flexuosa*) denso asociado a un bosque siempre verde de pantano presentando alta diversidad pero baja dominancia donde se reportan especies de las familias Arecaceae, Melastomataceae y Moraceae (Caro-Fernández 2008). Igualmente se consideraron los ocho tipo de humedales de acuerdo a la clasificación de Lasso *et al.* (2014), que incluyeron bajos, bijaguales, esteros, caños, madre viejas, lagunas de rebalse y bosques de rebalse y bosques arbustivo o de matorral inundables (Figura 2). En la caracterización de los mamíferos asociados a los morichales se aplicaron varias metodologías que permitieron conocer la riqueza de especies pequeños no voladoras (roedores y marsupiales), medianos y grandes terrestres (arborícolas, semiarborícolas, semiacuáticos y terrestres) y finalmente arborícolas (Trujillo 2014, Trujillo *et al.* 2010).

SEGUNDA PARTE



Figura 1. Localización de las áreas de estudio en los departamentos de Meta, Casanare y Vichada.

Caracterización de la mastofauna

Las especies de mamíferos presentan gran variedad de adaptaciones representadas en diversas estrategias, comportamientos y hábitos alimenticios, que a su vez, determinan diferencias en el uso espacial del hábitat, así como en sus patrones temporales de actividad, lo que los hace excelentes bioindicadores de las condiciones de los ecosistemas. Por su riqueza de especies y diversidad de gremios tróficos, la caracterización y monitoreo de mamíferos requiere de la implementación de diferentes métodos de detección, directa e indirecta, en aras de obtener el mayor número de registros de especies. Para este

estudio se aceptó la definición de mamíferos medianos y grandes propuesta por Rumiz *et al.* (1998). Se emplearon una combinación de técnicas directas e indirectas de muestreo, las cuales incluyeron el uso de cámaras trampa, observaciones directas, trampas de huella y rastros e indicios como madrigueras, comederos, marcas de garras y heces.

Cámaras trampa

Se emplearon cámaras pasivas con sensor de calor (Busnell Trophy Cam de 8MP), para evaluar la distribución y la riqueza de especies de mamíferos grandes y medianos (McCallum 2012). Para este estudio se



Figura 2. Formaciones de morichales para las áreas de estudio. (a) y (b) Vichada, (c) Casanare y (d) Meta. Fotos: F. Trujillo.

ubicaron 41 cámaras trampa, que fueron programadas para funcionar las 24 horas en modo cámara para registrar 3 fotografías a partir del estímulo activador a un intervalo de 30 segundos entre la primera y segunda ráfaga o hasta que apareciera un nuevo objetivo. Las cámaras trampa presentaron la siguiente distribución entre las localidades de estudio: Reserva de la Sociedad Civil Bojonawi en los morichales asociados a los caño Negro ($n=11$ - 26,8%); caño Verde ($n=3$ - 7,3%); Tesoro ($n=8$ - 19,5%) y La Florida (Vichada) ($n=5$ - 12,2%); finca Candelaria (Casanare) ($n=4$ - 9,8%); finca La India ($n=6$ - 14,6%), y la Reserva de la Sociedad Civil la Reseda (Meta) ($n=4$ - 9,8%).

Los dispositivos fotográficos fueron instalados a una altura promedio de 40 cm del

suelo en árboles o estacas y se situaron de acuerdo a los indicios presentes como senderos o caminaderos de fauna, madrigueras, huellas, marcas de garra y restos de alimentación. Las cámaras de un mismo sector y ubicadas en una misma localidad estuvieron separadas entre 500 y 1000 m de distancia dependiendo de la extensión del morichal. Este sistema evitó las acciones directas con el medio en comparación con otros métodos y no requirió la manipulación directa de los individuos, por lo que fue útil especialmente para especies evasivas o de hábitos crípticos como los felinos.

Búsqueda de indicios

Se realizaron recorridos *ad libitum* terrestres, durante los cuales se anotaron los registros de las especies, tanto



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

observaciones directas como indicios (huellas y madrigueras). Así mismo, durante los recorridos se registraron zonas de importancia ecológica para los animales como madrigueras, comederos, campamentos y zonas de descanso. Para este estudio se documentaron todo tipo de rastros que fueron identificados y categorizados de acuerdo a la guía de campo de Morales-Jiménez *et al.* (2004). Las huellas procesadas se identificaron con ayuda de la guía de campo de Emmons y Feer (1997), el manual de huellas de algunos mamíferos de Colombia (Navarro y Muñoz 2000) y el catálogo de huellas de los mamíferos de México (Aranda 2000).

Análisis de los datos

Riqueza específica

Las especies de mamíferos grandes y medianos que fueron registrados en las cinco localidades de estudio se clasificaron de acuerdo a la nomenclatura de Wilson y Reeder (2005). El esfuerzo de muestreo por sitio para los recorridos *ad libitum* y cámaras trampa se calculó individualmente multiplicando el número de cámaras trampas instaladas por el número de días muestreados (trampas*día). Para el método de avistamientos se consideró como unidad de medida los kilómetros recorridos por días de observación. Para comparar la eficiencia de cada método en las localidades, se calculó el éxito de captura (EC) para cada metodología en cada localidad, con la fórmula: $EC = (NTr / EM (NTr) \times 100)$, siendo NT: Número Total del registros y EM: Esfuerzo de Muestreo. Para las huellas se tomó como un solo registro todas las huellas de una misma especie encontradas dentro de los recorridos. En el caso de las cámaras trampa se consideró como un solo registro todas las fotos tomadas a una especie en la misma

cámara en un tiempo de 24 horas y para las observaciones se consideró como un registro a todos los individuos vistos en una ocasión (Pérez-Irriego 2008).

Categorización por tamaño

Para el análisis de tamaño se siguió la categorización propuesta por Sánchez *et al.* (2004), donde se fija una cota entre 0,15 y 5 Kg⁻¹ para los medianos y superior a 5 Kg⁻¹ para los grandes mamíferos de los órdenes Cingulata, Pilosa, Carnívora, Perissodactyla y Artiodactyla (Trujillo *et al.* 2005, Muñoz-Saba y Hoyos-Rodríguez 2012). Los nombres comunes siguen a Rodríguez-Mahecha *et al.* (1995) y Suárez-Castro *et al.* (2013).

Categoría de amenaza

La información sobre las categorías de amenaza en que presentan las especies se basa en la lista roja de especies amenazadas de la IUCN 2016 (<http://www.iucnredlist.org/>) y el Libro rojo de los mamíferos de Colombia (Rodríguez-Mahecha *et al.* 2006).

Categorías tróficas y locomoción

Las especies de mamíferos medianos y grandes registrados para las cinco localidades de estudio, se clasificaron en cinco categorías tróficas (carnívoros, frugívoros-omnívoros, herbívoros-pastadores, mirmecófago, insectívoro-omnívoros) y cinco categorías de locomoción (fosorial, terrestre, arborícola, escansorial, acuáticos y semiacuáticos) propuestas por Muñoz-Saba *et al.* (2015).

Resultados

Riqueza de especies

Se registraron 28 especies de mamíferos asociados a los morichales en las localidades de estudio para los departamentos

de Casanare, Meta y Vichada, distribuidas en 8 órdenes, 13 familias, una subfamilia y 25 géneros. Esta diversidad representa el 5,4% de la mastofauna colombiana (Ramírez-Chaves *et al.* 2016). De estas, 11 (*Panthera onca*, *Puma concolor*, *Lontra longicaudis*, *Pteronura brasiliensis*, *Tapirus terrestres*, *Pecari tajacu*, *Odocoileus cariacou*, *Alouatta seniculus*, *Cebus albifrons*, *Notosciurus granatensis* y *Hydrochoerus hydrochaeris*) fueron registradas por dos o más metodologías de muestreo (Anexo 1). El orden Carnívora es el más representativo con nueve especies, seguido por los roedores con cinco especies y Cingulata y Artiodactyla con tres especies (Anexo 1). El orden Carnívora aporta el 32,1% de las especies seguido de

Rodentia 17,9%, Cingulata 14,3%, Artiodactyla 10,7%, Didelphimorphia, Pilosa y Primates 7,1% (cada uno) y Perissodactyla 3,6% (Figura 3).

Las localidades que registraron el mayor número de especies a través de los diferentes métodos de detección fueron: Caño Tesoro (n=18 especies), La India (n=17 especies), Reseda (n= 14 especies), Candelaria (n= 9 especies), Caño Negro (n= 5 especies), Caño Verde y La Florida (n= 4 especies). En la tabla 1, se presenta los esfuerzos de muestreo calculados y el éxito de captura para los métodos de detección después de la estandarización del esfuerzo de muestreo. El mayor porcentaje de efectividad lo registraron las cámaras trampa.

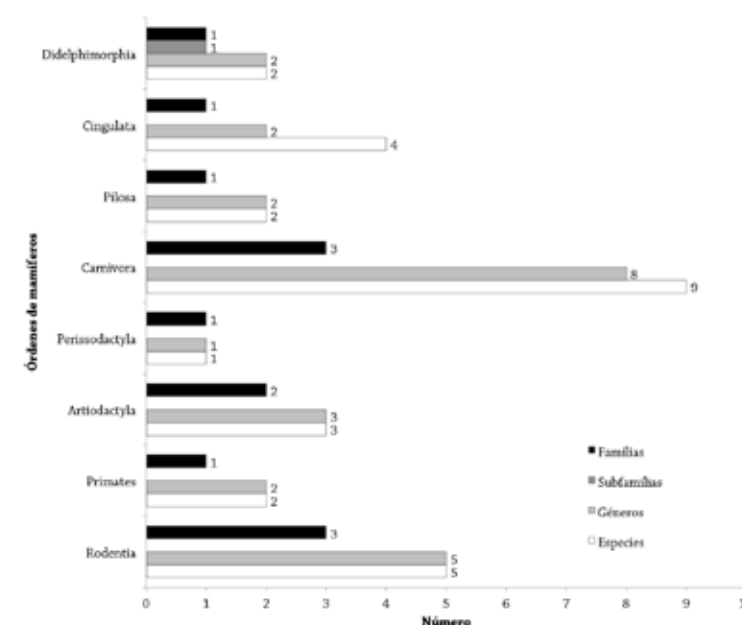


Figura 3. Riqueza de familias, subfamilias, géneros, especies, subespecies y porcentaje de especies para cada orden de mamíferos registrados en los morichales para las localidades de estudio en los departamentos de Casanare, Meta y Vichada.

SEGUNDA PARTE

Tabla 1. Datos de esfuerzo de muestreo, éxito de captura y número de especies de mamíferos grandes y medianos de cada una de las localidades, después de estandarizar el esfuerzo de muestreo para las cámaras trampa. Abreviaturas: Localidad: Ca: Casanare, Me: Meta, Vi: Vichada, CN: Caño Negro, CV: Caño Verde, CT: Caño Tesoro, C: Candelaria, R: Reseda, I: India, F: Florida. EF: Esfuerzo de muestreo (La unidad de medida del esfuerzo de muestreo para cámara trampa), EC: Éxito de captura, NE: Número de especies.

Metodología	Localidades de muestreo														
	Vi					Ca					Me				
	CN			CV		CT		F		C		R		I	
	EF	EC%	NE	EF	EC%	NE	EF	EC%	NE	EF	EC%	NE	EF	EC%	NE
Heces	1	11,1	1	1	10,5	1									
Marcas de garras						1	8,3	1							
Observación directa	2	11,1	2			2	28,5	2	4	43,6	1				
Cámaras trampa	720	64,5	5	720	63,1	4	720	63,1	4	720	66,7	9	720	71,4	14

Los mamíferos medianos y grandes asociados a los morichales estudiados, pertenecen a 13 familias, de las cuales la familia Felidae aportó el mayor número de especies con cuatro, seguido de Mustelidae con tres especies y Canidae con dos, dejando al orden Carnívora como el mayor número de especies aportando un total de nueve. Seguido del orden Rodentia con tres familias y cinco especies, Artiodactyla dos familias y tres especies, Primates dos familias e igual número de especies, Cingulata una familia con tres especies, Didelphiomorphia y Pilosa una sola

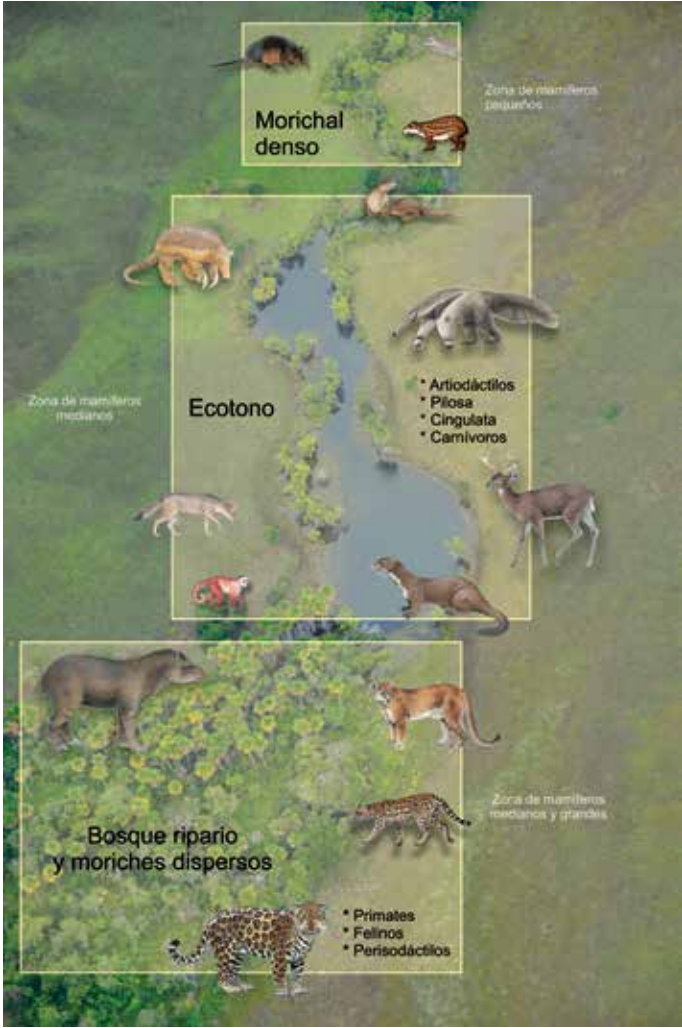


Figura 4. Distribución espacial de los grandes y medianos mamíferos en los ecosistemas de morichal en la Orinoquia colombiana.



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE

familia con dos especies y Perissodactyla una familia y una especie. Existe una diferencia importante en la composición de especies en función de las características de los morichales. En aquellos donde las palmas superan los 6 metros, presentan altas densidades y están dispuestas en arreglos con otras especies es más frecuente encontrar mamíferos medianos y grandes, en tanto que en los extremos que se proyectan dentro de las sabanas los mamíferos presentes son de menor tamaño (armadillos, lapas y ñeques), con excepción de las zonas de ecotonos donde se pueden registrar venados y pecaríes. (Figura 4).

Categorización por tamaño

Se consideraron como medianos mamíferos las especies con peso entre 0,15 y 0,5 Kg⁻¹, para lo cual en esta categoría clasifican siete especies (25%) entre las que se encuentran: *Didelphis marsupialis*, *Marmosa robinsoni*, *Dasypus sabanicola*, *Cebus albifrons albifrons*, *Sciurus granatensis*, *Dasyprocta fuliginosa* y *Proechimys oconnelli*. Las 21 especies restantes (75%) pertenecieron a los órdenes Cingulata, Pilosa, Carnívora, Perissodactyla, Artiodactyla, Primates y Rodentia (Anexo 1).

Categoría de amenaza

En relación a la categoría de amenaza propuesta por IUCN (2016) para los mamíferos reportados en las áreas de estudio, se encuentra el perro de agua o lobo de río (*Pteronura brasiliensis*) En Peligro (EN), como Vulnerable (VU), se encuentran: *Priodontes maximus* (Ocarro), *Myrmecophaga tridactyla* (Oso hormiguero), *Tapirus terrestris* (Danta) y *Tayassu pecari* (Chácharo) y dos especies Casi Amenazados (NT), *Panthera onca* (jaguar) y *Speothos venaticus* (perrito venadeo). Dos especies presentan Datos Insuficientes

(DD), *Lontra longicaudis* (nutria neotropical), y el roedor endémico de la Orinoquia *Proechimys oconnelli* (Rata espinosa) y las restantes se encuentran en la condición de Preocupación Menor (LC). Para la categoría nacional propuestas por Rodríguez *et al.* (2006) se reporta a *Tapirus terrestris* (Danta) En Peligro Crítico (CR), *Pteronura brasiliensis* (Lobo de río) y *Priodontes maximus* (Ocarro) En Peligro (EN), *Panthera onca* (jaguar), *Myrmecophaga tridactyla* (Oso hormiguero) y *Lontra longicaudis* (Nutria neotropical) como Vulnerables (VU); *Leopardus pardalis* (Tigrillo ó Canaguaro) y *Puma concolor* (León) como Casi Amenazados (NT) y las especies restantes presentan una categoría de Preocupación Menor (LC) (Anexo 1).

Categorías tróficas y locomoción

En relación al análisis de gremios tróficos para los mamíferos registrados en los morichales, se encontró que el 32,1% (9 especies) registran hábitos carnívoros, el 25% (7 especies) son frugívoras-omnívoras, el 14,3% (4 especies) son insectívoros-omnívoros, donde se encuentran los armadillos. Los frugívoros-granívoros como *Cuniculus paca*, *Dasyprocta fuliginosa* y *Proechimys oconnelli* aportan el 10,7% (3 especies). Los herbívoros-pastoreadores se encuentran representados por *Tapirus terrestris*, *Odocoileus cariacou* e *Hydrochoerus hydrochaeris* con el 10,7% (3 especies). Finalmente los mirmecófagos (*Tamandua tetradactyla* y *Myrmecophaga tridactyla*) representaron el 7,1% (2 especies) (Figura 5). Para las categorías de locomoción, se reporta que el 60,7% (17 especies) de los órdenes Pilosa, Carnívora, Perissodactyla, Artiodactyla, y Rodentia presentan hábitos terrestres, seguido de 14,3% (4 especies) fosorial (Cingulata), 10,7% (3 especies) arborícolas (Primates) y los mamíferos escansoriales



F. Trujillo

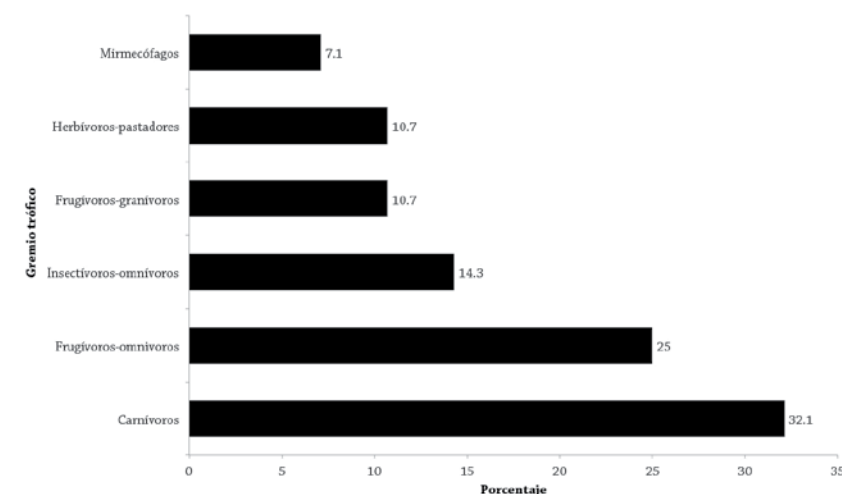


Figura 5. Porcentaje de categorías tróficas en mamíferos presentes en morichales.

(Didelphimorphia) y semiacuáticos como *Lontra longicaudis* y *Pteronura brasiliensis* aportaron el 7,1% de los registros.

Discusión

Riqueza de especies

El número de especies encontrados en el presente estudio representan el 5,4% de los mamíferos reportados para Colombia por Ramírez-Chaves *et al.* (2016), y el 16,7% de las especies registradas para el Meta y Vichada por Muñoz-Saba *et al.* (2015). Se registró el 41,2% (28 especies) de las 68 especies de mamíferos medianos y grandes reportadas para esta ecorregión por Muñoz-Saba *et al.* (2015), Pardo-Martínez y Rangel-Ch. (2014), Solari *et al.* (2013), Ramírez-Chaves *et al.* (2014) y Ramírez-Chaves *et al.* (2016). Los registros indirectos (marcas de garras y restos de alimentación), fototrampeo y observaciones directas permitieron confirmar la presencia del jaguar (*Panthera onca*) para

el departamento del Vichada en la Reserva Natural Bojonawi y la finca la Florida. Esta especie para el área de estudio presenta bajas densidades, es evasiva y su principal problema de conservación es la muerte por retaliación por depredación de ganado bovino, equino y porcino (Garrote 2015). Se confirmó además la presencia de ocho especies más de carnívoros (*L. pardalis*, *P. concolor*, *P. yagouaroundi*, *C. thous*, *S. venaticus* y *E. barbara*), igualmente de especies de hábitos acuáticos como *L. longicaudis* y *P. brasiliensis*.

La combinación de los métodos de muestreo aumentó la probabilidad de registrar mayor cantidad de especies, como también aumentó la posibilidad de registrar mamíferos con diversos hábitos ecológicos. Cada metodología funcionó de manera diferente en cada una de las localidades, teniendo que cada método aportó al registro de una parte de la riqueza de las especies de las localidades; en donde las

SEGUNDA PARTE

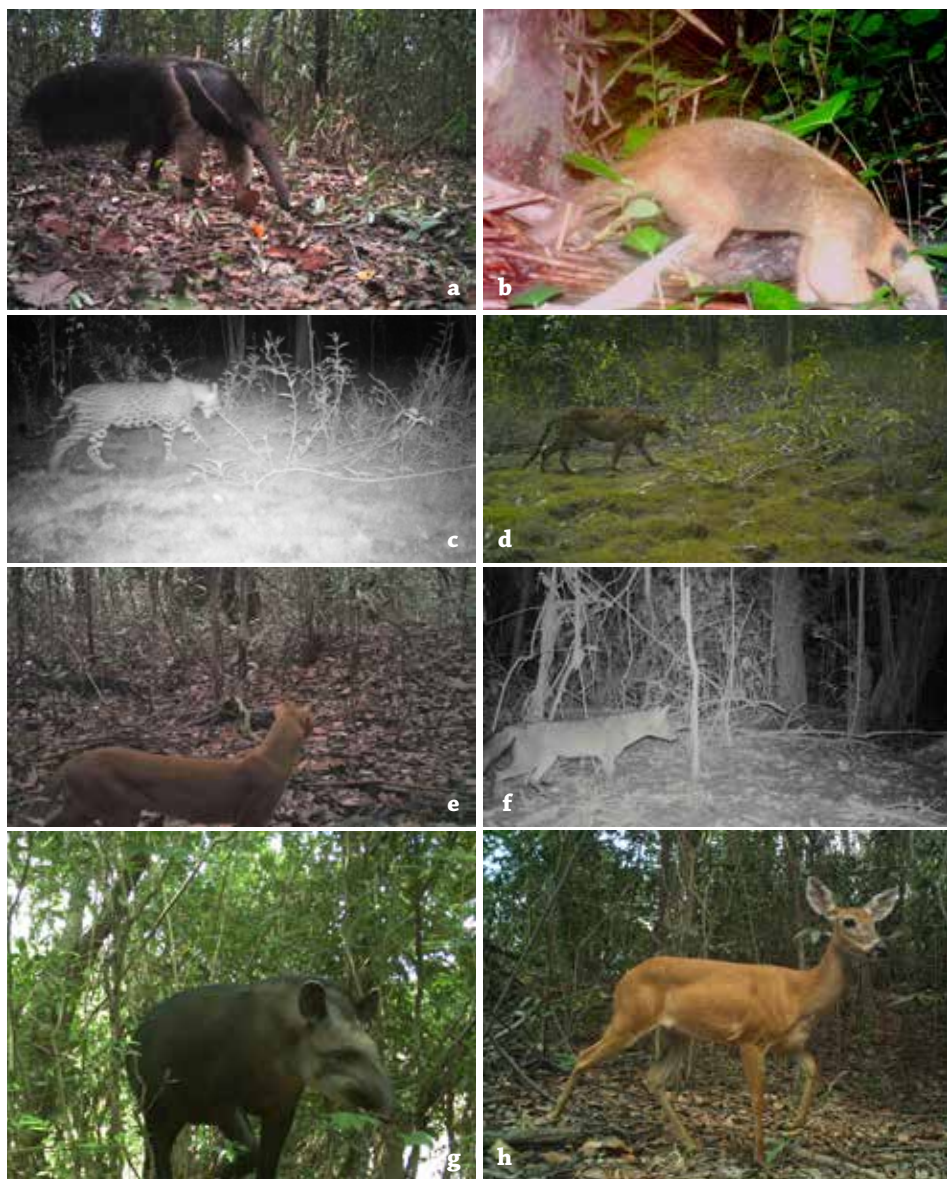


Figura 6. Mamíferos registrados a través de cámaras trampa en las áreas de muestreo. a) *Myrmecophaga tridactyla* (oso palmero), b) *Tamandua tetradactyla* (oso melero), c) *Panthera onca* (jaguar, tigre mariposo), d) *Leopardus pardalis* (tigrillo, canaguaró), e) *Puma yagouaroundi* (gato pardo, jaguarundi), f) *Cerdocyon thous* (zorro perruno), g) *Tapirus terrestris* (danta), h) *Odocoileus cariacou* (venado cola blanca). Fotos: Fundación Omacha.



F. Trujillo



Con. figura 6. Mamíferos registrados a través de cámaras trampa en las áreas de muestreo. i) *Tayassu pecari* (chacharo) y j) *Notosciurus granatensis* (ardilla). Fotos: Fundación Omacha.

características de los sitios muestreados influyeron de manera significativa en la cantidad de los registros y la efectividad de las metodologías. Las especies que fueron registradas en todas las localidades fueron: *D. marsupialis*, *M. tridactyla*, *L. pardalis*, *C. thous*, *O. cariacou*, *S. granatensis*, *C. paca*, *D. fuliginosa* y *P. oconnelli*. Entre estas se encuentran algunos taxones que se están desplazando continuamente entre los morichales y el bosque ripario en búsqueda de los diferentes recursos ofrecidos por estas coberturas forestales (Navarro-Arquez 2005, Aranda 2000, Emmons *et al.* 1997, Sarmiento *et al.* 2016), permitiendo ser captadas por las diferentes metodologías empleadas (Figura 6).

El 75% de estas especies pertenecen a cuatro órdenes, Cingulata, Carnívora, Artiodactyla y Rodentia y órdenes que aportan para Colombia una gran cantidad de especies (Solari *et al.* 2013) y que cumplen un papel importante en el mantenimiento de la salud de los bosques tropicales (Terborgh *et al.* 1999). El grado de conservación de este tipo de paisaje, podrían estar determinando la riqueza y composición de especies de mamíferos presentes en este tipo de coberturas

(Ruggiero 2001, Böhning-Gaese 1997). Se corrobora la presencia de grandes carnívoros como *P. onca*, *P. concolor* y *L. pardalis*, cuya presencia en un ecosistema determinado es un signo de que existen presas suficientes para su alimentación, al mismo tiempo que se presenta una diversidad de mamíferos asociada (Payan *et al.* 2007).

Categorización por tamaño

Se reportan 68 especies de mamíferos medianos y grandes para la Orinoquia por Muñoz-Saba *et al.* (2015), Pardo-Martínez y Rangel-Ch. (2014), Solari *et al.* (2013), Ramírez-Chaves *et al.* (2014) y Ramírez-Chaves *et al.* (2016). Esta investigación reportó 28 especies (19%) de mamíferos que presentan esta condición, destacándose la presencia del mamífero terrestre más grande del continente suramericano *Tapirus terrestris*, el carnívoro más grande como *P. onca*. Otros registros importantes para esta categoría son los de *P. concolor* y *P. brasiliensis* y medianos como *Marmosa robinsoni*, *Dasyprocta sabana*, *Cebus albifrons albifrons* y *Proechimys oconnelli* que coincide con los expuesto por Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego (2016) (Figura 7).

SEGUNDA PARTE



Figura 7. Especies de grandes y medianos mamíferos registrados en las áreas de muestreo. a) *Puma concolor* (gato pardo, jaguarundi), b) *Tapirus terrestris* (danta), c) *Cuniculus paca* (lapa) y d) *Sciurus granatensis* (ardilla). Fotos: Fundación Omacha.

Categoría de amenaza

Muñoz-Saba *et al.* (2015), reporta que 53 especies de mamíferos medianos y grandes se encuentran en alguna de las categorías de amenaza para la ecorregión del Orinoco. Entre las principales amenazas para la conservación de la mastofauna son las tensores de origen antrópico entre los que se resaltan las actividades que ocasionan la disminución o pérdida de biodiversidad como la transformación de los ecosistemas, contaminación y sobreexplotación de los recursos naturales con fines económicos (Alberico *et al.* 2000b, Rodríguez-Mahecha *et al.* 2006), que ocasionan fragmentación y pérdida de hábitats (Castaño-Urbe *et al.* 2015). La

degradación y conversión de ecosistemas, generan la urgencia de conocer el estado de conservación de los grandes mamíferos neotropicales y en particular en áreas no protegidas (Payán y Escudero-Páez 2015). La cacería de subsistencia en áreas no protegidas de especies claves e ingenierías como las dantas (Cabrera 2015), pecaríes y armadillos en ecosistemas terrestres y el incremento de los conflictos en ecosistemas acuáticos entre las nutrias gigantes (*Pteronura brasiliensis*) y las pesquerías comerciales por el cambio en especies blanco que paso de grandes bagres a mediados del siglo pasado a carácidos y ciclidos en la actualidad (Trujillo *et al.* 2015), podrían llegar a diezmar las

poblaciones de estas especies disminuyendo los atributos ecológicos de estos sistemas particulares. Sin embargo, la principal amenaza identificada para los mamíferos en las áreas evaluadas corresponde al deterioro y pérdida de cobertura de los morichales. El factor predominante para esto son las quemadas indiscriminadas, especialmente durante la época de menor precipitación (diciembre-marzo), que frena la expansión del moriche hacia las sabanas y al mismo tiempo reduce la diversidad de especies vegetales (Figura 8). Otro factor que afecta la presencia de mamíferos en los morichales es la presencia de especies introducidas como el ganado (*Bos indicus*) y los cerdos ferales (*Sus scrofa*) que no dejan prosperar los rebrotes de moriche y genera compactación de los suelos por el pisoteo. La presencia de los cerdos ferales en este tipo de formaciones vegetales es relevante debido al impacto negativo sobre los morichales por actividades como la depredación de los frutos de esta palma. García-Londoño y Trujillo (2015) consideran a la especie como posible reservorio de enfermedades zoonóticas que puedan transmitirse a otros ungulados como los saínos e incluso los seres humanos. Por otra parte, es un componente frecuente de la dieta de los pobladores locales, lo que hace que la presión de caza sobre especies silvestres disminuya, aspecto a considerar como un impacto positivo, no obstante es necesario desarrollar estudios relacionados con los impactos de sus poblaciones sobre este tipo de formaciones vegetales (Figura 8).

Categorías tróficas y locomoción

El grupo de los mamíferos tiene especies que explotan variedad de recursos para su alimentación (Sarmiento *et al.* 2016), al igual que cuenta con diferentes formas de locomoción, incluye mamíferos

especializados en la depredación de otros vertebrados como los carnívoros, otros se alimentan de plantas, frutas u organismos invertebrados, etc; estando muchas veces relacionados con el tipo de locomoción que emplean para obtener los recursos alimenticios que explotan. Considerando los

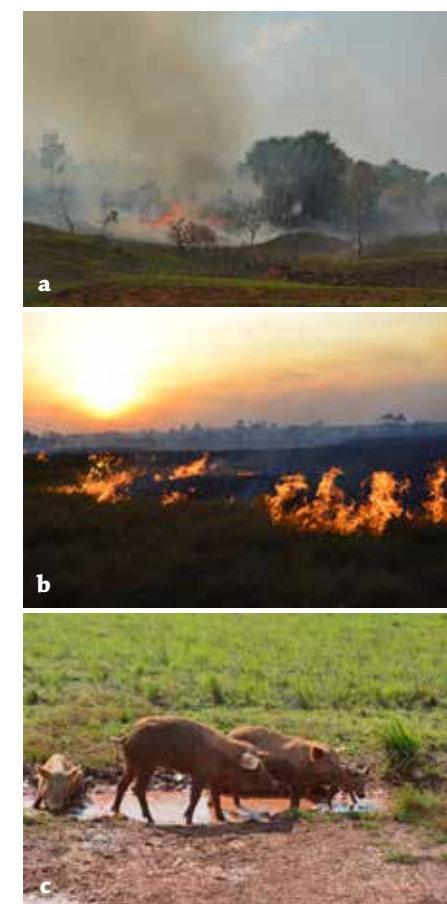


Figura 8. Tensores de origen antrópico para los morichales. (a) y (b) Incendios forestales en áreas de sabana con presencia de morichales. (c) *Sus scrofa* (cerdo feral). Fotos: F. Mosquera-Guerra.



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE

registros realizados con todas las metodologías, en todas las localidades se presentaron todos los gremios alimenticios propuestos por Muñoz-Saba *et al.* (2015). Los resultados obtenidos coincide con lo expuesto por Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego (2016), Muñoz-Saba *et al.* (2015), Mejía-Correa (2009), Zapata- Ríos *et al.* (2006) y Rodríguez-Rojas (2005) en los que el orden Carnívora aporta el mayor número de especies, esta condición es muy importante para los ecosistemas debido al papel regulador que cumplen los carnívoros. Igualmente, las especies frugívoras-omnívoras y frugívoras-granívoras representaron gremios importantes dentro de los morichales en las localidades de estudio, estos gremios inciden positivamente en los

procesos de regeneración, restauración y aprovechamiento forestal (Flores-Peredo y Galindo-González 2004), llegando incluso a determinar la abundancia y diversidad arbórea de un sitio (Galindo-González *et al.* 2007); y la oferta de recursos alimenticios que el hábitat presenta. La riqueza de especies incrementa con la complejidad del sistema, siendo menor en morichales abiertos y mayor en morichales de transición (Malavé-Moreno *et al.* 2016) (Figura 9).

La presencia de determinados gremios y formas de locomoción puede indicar la existencia de interacciones ecológicas que están garantizando, de manera natural, el mantenimiento de estos ecosistemas

en cuanto a regulación y dispersión de algunas especies animales y vegetales, un ejemplo de ello son los carnívoros como el jaguar y el puma. Estos son especies muy importantes para la salud de los ecosistemas ya que tienen un impacto en los patrones de dispersión, composición y estructura de los bosques que habitan al depredar y controlar las poblaciones de otros organismos (Laundré y Hernández 2010); adicionalmente su presencia permite deducir la presencia de otros mamíferos grandes y medianos que están incluidos en su dieta (Hernández-Guzmán *et al.* 2011). La complejidad en las tramas tróficas de las comunidades de mamíferos asociados a los morichales también incrementa con complejidad del sistema, sin embargo, los insectívoros y los frugívoros son los gremios dominantes (Malavé-Moreno *et al.* 2016).

Conclusiones

Se estableció la importancia ecológica y funcional de los morichales para la mastofauna a través del registro de especies claves e ingenieras como grandes carnívoros, perisodáctilos y artiodáctilos y que su presencia se debe principalmente a la oferta constante de diversos tipos de recursos como agua, alimento y refugio en escalas espaciales y temporales distintas. Las palmas de moriche generan una importante biomasa de frutos cada año, lo que atrae una gran diversidad de fauna. La maduración de los frutos, que está entre 155 y 178 días garantiza un flujo de alimento importante durante casi seis meses del año.

Los registros de medianos y grandes mamíferos como *Speothos venaticus*, *Lontra longicaudis*, *Pteronura brasiliensis*, *Prionomys maximus*, *Puma concolor*, *Panthera onca* y *Tapirus terrestris* asociados a los

diferentes tipos de morichales presentes en las Reservas Naturales de Sociedad Civil Bojonawi y La Reseda y predios privados, permiten corroborar la importancia de este tipo de áreas protegidas en la estrategia de conservación faunística a escala regional, convirtiéndose en un refugio para las poblaciones de mamíferos que en la actualidad presentan diversas amenazas a su conservación en esta ecorregión.

El número de registros para especies crepusculares y evasivas para los medianos y grandes mamíferos, aumentan a través de la conjunción de diversos métodos indirectos de detección junto con las observaciones directas, convirtiéndose en una metodología robusta para la detección de este grupo de mamíferos.

Se recomienda establecer un plan de monitoreo de largo plazo con mamíferos asociados a morichales para evaluar estacionalmente la presencia y abundancia de especies, al igual que realizar estudios de composición florística de los ecosistemas de moriche para ver aportes de alimento de otras especies que sustenten la presencia de especies frugívoras y herbívoras.

Bibliografía

- Acevedo-Quintero, J. F. y J. G. Zamora-Abrego. 2016. Mamíferos medianos y grandes asociados a un cananguchal de la Amazonia colombiana. Pp. ¿?. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.



Figura 9. Proceso depredación y dispersión de moriche por *Alouatta seniculus* (mono aullador). Fotos: Fundación Omacha.



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Primera edición. Ed. Instituto de Ecología, A.C., México. 212 pp.
- Alberico, M., A. Cadena, J. Hernández-Camacho y Y. Muñoz-Saba. 2000a. Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1 (1): 43-75.
- Alberico, M., V. Rojas-Díaz y J. G. Moreno. 2000b. Aporte sobre la taxonomía y distribución de los puercoespines (Rodentia: Erethizontidae) en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23:595-612.
- Bermúdez-Romero, A. L., D. N. Castelblanco-Martínez y F. Trujillo-González. 2004. Patrones de presencia y uso del hábitat de *Trichechus manatus manatus* en el río Orinoco dentro de la zona de influencia de Puerto Carreño, Vichada. Pp. 133-158. En: Díazgranados, M. C. y F. Trujillo-González (Eds.), *Estudios de Fauna Silvestre en Ecosistemas Acuáticos en la Orinoquia Colombiana*. Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo (IDEADE), Departamento de Ecología y Desarrollo, Pontificia Universidad Javeriana, Fundación Omacha, IIRBAVH, GTZ Bogotá D.C., Colombia, Serie Investigación, No. 6.
- Böhning-Gaese, K. 1997. Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography* 24: 49-60.
- Botello-Castillo, J. C. 2001. Abundancia, distribución y uso del hábitat del perro de agua *Pteronura brasiliensis* en el río Orinoco, municipio de Puerto Carreño, Vichada. Fundación Omacha, Bogotá D.C., Colombia. Informe técnico. 115 pp.
- Cabrera, J. 2015. Una historia de dos ciudades: cacería y conservación por fuera de áreas protegidas. El caso de la danta (*Tapirus terrestris*) en el Parque Nacional Natural Amacayacu, Colombia. Capítulo 5. Pp. 99-114. En: Payán, E., C. A. Lasso y C. Castaño-Urbe (Eds.), *I. Conservación de grandes vertebrados en áreas no protegidas de Colombia, Venezuela y Brasil*. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, D. C., Colombia.
- Calvo-Roa, N. y Y. Muñoz-Saba. 2012. Inventario de murciélagos del río Meta: municipios Puerto Carreño y La Primavera (Vichada, Colombia). Fundación Omacha, Bogotá D.C., Colombia. Informe técnico. 14 pp.
- Caro-Fernández, M. X. 2008. Caracterización florística y estructural de la vegetación de un morichal en la hacienda Matarredonda, municipio de San Martín, Meta. Tesis de Pregrado. Facultad de Estudios Ambientales y Rurales. Carrera de Ecología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá D.C., Colombia. 113 pp.
- Carrasquilla, M. C. 2002. Uso de hábitat, comportamiento y dieta de la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*) en el río Orinoco, Vichada, Colombia. Trabajo de grado, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Universidad de Los Andes, Bogotá D.C., Colombia. 62 pp.
- Carrasquilla, M. C. y F. Trujillo. 2004. Uso de hábitat, comportamiento y dieta de la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*) en el río Orinoco, Vichada, Colombia. Pp. 179-201. En: Díazgranados, M. C. y F. Trujillo-González (Eds.), *Estudios de Fauna Silvestre en Ecosistemas Acuáticos en la Orinoquia Colombiana*. Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo (IDEADE), Departamento de Ecología y Desarrollo, Pontificia Universidad Javeriana, Fundación Omacha, IIRBAVH, GTZ Bogotá D.C., Colombia, Serie Investigación, No. 6.
- Castaño-Urbe, C., C. Ángel-Jaramillo, N. Ramírez-Guerra y J. F. Romero. 2015. Consideraciones particulares de los felinos en algunas zonas amortiguadoras de áreas protegidas del Caribe colombiano. Capítulo 11. Pp. 209-224. En: Payán, E., C. A. Lasso y C. Castaño-Urbe (Eds.), *I. Conservación de grandes vertebrados en áreas no protegidas de Colombia, Venezuela y Brasil*. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, D. C., Colombia.
- Castelblanco, N., A. L. Bermúdez, I. Gómez, F. Rosas, F. Trujillo y E. Zerda. 2009. Seasonality of habitat use, mortality and reproduction of the vulnerable Antillean manatee *Trichechus manatus manatus* in the Orinoco River, Colombia: implications for conservation. *Oryx* 43 (2): 235-242.
- Ceballos, G. y P. R. Ehrlich. 2009. Discoveries of new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 3841-3846.
- Corporinoquia., HNA Ingeniería, ASODESAM. 2015. Caracterización ambiental y ecosistemas estratégicos en la cuenca del río Bitá departamento del Vichada. Bogotá D.C., Colombia. 233 pp.
- Correa, H. D., S. L. Ruiz, L. M. Arévalo (Eds.). 2006. Plan de acción en biodiversidad de la cuenca del Orinoco-Colombia/2005-2015 - Propuesta Técnica. CORPOORINOQUIA, CORMACARENA, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, UNITRÓPICO, Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde, Pontificia Universidad Javeriana, UNILLANOS, WWF - Colombia, GTZ - Colombia, Bogotá D.C., Colombia. 330 pp.
- Defler, T. R. 1982. A census of *Pteronura brasiliensis* in El Tuparro National Park and environs, Colombia. Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables y del Ambiente (INDERENA), Dirección de Parques Nacionales, Bogotá D.E., Colombia. Informe Técnico. 20 pp.
- Defler, T. R. 1986. The giant otter in Tuparro National Park, Colombia. *Oryx* 20: 87-88.
- Díazgranados, M. y F. Trujillo. 2004. Estudios de fauna silvestre en ecosistemas acuáticos en la Orinoquia colombiana. Instituto de estudios ambientales para el desarrollo departamento de ecología y territorio. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá D.C. Colombia. 403 pp.
- Emmons, L. H. y F. Feer. 1997. Neotropical rainforest mammals. A field guide. The University of Chicago Press, Chicago. 281 pp.
- Emmons, L. H. y J. L. Patton. 2015. Genus *Isothrix* Wagner, 1845. Pp. 898-905. En: Patton, J. L., F. Ulyses, J. Pardinas y G. D'Elia (Eds.), *Mammals of South America*, Volume 2: Rodents. The University of Chicago Press, USA.
- Ferrer, A., M. Beltrán y C. A. Lasso. 2009. Mamíferos de la Estrella Fluvial de Inírida: ríos Inírida, Guaviare, Atabapo y Orinoco (Colombia). *Biota Colombiana* 10 (1-2): 209-218.
- Ferrer-Pérez, A., M. Beltrán, A. P. Díaz-Pulido, F. Trujillo, H. Mantilla-Meluk, O. Herrera, A.F. Alfonso y E. Payán. 2010. Lista de los mamíferos de la cuenca del río Orinoco. *Biota Colombiana* 10: 179-207.
- Flores-Peredo, R. y J. Galindo-González. 2004. Abundancia y diversidad de aves depredadoras de semillas de *Pinus teocote* Schl. et Cham. En hábitats contrastantes de Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 6 (2): 47-53.
- Fritzell, E. K. 1993. Cap 18. Mammals and wetlands. Pp. 213-226. En: Hook, D. D. (Ed.), *The ecology and Management of Wetlands*. USA.
- Galindo, G., C. Pedraza, F. Betancourt, R. Moreno y E. Cabrera. 2007. Planeación ambiental del sector hidrocarburos para la conservación de la biodiversidad en los llanos de Colombia. Convenio de Cooperación 05-050, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá D.C., Colombia. Informe técnico. 320 pp.
- García-Londoño, A. y F. Trujillo. 2015. Mamíferos. Pp. 319-345. En: Osorio-Peláez, C., C. A. Lasso y F. Trujillo (Eds.), *XIII. Aplicación de criterio bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de sabanas inundables de la Orinoquia*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de investigaciones Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D.C. Colombia.
- Garrote, G. 2015. Primeros aportes sobre variaciones en la abundancia de Jaguar (*Panthera onca*) en el río Bitá (Puerto Carreño, Vichada). *Mammalogy Notes* ISSN 2382-3704. 29-31.
- Gómez-Camelo, I. V. 2009. Áreas de distribución y alimentación del manatí *Trichechus manatus manatus* en época de aguas

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

- altas en la zona de influencia, Puerto Carreño Vichada, Colombia. Trabajo de grado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C. 89 pp.
- Gómez-Serrano, J. R. 2004. Ecología alimentaria de la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*) en el bajo río Bitá Vichada, Colombia. Pp. 203-224. En: Díazgranados, M. C. y F. Trujillo-González (Eds.), *Estudios de Fauna Silvestre en Ecosistemas Acuáticos en la Orinoquia Colombiana*. Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo (IDEADE), Departamento de Ecología y Desarrollo, Pontificia Universidad Javeriana, Fundación Omacha, IIRBAvH, GTZ, Bogotá D.C., Colombia, Serie Investigación, No. 6.
 - Gopal, B. 2009. Biodiversity in wetlands. Pp. 65-95. En: Maltby, E. y T. Baker (Eds.), *The wetlands handbook*. Wiley Blackwell Publishing, Oxford, U.K.
 - Hernández-Guzmán, A., E. Payán y O. Monroy-Vilchis. 2011. Hábitos alimentarios del Puma concolor (Carnívora: Felidae) en el Parque Nacional Natural Páramo, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 59 (3): 1285-1294.
 - IUCN- International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. URL: <http://www.iucnredlist.org/>
 - Lasso, C. A., F. de Gutiérrez y D. Morales-B. (Eds.). 2014. X. Humedales interiores de Colombia: identificación, caracterización y establecimiento de límites según criterios biológicos y ecológicos. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de investigaciones Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D.C. Colombia. 255 pp.
 - Laundré, J. W y L. Hernández. 2010. What we know about pumas in Latin América. Pp. 76-90. En: Hornocker, M. G y Negri S. (Eds.), *Cougar: ecology and conservation*. University of Chicago, Chicago, EEUU.
 - Lynch Alfaro, J. W., J. P. Boubli, F. P. Paim, C. C. Ribas, M. N. F. da Silva, M. Messias, F. Röhe, M. P. Mercês, J. S. Silva Júnior, C. R. Silva, G. M. Pinho, G. Koshkarian, M. T. T. Nguyen, M. L. Harada, R. M. Rabelo, H. L. Queiroz, M. E. Alfaro y I. P. Farias. 2015. Biogeography of squirrel monkeys (genus *Saimiri*): South-central Amazon origin and rapid pan-Amazonian diversification of a lowland primate. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 436-454.
 - Malavé-Moreno, V. C., M. Lentino, O. Herrera-Trujillo, A. Ferrer y H. Cabrera. 2016. Aves y mamíferos asociados a ecosistemas de morichal en Venezuela. Pp. ¿?. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmars inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
 - Mantilla-Meluk, H., A. M. Jiménez-Ortega y R. J. Baker. 2009. Phyllostomid bats of Colombia: annotated checklist, distribution and biogeography. *Special Publications Museum of Texas Tech University* 56: 1-37.
 - Mejía-Correa, S. 2009. Inventario de mamíferos grandes y medianos en el Parque Nacional Natural Munchique, Colombia. *Mastozoología Neotropical* 16 (1): 264-266.
 - McCallum, J. 2012. Changing use of camera traps in mammalian field research: habitats, taxa and study types. *Mammal Review* 43 (3): 167-255.
 - Morales-Jiménez, A. L., F. Sánchez, K. Poveda y A. Cadena. 2004. Mamíferos Terrestres y Voladores de Colombia. Bogotá, Colombia. 248 pp.
 - Mosquera-Guerra, F., C. Parra, F. Trujillo, A. M. Jiménez-Ortega y H. Mantilla-Meluk. 2015. Valoración estacional de las amenazas contra la conservación de *Inia geoffrensis humboldtiana* (Cetartiodactyla Iniidae) en la cuenca del Río Meta, Colombia. *THERYA* 6 (2): 371-388. doi: 10.12933/therya-15-248.
 - Muñoz-Saba, Y., M. Hoyos-Rodríguez. 2012. Los mamíferos del Caribe colombiano. Pp. 703-721. En: Rangel-Ch. J. O (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica XII: la región Caribe de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C. Colombia.
 - Muñoz-Saba, Y., F. Trujillo, N. Calvo-Roa, S. Cañón y F. Mosquera-Guerra. 2015. Mamíferos de la cuenca de los ríos Meta y Bitá. Fundación Omacha. Bogotá D.C. Colombia. 143 pp.
 - Navarro, F y J. Muñoz. 2000. Manual de huellas de algunos mamíferos terrestres de Colombia. Edición de campo. Medellín-Colombia. 136 pp.
 - Navarro-Arquez, E. 2005. Abundancia relativa y distribución de los indicios de las especies de mamíferos medianos en dos coberturas vegetales en el Santuario de Flora y Fauna Otún Quimbaya, Pereira-Colombia. Tesis pregrado. Bogotá-Colombia, Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias. 78 pp.
 - NRCS (Natural Resources Conservation Service). 2001. Wetland mammals. *Fish and Wildlife Habitat Management Leaflet* 21:1-20.
 - Pardo-Martínez, A. y J. O. Rangel-Ch. 2014. Mamíferos de la Orinoquia de Colombia. Pp. 751-784. En: Rangel-CH., J. O. (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica XVI. La región de la Orinoquia Colombiana*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia.
 - Patiño, H., E. Berman, B. Villarraga, R. Rodríguez, J. J. Rodríguez, R. Ramírez y B. Alvarado. 2005. Línea base para la planeación del manejo Parque Nacional Natural El Tuparro. Parques Nacionales Naturales de Colombia, dirección territorial Amazonia Orinoquia Parque Nacional Natural Cahuinari, Amazonas, Colombia. 70 pp.
 - Payán, E., M. P. Q. Mesa y A. M. Franco. 2007. Los felinos como especies focales y de alto valor cultural. Serie especies colombianas 7. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 15 pp.
 - Payán, E y S. Escudero-Páez. 2015. Densidad de jaguares (*Panthera onca*) y abundancia de grandes mamíferos terrestres en un área no protegida del Amazonas colombiano. Capítulo 12. Pp. 225-242. En: Payán, E., C. A. Lasso y C. Castaño-Urbe (Eds.), *Conservación de grandes vertebrados en áreas no protegidas de Colombia, Venezuela y Brasil. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, D. C., Colombia.
 - Pérez-Irineo, G. 2008. Diversidad de mamíferos carnívoros terrestres en una selva mediana en el Distrito de Tuxtpec, Oaxaca. Tesis post-grado, Oaxaca-México, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional. 65 pp.
 - Ramírez-Chaves, H. E., A. F. Suárez-Castro y J. F. González-Maya. 2016. Cambios recientes a la lista de los mamíferos de Colombia. *Notas Mastozoológicas Sociedad Colombiana de Mastozoología* 3 (1): 1-7.
 - Ramírez-Chaves, H. E. y A. F. Suárez-Castro. 2014. Adiciones y cambios a la lista de mamíferos de Colombia: 500 especies registradas para el territorio nacional. *Notas Mastozoológicas Sociedad Colombiana de Mastozoología* 1 (2): 31-34.
 - Rangel-Ch., J. O., H. Sánchez-C., P. Lowy-C., M. Aguilar-P. y A. Castillo. 1995. Región de la Orinoquia. Pp. 239-254. En: Rangel-Ch., J.O. (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica I*. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia.
 - Reeder, D. M., K. M. Helgen y D. E. Wilson. 2007. Global Trends and Biases in New Mammal Species Discoveries. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University* 269: 1-35.
 - Rodríguez-Bolaños, A., L. Carvajal-Rojas y W. Ariza-Cortes. 2014. Fauna del Bosque de Los Guayupes, Cuenca del río Guayuriba, Acacias-Meta. Corporación para el Desarrollo Sostenible del Área de Manejo Especial la Macarena "CORMACARENA" y Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá D.C. Colombia. 143 pp.
 - Rodríguez-Mahecha, J. V., J. I. Hernández-Camacho, T. Defler, M. Alberico, R. Mast, R. Mitterneier y A. Cadena. 1995. Mamíferos colombianos: sus nombres comunes e indígenas. *Occasional Papers in Conservation Biology*. Conservation International. Editorial Gente Nueva. 56 pp.

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

- Rodríguez-Mahecha, J. V., M. Alberico, F. Trujillo y J. Jorgenson (Eds.). 2006. Libro Rojo de los Mamíferos de Colombia. Serie Libros Rojos de las Especies Amenazadas de Colombia. Conservación Internacional Colombia, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Bogotá D.E., Colombia. 433pp.
- Rodríguez-Rojas, C. 2005. Abundancia relativa de mamíferos en dos tipos de cobertura vegetal en la margen nor-oriental del Santuario de Flora y Fauna Otún Quimbaya, Risaralda. Tesis pregrado, Bogotá-Colombia, Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias. 77 pp.
- Romero, M., G. Galindo, J. Otero y D. Armenteras. 2004. Ecosistemas de la cuenca del Orinoco colombiano. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá D.C., Colombia. Informe técnico. 189 pp.
- Ruggiero, A. 2001. Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica. Pp. 81-110. En: Llorente, B. J y J. Morrone (Eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Rumiz, D., C. Eulert y R. Arispe. 1998. Evaluación de la diversidad de mamíferos medianos y grandes en el Parque Nacional Carrasco (Cochabamba-Bolivia). *Revista boliviana de ecología y conservación ambiental* 4: 77-90.
- Sánchez, F., P. Sánchez-Palomino y A. Cadena. 2004. Inventario de mamíferos en un bosque de los Andes Centrales de Colombia. *Caldasia* 26 (1): 249-309.
- Sarmiento, J., M. Moraes R., L. F. Aguirre y R. Specht. 2016. Vertebrados de Espiritu, un palmar estacionalmente inundable de Bolivia. Pp. ¿?. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Solari, S., Y. Muñoz-Saba, J. V. Rodríguez-Mahecha, T. Deffler, H. Ramírez-Chávez y F. Trujillo. 2013. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20 (2): 301-365.
- Stevenson, P. R., M. Suescún y M. J. Quiñonez. 2004. Characterization of forest types at the CIEM, Tinigua Park, Colombia. *Field Studies of Fauna and Flora La Macarena Colombia*. 14:1-20.
- Suárez-Castro, A. F., J. C. Bueno-Castellanos y C. Mora-Fernández. 2013. Mamíferos. Pp. 201-235. En: Mora-Fernández, C. y L. Peñuela-Recio (Eds.), *Guía de Campo: fauna y flora de la sabana inundable asociada a la cuenca del río Pauto, Casanare (Colombia)*. Serie Biodiversidad para la Sociedad, No. 3, Yoluka ONG, Fundación de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Fundación Horizonte Verde y Ecopetrol S.A.
- Temple, H. J. y A. Terry (comp.). 2007. The status and distribution of European mammals. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. viii + 48 pp.
- Terborgh, J., J. A. Estes, P. Paquet, K. Ralls, D. Boyd-Heger, B. J. Miller y R. F. Noss. 1999. The role of top carnivore in regulating terrestrial ecosystems. Pp. 39-64. En: Soulé, M y J. Terborgh (Eds.), *Continental conservation*. The Island Press. E.U.A.
- Tobasura-Acuña, I. 2006. Una visión integral de la biodiversidad en Colombia. Revista Luna Azul, Universidad de Caldas en http://lunazul.ucaldas.edu.co/index2.php?option=com_content&task=view&id=261&I. 1-5 pp.
- Tribe, C. J. 2015. Genus *Rhipidomys* Tschudi, 1845. Pp. 583-617. En: Patton, J. L, F. Ulyses, J. Pardinas y G. D'Elia (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2: Rodents*. The University of Chicago Press, USA.
- Trujillo, F., J. V. Rodríguez-Mahecha, M. C. Diazgranados, D. Tirira y A. González. 2005. Mamíferos Acuáticos y Relacionados con el Agua en el Neotropico. Conservation International. 143 pp.
- Trujillo, F. 2014. Uso de la biota acuática en la identificación, caracterización y establecimiento de los límites en humedales interiores. Pp. 156-164. En: Lasso, C. A., F. de P. Gutiérrez y D. Morales-B (Eds.), *X. Humedales interiores de Colombia: Identificación, caracterización y establecimiento de límites según criterios biológicos y ecológicos*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de investigaciones Alexander von Humboldt.
- Trujillo, F., M. Portocarrero y C. Gómez (Eds.). 2008. Plan de Manejo y Conservación de Especies Amenazadas en la Reserva de Biosfera El Tuparro: delfines de río, manatíes, nutrias, jaguares y tortugas del género *Podocnemis*. Proyecto Pijiji Orinoco, Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde, Forest Conservation Agreement, Bogotá D.C., Colombia. 143 pp.
- Trujillo, F., M. Beltrán, A. Díaz-Pulido, A. Ferrer y E. Payán. 2010. Mamíferos. Pp. 311-336. En: Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (Eds.), *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas protegidas para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad*. Instituto de investigaciones Alexander von Humboldt, WWF-Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional) Bogotá, Colombia.
- Tujillo, F., J. Garavito-Fonseca, K. Gutiérrez, M. V. Rodríguez-Maldonado, R. Combariza, L. Solano-Pérez, G. Pantoja y J. Ávila-Guillen. 2011. Mamíferos del Casanare. Pp. 182-205. En: Usma, J. S y F. Trujillo (Eds.), *Biodiversidad del Casanare: Ecosistemas Estratégicos del Departamento*. Gubernación del Casanare – WWF Colombia. Bogotá D.C.
- Trujillo, F. y M. Superina (Eds.). 2013. Armadillos de los Llanos Orientales. ODL, Fundación Omacha, Cormacarena, Corporinoquia, Bioparque Los Ocarros. Bogotá. 125 pp.
- Trujillo, F. y L. Duque. 2013. Proyecto Sulu-Identificación de altos valores de conservación para la biodiversidad en tres ventanas de la Orinoquia Colombia. Bogotá D.C. Colombia. 143 pp.
- Trujillo, F., J. R. Gómez, S. Caballero y A. Caro. 2015. La nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*): especie en recuperación, conflictos con pesquerías e historia genética en Colombia. Capítulo 9. Pp. 99-114. En: Payán, E., C. A. Lasso y C. Castaño-Urbe (Eds.), *I. Conservación de grandes vertebrados en áreas no protegidas de Colombia, Venezuela y Brasil*. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, D. C., Colombia.
- Valbuena-Vargas, R. 1999. Tamaño poblacional y aspectos grupales de la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*) en el bajo río Bita, Vichada, Colombia. Trabajo de grado, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C., Colombia. 65 pp.
- Velasco-Gómez, D. M. 2004. Valoración biológica y cultural de la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*) en el área de influencia de Puerto Carreño, Vichada, Colombia (ríos Orinoco, Bita, caños Juripe y Negro). Trabajo de grado, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C., Colombia. 89 pp.
- Voss, R. S. y M. N. F. da Silva. 2001. Revisionary notes on Neotropical porcupines (Rodentia: Erethizontidae). 2. A review of the Coendou vestitus group with descriptions of two new species from Amazonia. *American Museum Novitates* 3351: 1-36.
- Weksler, M. y C. R. Bonvicino. 2015. Genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900. Pp. 417-437. En: Patton, J. L, F. Ulyses, J. Pardinas y G. D'Elia (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2: Rodents*. The University of Chicago Press, USA.
- Wilson, D. E y M. Reeder. (Eds.). 2005. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd. ed.), Johns Hopkins, University Press. 142 pp.
- Zapata-Rios, G., E. Araguillin y J. Jorgenson. 2006. Caracterización de la comunidad de mamíferos no voladores en las estribaciones orientales de la cordillera del kutukú, Amazonia ecuatoriana. *Mastozoología Neotropical* 13 (2): 227-238.

SEGUNDA PARTE

Anexo 1. Información taxonómica, métodos de reportes en las localidades, estado de amenaza, gremios tróficos y formas de locomoción de los mamíferos grandes y medianos registrados en las seis localidades de estudio. Localidad: Ca: Casanare, Me: Meta, Vi: Vichada, CN: Caño Negro. Metodología: H: Huellas, He: Heces, Ma: Madriguera, Ca: Campamento OD: Observación directa, Mg: Marcas de garras, CT: Cámara trampa. Categoría de Amenaza: LC: Preocupación Menor, Vu: Vulnerable, DD: Datos Insuficientes, NT: Casi Amenazado, EN: En Peligro, CR: En Peligro Crítico. Alimentación: C: carnívoros, F-O: frugívoros-omnívoros; F-G: frugívoros-granívoros; H-P: herbívoros-pastadores; M: mimercofago; I-O: insectívoro-omnívoro; Locomoción: F: fosorial; T: terrestre; A: arbóricola; E: Escansorial; Ac: acuáticos y semiacuáticos.

Especie	Nombre común	Localidad	Categoría IUCN / Riesgo o Amenaza Nacional		Tipo de registro	Gremios tróficos	Locomoción
			IUCN (2016)	Rodríguez et al. (2006)			
DIDELPHIMORPHIA							
Didelphidae							
Didelphinae							
Didelphis Linnaeus, 1758							
<i>Didelphis marsupialis</i> Linnaeus, 1758	Chucha de oreja negra, zorro mochilero, rabipelao, fara	C Met Vic	LC	LC	CT	F-O	E
Marmosa Gray, 1821							
<i>Marmosa robinsoni</i> Bangs, 1898	Comadreja, rata fara	Vic	NE	NE	CT	F-O	E
CINGULATA							
Dasypodidae							
Dasypus Linnaeus, 1758							
<i>Dasypus novemcinctus</i> Linnaeus, 1758	Armadillo común, cachicamo	Met	LC	LC	CT	I-O	F
<i>Dasypus kappleri</i> Krauss, 1862	Armadillo carrizalero	Met	LC		CT	I-O	F

Anexo 1. Continuación.

Especie	Nombre común	Localidad	Categoría IUCN / Riesgo o Amenaza Nacional		Tipo de registro	Gremios tróficos	Locomoción
			IUCN (2016)	Rodríguez et al. (2006)			
<i>Dasypus sabanicola</i> Mondolfi, 1968	Armadillo sabanero, cachicamo sabanero, mulita	Vic	LC	LC	OD	I-O	F
Priodontes F. Cuvier, 1825							
<i>Priodontes maximus</i> (Kerr, 1792)	Ocarro, armadillo gigante, gramalón	Met	VU	EN	CT	I-O	F
PILOSA							
Myrmecophagidae							
Tamandua Gray, 1825							
<i>Tamandua tetradactyla</i> (Linnaeus, 1758)	Oso hormiguero, oso melero	Vic	LC	LC	CT	M	T
Myrmecophaga Linnaeus, 1758							
<i>Myrmecophaga tridactyla</i> Linnaeus, 1758	Oso palmero, oso pajizo	C Met Vic	VU	VU	CT	M	T
CARNIVORA							
Felidae							
Leopardus Gray, 1842							
<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758)	Tigrillo, canaguaro, manigordo	C Met Vic	LC	NT	CT	C	T
Panthera Oken, 1816							



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE

Anexo 1. Continuación.

Especie	Nombre común	Localidad	Categoría IUCN / Riesgo o Amenaza Nacional		Tipo de registro	Gremios tróficos	Locomoción
			IUCN (2016)	Rodríguez et al. (2006)			
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758)	Jaguar, tigre mariposo, tigre real	Vic	NT	VU	CT,H	C	T
Puma Jardine, 1834							
<i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771)	Puma, león colorado	Met Vic	LC	NT	CT, Mg	C	T
<i>Puma yagouaroundi</i> (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803)	Gato pardo, onza, Jaguarundi	Vic	LC	LC	CT	C	T
Canidae							
Cerdonyon C.E.H. Smith, 1839							
<i>Cerdonyon thous</i> (Linnaeus, 1766)	Zorro perruno, perro sabanero	Met Vic	LC	LC	CT	C	T
Speothos Lund, 1938							
<i>Speothos venaticus</i> (Lund, 1842)	Perrito venadero, perro de monte	Met	NT	LC	CT	C	T
Mustelidae							
Eira C.E.H. Smith, 1842							
<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)	Zorra palmichera, ulamá, tayra	C Met Vic	LC	LC	CT	C	T
Lontra Gray, 1843							
<i>Lontra longicaudis</i> (Olfers, 1818)	Nutria	Vic	DD	VU	OD	C	Ac
Pteronura Gray, 1837							

Anexo 1. Continuación.

Especie	Nombre común	Localidad	Categoría IUCN / Riesgo o Amenaza Nacional		Tipo de registro	Gremios tróficos	Locomoción
			IUCN (2016)	Rodríguez et al. (2006)			
<i>Pteronura brasiliensis</i> (Gmelin, 1788)	Perro de agua	Vic	EN	EN	OD	C	Ac
PERISSODACTYLA							
Tapiridae							
Tapirus Brisson, 1762							
<i>Tapirus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	Danta, tapir	Met Vic	VU	CR	CT, He	H-P	T
ARTIODACTYLA							
Tayassuidae							
Pecari Reichenbach, 1835							
<i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758)	Saino, cerrillo, puerco de monte	Met Vic	LC	LC	CT	F-O	T
Tayassu G. Fischer, 1814							
<i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795)	Cafuche, huangana, chácharo	C Met Vic	VU	LC	CT	F-O	T
Cervidae							
Odocoileus Rafinesque, 1832							
<i>Odocoileus cariacou</i> (Boddaert, 1784)	Venado sabanero, venado coliblanco	C Met Vic	LC	LC	CT	H-P	T
PRIMATES							
Atelidae							



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

Anexo 1. Continuación.

Especie	Nombre común	Localidad	Categoría IUCN / Riesgo o Amenaza Nacional		Tipo de registro	Gremios tróficos	Locomoción
			IUCN (2016)	Rodríguez et al. (2006)			
Alouatta Lacépède, 1799							
<i>Alouatta seniculus</i> Linnaeus, 1766	Aullador colorado, araguato	Met Vic	LC	LC	CT, OD	F-O	A
Cebidae							
Cebus Erxleben, 1777							
<i>Cebus albifrons albifrons</i> (Humboldt, 1812)	Mico cariblanco, maicero	Met	LC	LC	CT, OD	F-O	A
RODENTIA							
Sciuridae							
Sciurinae							
Notosciurus J. A. Allen, 1914							
<i>Notosciurus granatensis</i> (Humboldt, 1811)	Ardilla, ardita	C Met Vic	LC	LC	CT, OD	F-O	A
Caviidae							
Hydrochoerinae							
Hydrochoerus Brisson, 1762							
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> (Linnaeus, 1766)	Chigüiro, capibara	Vic	LC	LC	CT	H-P	T
Cuniculidae							
Cuniculus Brisson, 1762							

Anexo 1. Continuación.

Especie	Nombre común	Localidad	Categoría IUCN / Riesgo o Amenaza Nacional		Tipo de registro	Gremios tróficos	Locomoción
			IUCN (2016)	Rodríguez et al. (2006)			
<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766)	Boruga, lapa	C Met Vic	LC	LC	CT	F-G	T
Dasyproctidae							
Dasyprocta Illiger, 1811							
<i>Dasyprocta fuliginosa</i> Wagler, 1832	Ñeque, picure	C Met Vic	LC	LC	CT	F-G	T
Echimyidae							
Eumysopinae							
Proechimys J. A. Allen, 1899							
<i>Proechimys oconnelli</i> J.A. Allen, 1913	Rata espinosa	C Met Vic	DD	LC	CT	F-G	T



8. MAMÍFEROS MEDIANOS Y GRANDES ASOCIADOS A UN CANANGUCHAL DE LA AMAZONIA COLOMBIANA

Juan Fernando Acevedo-Quintero y Joan Gastón Zamora-Abrego

Resumen

En la Amazonia colombiana los cananguchales son ecosistemas dominados por la palma *Mauritia flexuosa*, frecuentemente asociados con altos valores de diversidad de fauna vertebrada, en particular los mamíferos. Mediante la combinación de fototrampeo y observación directa se obtuvo un listado de los mamíferos medianos y grandes asociados a un cananguchal y zonas aledañas en el Trapecio Amazónico Colombiano. Con el fin de describir algunos patrones ecológicos, las especies registradas fueron clasificadas según su gremio trófico, hábitat estructural y patrones de actividad. En total fueron registradas 28 especies distribuidas en ocho órdenes y 19 familias. El gremio trófico con mayor cantidad de especies fue el de los frugívoros, seguido por los frugívoros-insectívoros. En cuanto al uso del espacio y el tiempo de actividad, las especies arborícolas y terrestres se encuentran en proporciones semejantes, al igual que aquellas diurnas y nocturnas. Seis de las especies registradas se encuentran catalogadas con algún grado de amenaza. Se hacen anotaciones sobre la historia natural de algunas especies o comportamientos particulares

exhibidos. La zona alberga una importante riqueza de mamíferos, ocupando gran parte del espectro espacio-temporal y trófico del ecosistema que aparentemente conserva gran parte de las condiciones ecológicas originales del bosque estudiado.

Palabras clave. Amazonas. Bosque inundado. Fauna. *Mauritia flexuosa*. Palmas.

Introducción

Los cananguchales en la Amazonia colombiana son formaciones vegetales dominadas por la especie de palma *Mauritia flexuosa*, la cual generalmente se desarrolla en zonas inundables pobremente drenadas (Kahn *et al.* 1993, Urrego *et al.* 2013). Estos ecosistemas están asociados con altos valores de diversidad de fauna, especialmente de mamíferos, que son atraídos por la gran cantidad de frutos producidos por dicha palma (Aquino 2005, Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego 2016). Por ejemplo, en algunas zonas de la Amazonia occidental se ha evidenciado que durante la temporada de lluvias, existe un desplazamiento de vertebrados hacia los bosques de *Mauritia*, cuando la abundancia de frutos está en su mayor producción, corroborando

SEGUNDA PARTE

la importancia de este recurso para la comunidad de mamíferos (Aquino 2005, Salvador *et al.* 2011).

La estrecha relación entre los mamíferos frugívoros y *Mauritia flexuosa* tiene implicaciones en la dispersión y depredación de las semillas de la palma (Mendieta-Aguilar *et al.* 2015), pudiendo influir en procesos autoecológicos como la producción de frutos o la generación de patrones agregados en el crecimiento de las plántulas (Mendieta-Aguilar *et al.* op. cit., Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego 2016). Sin embargo, los cananguchales no solo son importantes para los mamíferos frugívoros, también otras especies con diferentes hábitos pueden hacer un uso intensivo de este ecosistema. Es así como los troncos secos de *M. flexuosa* sirven de madrigueras para un grupo importante de mamíferos arborícolas de hábitos nocturnos (Aquino y Encarnación 1986) y para la nidificación de algunas especies de aves, particularmente psitácidos como los guacamayos y loros (Borgtoft-Pedersen y Balslev 1993, Rentería 1996). Además, las hojas secas, que permanecen pegadas al tronco, también constituyen el hábitat para una gran variedad de insectos, arácnidos, anfibios y reptiles, los cuales complementan la dieta de varias especies de mamíferos arbóreos (Rentería op. cit., Bodmer *et al.* 1999).

A pesar de la potencialidad de los cananguchales para el estudio de la riqueza y ecología de la fauna amazónica, en Colombia la diversidad asociada a estos ecosistemas se encuentra poco documentada. Así, el conocimiento sobre vertebrados en estos bosques se restringe a estudios puntuales sobre aves (Caperá-Moreno 2012), peces (Machado-Allison *et al.* 2013) y murciélagos (Acevedo-Quintero y Zamora-Ábrego 2014). Mientras que, en general el estudio

de los mamíferos amazónicos ha avanzado lentamente, y todavía se desconoce gran parte de su diversidad y ecología (Ruiz *et al.* 2007). Para el sur de la Amazonia colombiana, mucha de la información disponible sobre diversidad y ecología de mamíferos se centra en trabajos con primates (Defler 1989a, 1989b, Defler y Defler 1996, Maldonado y Lafon 2015), fauna sinérgica (Maldonado 2012), quirópteros (Montenegro y Romero 1999, Castillo-Ayala 2002) y algunos trabajos con especies puntuales como *Tapirus terrestris* (Acosta *et al.* 1994) y *Aotus* spp. (Maldonado y Peck 2014).

Teniendo en cuenta que los cananguchales constituyen un ecosistema clave para el mantenimiento de muchos procesos ecológicos en la cuenca amazónica (Andrade 2013), es importante describir y documentar la relación entre *Mauritia flexuosa* y la fauna asociada a dichos ecosistemas. Por lo tanto, el principal objetivo de este capítulo es presentar un listado de las especies de mamíferos medianos y grandes que habitan en un cananguchal al sur de la Amazonia Colombiana, así como contribuir al conocimiento de la ecología, historia natural y relación de éstas especies con *M. flexuosa*.

Materiales y métodos

Área de estudio

Este estudio se desarrolló en un bosque de igapó dominado por *Mauritia flexuosa* en la cuenca media del río Calderón, ubicado en el Trapecio Amazónico Colombiano (03°56'48"S - 69°53'11"O) (Figuras 1 y 2). La vegetación está dominada por la especie *M. flexuosa*, seguida de *Sacoglottis amazonica* Mart., una especie de bosques de tierra firme, y algunas palmas que pueden crecer en ambos entornos, como *Euterpe precatoria* Mart., *Socratea exorrhiza* Mart.

y *Oenocarpus bataua* Mart. (Galeano *et al.* 2015). La precipitación media anual es de 3.335 mm y la temperatura media anual es de 26 °C (15–36 °C), mientras que la humedad relativa media es mayor al 90% (IDEAM 2010–2012).

Toma de datos

Se emplearon diez cámaras trampa Bushnell Tromphy Cam, las cuales permanecieron activas en intervalos de tiempo variables (según el correcto funcionamiento del equipo, la capacidad de

almacenamiento y la duración de las baterías), a lo largo de un año de muestreo entre marzo de 2012 y febrero de 2013. Para la realización de inventarios el arreglo espacial de las estaciones de muestreo fue flexible, ya no existen requerimientos en las distancias mínimas entre estas o el área que debe ser cubierta (Rovero *et al.* 2010). Se maximizó la probabilidad de captura ubicando las cámaras tanto en la zona inundable del cananguchal como en las zonas aledañas de tierra firme donde previamente se encontraron rastros de las



F. Trujillo

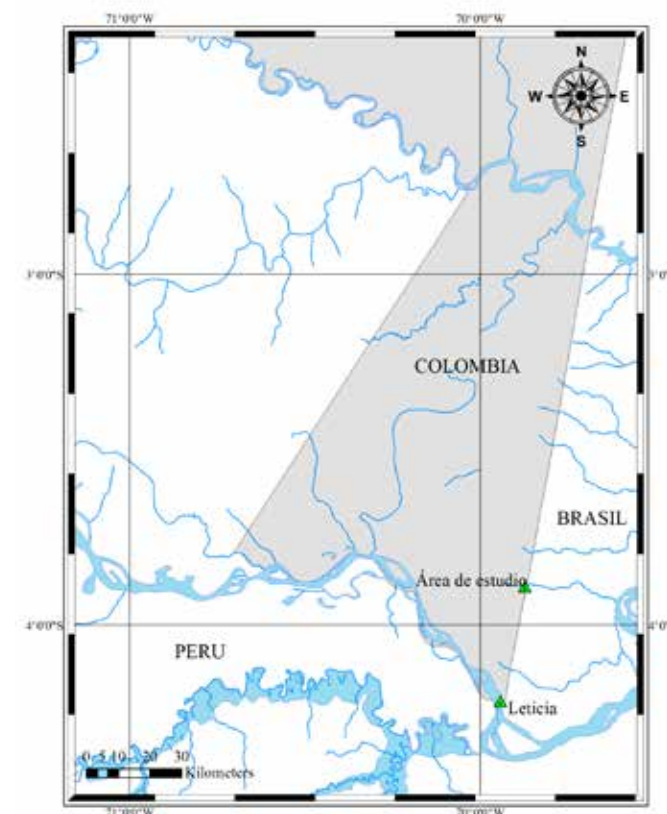


Figura 1. Área de estudio, cananguchal ubicado en la cuenca del río Calderón en el Trapecio Amazónico Colombiano.

SEGUNDA PARTE



Figura 2. Área de estudio. a y b) vista al interior del cananguchal; c) vista general sobre el dosel del cananguchal y d) vista general sobre el dosel de tierra firme aledaño al cananguchal. Fotos: J. F. Acevedo-Quintero.

especies, trillos o caminos existentes, así como zonas de alimentación y de acceso a la fuentes las de agua (Maffei *et al.* 2004). Una vez identificados los puntos de muestreo, las cámaras fueron colocadas en dos estratos: en el sotobosque a 50 cm de

altura del suelo (siete cámaras); y en dosel del bosque a una altura entre 15 m y 20 m (tres cámaras). Las cámaras se programaron para registrar videos de 40 s, con intervalos entre cada activación de 20 s. El esfuerzo de muestreo se cuantificó

como el producto del número de cámaras activas por el número de días en los que las cámaras estuvieron activas (días/cámara).

Adicionalmente, se realizaron recorridos diurnos de búsqueda libre en tres temporadas (febrero-marzo, junio-julio y noviembre de 2012). En cada recorrido dos personas visitaron lugares potenciales de desplazamiento de mastofauna, con el fin de registrar avistamientos, especialmente de las especies de comportamiento diurno y arborícola. También se anotaron rastros como huellas, pelos, excrementos, huesos, cráneos, etc. De cada observación se tomaron los datos de la especie, fecha y hora del avistamiento, y número de individuos registrados. El esfuerzo de muestreo, en este caso, se tomó como el número total de horas/hombre dedicadas a la búsqueda libre.

Análisis de la información

Con los datos obtenidos se construyó un listado de especies y se analizó la composición taxonómica de la comunidad de mamíferos medianos y grandes (> 2 kg). Para los datos obtenidos mediante fototrampeo, los registros individuales fueron establecidos usando los criterios propuestos por Monroy-Vilchis *et al.* (2011), en donde los videos de una sola especie en la misma cámara-trampa fueron tratados como registros independientes de la siguiente manera: 1) videos consecutivos de diferentes individuos; 2) videos consecutivos de individuos de la misma especie separados por más de 24 h (este criterio se usó cuando no era claro si una serie de videos correspondían al mismo individuo, de modo que los videos tomados dentro del mismo periodo de 24 h se consideraron como un solo registro); y 3) videos no consecutivos de individuos de la misma especie. En el caso de las especies gregarias, en los videos en los que se

observó más de un individuo, el número de registros independientes considerado fue igual al número de individuos observados.

Con el fin de evaluar si el esfuerzo de muestreo fue suficiente para alcanzar una estimación aceptable de la riqueza de especies, se elaboraron curvas de acumulación de especies para todo el conjunto de datos basadas en el número de registros individuales (Gotelli y Colwell 2001). Se utilizó el estimador Chao 1, que utiliza datos de abundancia y está basado en el número de especies raras en la muestra, encontradas una vez y encontradas dos veces. Los cálculos se llevaron a cabo utilizando los algoritmos del software Estimates ver. 8.2.0 (Colwell 2006). Como método alternativo para evaluación de la calidad del muestreo, la curva de acumulación de especies fue ajustada a la ecuación de Clench (Colwell y Coddington 1994, Jiménez-Valverde y Hortal 2003), estableciendo la relación entre el número de individuos y el número de especies encontradas (Soberón y Llorente 1993), siguiendo la siguiente formula: $S(t) = at / (1 + b * t)$; donde, $S(t)$ es el número de especies estimado, a es la tasa de incremento de especies al comienzo del análisis, b es la pendiente de la curva, y t es el numero acumulativo de especies. La división de los coeficientes (a/b) proporciona la riqueza máxima esperada, mientras que el porcentaje de la riqueza de especies inventariada se calculó dividiendo el número de especies observado entre el predicho, multiplicado por 100 (Jiménez-Valverde y Hortal 2003). Para todos los cálculos se utilizó el software STATISTICA ver. 8.0 (Stat Soft Inc. 2007).

Adicionalmente, las especies se clasificaron de acuerdo al gremio trófico: O: omnívoro; H: herbívoro; F: frugívoro; I: insectívoro; C: carnívoro o combinaciones del mismo. De



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE

igual forma se determinó el hábitat estructural que ocupa cada una de las especies. Para todas estas clasificaciones se utilizaron datos de historia natural publicados en los trabajos de Eisenberg (1989), Emmons y Feer (1999) y Gardner (2008). También se establecieron los patrones de actividad: diurnos para especies registradas entre las 05:00 y las 18:00 (presencia de luz solar) y nocturnos para especies registradas entre las 18:00 y las 05:00 (Monroy-Vilchis *et al.* 2011).

Estado de conservación

Para establecer el estado de conservación de cada una de las especies, se tuvieron en cuenta las listas rojas de IUCN (2014) y la Resolución 0192 de 2014 del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de Colombia (MADS 2014).

Resultados

En total se registraron 28 especies, repartidas en ocho órdenes y 19 familias (Figura 3). El orden más diverso fue Primates con ocho especies, seguido por Carnivora con siete especies y los órdenes Rodentia y Artiodactyla con cuatro especies cada uno (Tabla 1). Las familias mejor representadas fueron Cebidae con cuatro especies y Felidae con tres especies. El fototrampeo acumuló un esfuerzo total de muestreo de 1.536 días/cámara, con 453 registros de 24 especies. Para los recorridos de búsqueda libre, el esfuerzo de muestreo fue de 177 horas/hombre, alcanzando 43 registros de 16 especies, cinco de las cuales no fueron registradas en las cámaras automáticas. El estimador Chao 1 predice un potencial de 30 especies esperadas, lo que indica que en el inventario se registró el 93% de

Tabla 1. Listado de especies de mamíferos medianos y grandes registrados en un cananguchal de la Amazonia colombiana. Ft: fototrampeo; A: avistamiento; H: huella. O: omnívoro; I: insectívoro; F: frugívoro; C: carnívoro; H: herbívoro. Ar: arbóreo; SA: semiarboreo; T: terrestre; N: nocturno; D: diurno.

Orden / Especie	Método de registro	Gremio trófico	Hábitat estructural	Hábitos
Didelphimorphia				
<i>Caluromys lanatus</i>	Ft	O	Ar	N
<i>Didelphis marsupialis</i>	Ft	O	SA	N
Pilosa				
<i>Tamandua tetradactyla</i>	Ft, A	I	SA	N
Cingulata				
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Ft, A	O	T	N
Primates				
<i>Aotus vociferans</i>	Ft, A	I/F	Ar	N
<i>Callicebus torquatus</i>	A	F	Ar	D
<i>Cebuella pygmaea</i>	A	I/F	Ar	D
<i>Cebus albifrons</i>	Ft, A	I/F	Ar	D



F. Trujillo

Tabla 1. Continuación.

Orden / Especie	Método de registro	Gremio trófico	Hábitat estructural	Hábitos
<i>Lagothrix lagotricha</i>	A	F	Ar	D
<i>Pithecia monachus</i>	Ft, A	F	Ar	D
<i>Saguinus nigricollis</i>	A	I/F	Ar	D
<i>Saimiri sciureus</i>	Ft, A	I/F	Ar	D
Carnivora				
<i>Atelocynus microtis</i>	Ft	C/F	T	D
<i>Eira barbara</i>	Ft	C/F	T	D
<i>Leopardus pardalis</i>	Ft	C	T	N
<i>Nasua nasua</i>	Ft	C/F	SA	D/N
<i>Panthera onca</i>	Ft, H	C	T	D
<i>Potos flavus</i>	Ft	F	Ar	N
<i>Puma concolor</i>	Ft	C	T	N
Perissodactyla				
<i>Tapirus terrestris</i>	Ft, H	H/F	T	N
Artiodactyla				
<i>Mazama zamora</i>	Ft	H/F	T	D/N
<i>Mazama murelia</i>	Ft	H/F	T	D/N
<i>Pecari tajacu</i>	Ft	O	T	D
<i>Tayassu pecari</i>	Ft	O	T	D
Rodentia				
<i>Coendou melanurus</i>	Ft	F	Ar	N
<i>Cuniculus paca</i>	Ft	F	T	N
<i>Dasypsecta fuliginosa</i>	F, A	F	T	D
<i>Notosciurus sp.</i>	A	F	Ar	D

las especies. Por su parte, la ecuación de Clench tuvo un buen ajuste ($R^2=0,993$), y la división de los coeficientes (a/b) proporcionó una riqueza máxima esperada de 31 especies, lo que indica que se registró el 90% de las especies (Figura 4).

Los frugívoros (F) fueron el gremio trófico más frecuente, seguido por las especies que incluyen tanto insectos como frutas en sus dietas (I/F) (Figura 5a). El 43% de las especies utilizan el estrato arbóreo, mientras que el 46% fueron terrestres, solo el 11% utiliza ambos estratos (semi-arbóreas)

SEGUNDA PARTE



Figura 3. Algunas especies de mamíferos medianos y grandes registradas en un cananguchal de la Amazonia colombiana. a) *Atelocynus microtis*; b) *Saimiri sciurus*; c) *Pecari tajacu*; d) *Puma concolor*; e) *Tayassu pecari*; f) *Coendou melanurus*; g) *Tapirus terrestres*; h) *Lagothrix lagothericha*. Las especies g y h se encuentran bajo alguna categoría de amenaza. Fotos: Fotografías de baja resolución extraídas de videos (a, b, c, d, e, f y g), V. H. Capera-Moreno (h).



F. Trujillo

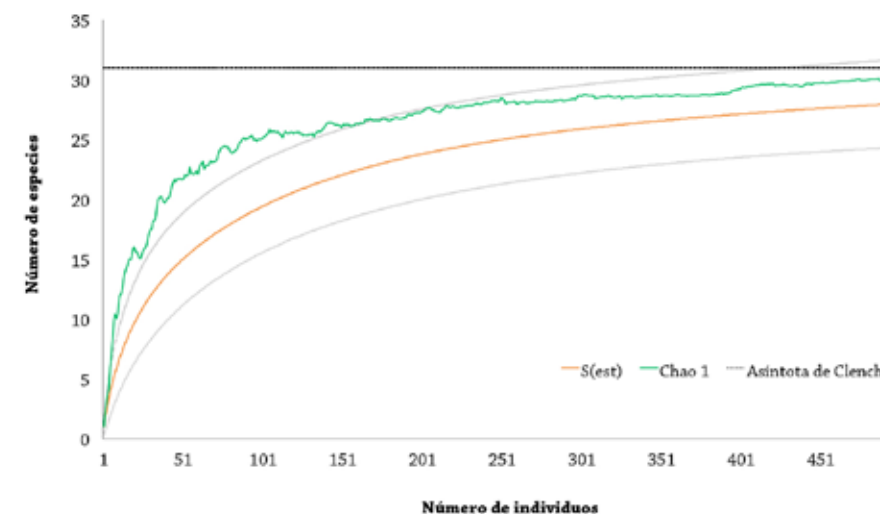


Figura 4. Curva de acumulación de especies e intervalos de confianza al 95% de mamíferos medianos y grandes registrados en un cananguchal de la Amazonia colombiana. Se muestra la curva según el estimador no paramétrico Chao1 y la línea asintótica de la riqueza esperada de acuerdo a la ecuación de Clench.

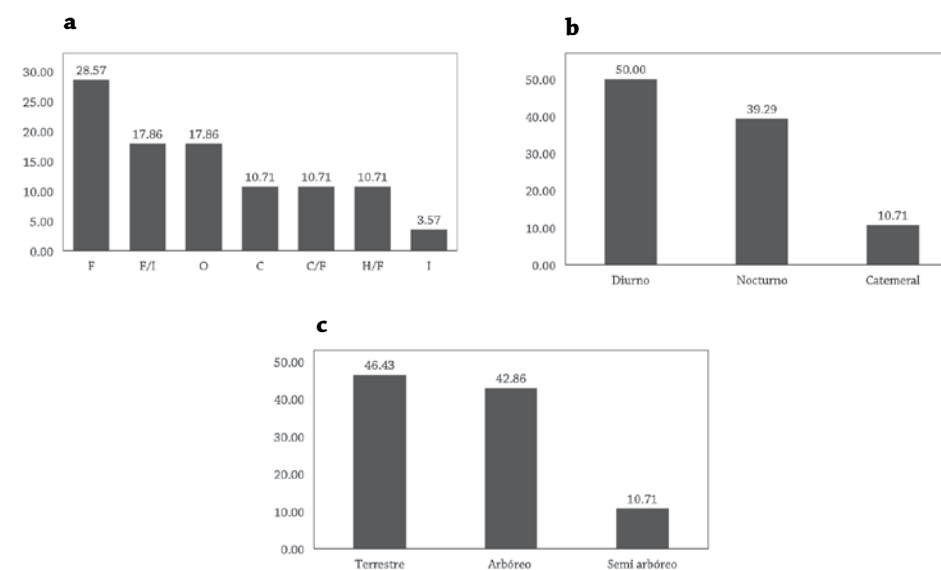


Figura 5. a) gremios tróficos; b) patrones de actividad y c) hábitat estructural de mamíferos medianos y grandes registrados en un cananguchal de la Amazonia colombiana. Los números sobre las barras corresponden al porcentaje de especies.

SEGUNDA PARTE

(Figura 5c). Finalmente, fueron apenas más frecuentes las especies de hábitos diurnos que nocturnos, mientras que solo el 11% de las especies fueron catemerales, con actividad tanto en el día como en la noche (Figura 5b).

En total fueron registradas seis especies incluidas dentro de alguna categoría de amenaza de la UICN; y tres especies, de acuerdo al listado del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de Colombia (Tabla 2, Figura 3g y h).

Discusión

Riqueza de especies

En este trabajo se registraron 28 especies de mamíferos medianos y grandes, que representan el 6% de la diversidad nacional y aproximadamente el 14% de la diversidad de mamíferos amazónicos colombianos (Ruiz *et al.* 2007, Solari *et al.* 2013). Al comparar la riqueza de especies del cananguchal estudiado con otros sitios cercanos en ecosistemas similares, se observa que la zona alberga una importante comunidad de mamíferos medianos y grandes. Por ejemplo, Aquino y Calle (2003) en una zona

de cananguchal cerca de Iquitos (Perú), obtuvieron una riqueza de 20 especies de mamíferos de caza utilizando transectos lineales, mientras que Tobler *et al.* (2008) en el sureste de Perú, registraron 21 especies mediante fototrampeo. La riqueza de especies, ligeramente mayor en el cananguchal del río Calderón, puede estar relacionada con el hecho de que este bosque se encuentra en una zona de transición entre la terraza baja mal drenada y la tierra firme, lo cual facilita la colonización de especies vegetales de tierra firme en los sitios que no se inundan, aumentando la diversidad arbórea comparada con otros ecosistemas de cananguchal (Urrego *et al.* 2013). Esta condición puede aumentar la oferta de recursos (alimento, refugio) para una mayor cantidad de especies de mamíferos. Por otra parte, la combinación del método de fototrampeo, incluyendo cámaras en el dosel, con la observación directa de las especies arroja resultados consistentes y robustos, ya que se logra cubrir varios estratos del bosque registrando especies que utilizan el hábitat de manera distinta. Esto es respaldado por los resultados de los estimadores de riqueza, según los cuales se obtuvo el 93% del inventario de

acuerdo a Chao 1, y el 90% a la ecuación del Clench. La combinación de metodologías ha demostrado ser efectiva en el registro de especies con diferencias marcadas en su historia natural. Por ejemplo, Trujillo y Mosquera-Guerra (2016) utilizando el fototrampeo y las búsquedas libres, encontraron para un sistema de morichales en la Orinoquia colombiana un total de 27 especies de mamíferos medianos y grandes. En dicho trabajo se muestra como cada metodología logra registrar diferentes especies según las características particulares del hábitat, y los requerimientos ecológicos de las especies.

Gremios tróficos

La comunidad de mamíferos medianos y grandes estudiada está dominada por especies frugívoras. Representadas principalmente por el orden Rodentia quienes cumplen un importante papel como dispersores de semillas (Brewer 2001, Silva y Tabarelli 2001). Varias especies de roedores de talla media como *Dasyprocta fuliginosa* y *Cuniculus paca* han sido catalogadas como eficientes dispersores de cortas distancias (Peres y Baider 1997, Silva y Tabarelli op. cit., Mendieta-Aguilar *et al.* 2015), lo que puede contribuir a la distribución agregada de varias especies de árboles de semillas grandes (Silvius y Fragoso 2002). Esta característica es común en zonas de bajos inundables como los cananguchales, ya que muchas especies de plantas como *M. flexuosa*, requieren de ciertos niveles de saturación hídrica del suelo para que sus semillas puedan germinar (Sioli 1975, Urrego *et al.* 2013). Por tanto, si los dispersores alejan los frutos lo suficiente de la palma madre, pero a su vez depositan las semillas intactas en un lugar cercano dentro de la zona de bajos inundables, es probable que se garantice con mejor éxito la germinación y establecimiento de las

nuevas plántulas (Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego 2016).

El dominio de la comunidad estudiada por parte de los mamíferos frugívoros puede estar determinada, además de la influencia de los roedores mediados, por la presencia de varias especies de primates (8 especies). En muchas zonas de los bosques amazónicos el Orden primates constituye una gran proporción de la biomasa de vertebrados residentes (Haugaasenn y Peres 2005), los cuales consumen frutos de una gran cantidad de especies (Aquino 2005), actuando en ocasiones como frugívoros obligados y ciertas especies como oportunistas u ocasionales. Esta tendencia puede variar si se analizan otras regiones, por ejemplo, en sistemas de morichal en la Orinoquia colombiana Trujillo y Mosquera-Guerra (2016) encontraron una prevalencia de especies carnívoras, mientras que en los llanos venezolanos Cabrera *et al.* (2016) indican un dominio de especies insectívoras. Sin embargo cabe resaltar que en este último trabajo se incluyen especies pequeñas como roedores y murciélagos.

Los omnívoros y herbívoros-frugívoros sumados alcanzan el 29% del total las especies de mamíferos registrados. En estos gremios se ubican los órdenes Artiodactyla, Perissodactyla, Didephimorpha y Cingulata, con especies que actúan principalmente como depredadores de semillas, especialmente los pecaríes o cerdos de monte de la familia Tayassuidae (Kiltie 1981, Bodmer 1991, Beck 2006). Los pecaríes (*Tayassu pecari* y *Pecari tajacu*) aprovechan los recursos de manera masiva y en grandes manadas (Beek op. cit.), afectando la sobrevivencia de las plántulas, debido a que a su paso pisotean y consumen raíces, semillas y plántulas (Beek op. cit., Galeano *et al.* 2015). Asimismo, la presencia de



F. Trujillo

Tabla 2. Especies de mamíferos medianos y grandes registrados en un cananguchal de la Amazonia colombiana con algún grado de amenaza a nivel global (IUCN 2014) y nacional (MADS 2014).

Especie	Global (UICN)	Nacional (Res 0192/2014)
<i>Mazama americana</i>	DD	No listado
<i>Tayassu pecari</i>	NT	No listado
<i>Atelocynus microtis</i>	NT	No listado
<i>Panthera onca</i>	NT	VU
<i>Tapirus terrestris</i>	VU	CR
<i>Lagothrix lagothricha</i>	VU	VU

SEGUNDA PARTE

herbívoros que consumen plántulas y brotes tiernos, como las especies de las familias Cervidae y Tapiridae (Bodmer 1990, Álvarez-Romero y Medellín 2005), también tienen efectos importantes en los patrones de reclutamiento de plántulas y con ello en la estructuración de los bosques (Dirzo 2001, Silman *et al.* 2003). Finalmente los depredadores, ya sean carnívoros estrictos o especies que incluyen frutos e insectos en sus dietas, estuvieron bien representados con especies como el jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*) y algunos primates de las Familias Cebidae y Aotidae. Estas especies cumplen importantes funciones en el flujo de nutrientes dentro del ecosistema y en la regulación de las poblaciones de las especies que consumen (Estes *et al.* 2012).

Patrones espacio-temporales

Aunque una gran proporción de especies están explotando los frutos como recurso alimenticio, la utilización del espacio y los patrones de actividad están claramente divididos. Es decir, las especies arbóreas y terrestres están presentes en proporciones similares, al igual que las especies diurnas y las nocturnas sumadas a la catemerales (con actividad tanto diurna como nocturna), que indica que existe una repartición exitosa de las especies en el espacio y en el tiempo en el cual desarrollan sus actividades. Esta segregación espacio-temporal es particularmente importante para permitir la coexistencia de especies filogenéticamente cercanas, con requerimientos de hábitat similares o que hacen uso de los mismos recursos alimenticios (Schoener 1974, Brown *et al.* 1994, Gordon 2000).

Un ejemplo más claro de esta segregación, desde el punto de vista temporal, se presenta en las especies *Dasyprocta fuliginosa* y *Cuniculus paca*. Ambos son roedores

de talla media con estrategias de forrajeo similares, las cuales hacen uso intensivo de los frutos de *Mauritia flexuosa* en la mismas zonas dentro del cananguchal. Sin embargo, según nuestros datos, los patrones de actividad son completamente opuestos: *D. fuliginosa* es una especie con actividad diurna, con la totalidad de los registros entre las 05:00 y las 18:00 horas (117 registros), mientras que, *C. paca* es de hábitos completamente nocturnos, con registros actividad entre las 19:00 y las 05:00 horas (40 registros).

Historia natural

Mediante el método de fototrampeo se logró el registro de algunas especies raras, y de comportamientos poco documentados que contribuyen al conocimiento de la historia natural de los mamíferos amazónicos. Por ejemplo, entre los meses de julio y diciembre de 2012 se obtuvieron 15 registros del zorro de orejas cortas (*Atelocynus microtis*) (Figura 3a). Esta especie está catalogada como uno de los carnívoros menos conocidos en el mundo (Leite-Pitman *et al.* 2003, Koester *et al.* 2008, Ayure y González-Maya 2014). En Colombia, luego del trabajo pionero de Hershkovitz (1961), Sánchez-Londoño (2006) obtuvo un registro en el Parque Nacional Amacayacu, mientras que Ayure y González-Maya (2014) registraron dos individuos en Puerto Nariño, departamento del Amazonas. Más recientemente Payán y Escudero-Páez (2015) publicaron cinco registros obtenidos en el año 2007 en la zona de los interfluvios de los ríos Tacana y Calderón, muy cerca al área de estudio del presente trabajo. Estos registros publicados en los últimos años en el país, muestran que, probablemente esta especie no es tan rara como se había sido sugerido (Michalski 2010, Leite-Pitman y Williams 2011), y que tal vez la poca información disponible acerca de esta especie,

obedece a la falta de muestreo. De igual forma, datos recientemente publicados por los autores del presente trabajo, en la misma localidad, muestran al zorro de orejas cortas consumiendo los frutos de *Mauritia flexuosa*. Aunque su participación en el proceso de remoción de semillas de esta palma es limitada, los datos registrados sobre el consumo de los frutos son un importante aporte al conocimiento de la historia natural de ambas especies (Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego 2016).

Las cámaras ubicadas en el dosel permitieron registrar especies crípticas, de hábitos nocturnos y de difícil registro como el puercoespín de cola negra (*Coendou melanurus*) y la rata espinosa (*Mesomys hispidus*, especie pequeña no incluida en el listado por ser < 2 kg). Ambas especies fueron registradas haciendo uso de los racimos y hojas de *Mauritia flexuosa* en el dosel como lugar de refugio o madriguera. Está bien documentado que esta palma no solo es una fuente importante de alimento para las especies que habitan estos bosques, sino que también muchas otras la utilizan como refugio. En este sentido se destacan algunas aves psitácidas (González 2003, Brightsmith 2005), o en el caso de los mamíferos, los monos nocturnos del género *Aotus* (Aquino y Encarnación 1986, Bodmer *et al.* 1999). Sin embargo, es la primera vez que se registra este tipo de uso por parte de mamíferos de difícil registro como el puercoespín de cola negra.

Especies amenazadas

Seis de las especies observadas se encuentran catalogadas en alguna categoría de riesgo de extinción. En general, sus principales amenazas están relacionadas con la cacería de subsistencia (Peres 2000, Peres y Palacios 2007), así como el deterioro

ambiental y fragmentación del hábitat (Rodríguez *et al.* 2006). Además, dentro de sus características particulares se destacan su gran tamaño como en *Tapirus terrestris* y *Tayassu pecari* (Bodmer y Brooks 1997) y sus aparentemente bajas densidades como en *Atelocynus microtis* (Ayure y González-Maya 2014). También algunas pertenecen a grupos considerados sensibles como los grandes felinos y primates (*Puma concolor*, *Panthera onca* y *Lagothrix lagothricha*) con grandes requerimientos de hábitat (Di Fiore 2003, Stevenson 2006, Payan-Garrido y Soto-Vargas 2012). La presencia y frecuencia de ocurrencia de estas especies en la zona, sugiere que la comunidad de mamíferos se encuentra en un buen estado de conservación. Probablemente la región conserva muchas de las características ecológicas y del hábitat original, por lo tanto se convierte en un lugar de suma importancia para el mantenimiento de las poblaciones a largo plazo.

Conclusiones

La importancia de los cananguchales para la mastofauna puede ser comparable con otros ecosistemas de palmares inundables, como los dominados por las palmas *Copernicia alba*, *Bactris glaucescens*, *B. riparia*, *Attalea princeps* y *Syagrus sancona* en Bolivia (Sarmiento *et al.* 2016), o los morichales de la Orinoquia en Colombia y Venezuela (Trujillo y Mosquera-Guerra 2016, Cabrera *et al.* 2016). Estos sitios constituyen un mosaico de lugares importantes para los mamíferos, debido a que proveen áreas de refugio, alimentación y zonas de paso entre las distintas formaciones vegetales. En nuestro caso, el cananguchal estudiado y sus áreas aledañas albergan una importante riqueza de especies de mamíferos medianos y grandes. Estas especies ocupan la mayoría de gremios tróficos, desempeñando importantes funciones ecológicas



F. Trujillo

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

dentro del ecosistema. Esta situación sirve como medida indirecta del buen estado de conservación de la zona de estudio, ya que muchas de las especies registradas se caracterizan por poseer grandes requerimientos de hábitat. En este sentido, la zona de estudio ofrece las condiciones ideales para investigar de manera más detallada procesos evolutivos, ecológicos y relacionados con la interacción entre especies, gracias que se conservan gran parte de las condiciones ecológicas primarias del bosque. De igual forma, la presencia de especies amenazadas, hace a la zona de estudio un importante sitio para el mantenimiento y conservación de los mamíferos amazónicos.

Bibliografía

- Acevedo-Quintero, J. F. y J. G. Zamora-Ábrego. 2014. Riqueza de especies y estructura trófica de la familia Phyllostomidae (Chiroptera) en un cananguchal de la Amazonia colombiana. *Notas Mastozoológicas* 1 (2): 28-31.
- Acevedo-Quintero, J. F. y J. G. Zamora-Ábrego. 2016. Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical* 64 (1): 5-15.
- Acosta, H., J. A. Cabrera y J. Miraña. 1994. Aportes al conocimiento de *Tapirus terrestris* en el Parque Nacional Natural Cahuiarí (Amazonas-Colombia). Informe Técnico. Unidad Administrativa Especial de Parques Nacionales Naturales, Bogotá. 22 pp.
- Álvarez-Romero, J. y R. A. Medellín. 2005. *Odocoileus virginianus*. Vertebrados superiores exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto U020. México. D.F. 6 pp.
- Andrade, G. I. 2013. El Morichal: pieza clave del mosaico socio-ecológico. Pp. 9-10. *En*: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), *Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Aquino, R. 2005. Alimentación de mamíferos de caza en los «aguajales» de la Reserva Nacional de Pacaya-Samiria (Iquitos, Perú). *Revista peruana de biología* 12 (3): 417-425.
- Aquino, R., y F. Encarnación. 1986. Population structure of *Aotus nancymai* (Cebidae: Primates) in Peruvian Amazon lowland forest. *American Journal of Primatology* 11 (1): 1-7.
- Aquino, R. y A. Calle. 2003. Evaluación del estado de conservación de los mamíferos de caza: Un modelo comparativo en comunidades de la Reserva Nacional Pacaya Samiria (Loreto, Perú). *Revista peruana de biología* 10 (2): 163-174.
- Ayure, S. y J. González-Maya. 2014. Registro notable del Perro de Orejas Cortas *Atelocynus microtis* (Carnívora: Canidae) en el trapecio amazónico, Colombia. *Notas Mastozoológicas* 1 (1): 6-7.
- Beck, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the neotropics. *Journal of Mammalogy* 87: 519-530.
- Bodmer, R. E. 1990. Fruit patch size and frugivory in the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *Journal of Zoology* 222: 121-128.
- Bodmer, R. E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* 23: 165-174.
- Bodmer, R. E. y D. M. Brooks. 1997. Status and action plan of the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). Pp. 46-56. *En*: Brooks, D. M., R. E. Bodmer y S. Matola (Eds.), *Tapirs-Status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Bodmer, R. E., R. Aquino y P. Puertas. 1999. Game animals, palms and people of the flooded forests: Management, considerations for the Pacaya - Samiria National Reserve, Perú. Pp. 217-231. *En*: Padoch, C., J. M. Ayres, M. Pinedo-Vasquez y M. Hendersc (Eds.), *Várzea, diversity, development, and conservation of amazonas whitewater floodplains*. The New York Botanical Garden, New York.
- Borgoft-Pedersen, H. y H. Balslev. 1993. Palmas útiles. Especies ecuatorianas para agroforestería y extractivismo. Ediciones Abya-Yala. Quito. 158 pp.
- Brewer, S. W. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos* 92: 245-255.
- Brightsmith, D. J. 2005. Parrot nesting in southeastern Peru: seasonal patterns and keystone trees. *The Wilson Bulletin* 117 (3): 296-305.
- Brown, J. H., B. P. Kotler y W. A. Mitchell. 1994. Foraging, theory, patch use, and the structure of a Negev desert granivore community. *Ecology* 75 (8): 2286-2300.
- Cabrera, H., A. Ferrer, O. Herrera-Trujillo, V. C. Malavé-Moreno y M. Lentino. 2016. Aves y mamíferos asociados a ecosistemas de morichal en Venezuela. Pp. 8-9. *En*: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, canangunchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Capera-Moreno, V. H. 2012. Caracterización de la avifauna en un bosque de *Mauritia flexuosa* L.f. de la Amazonia colombiana. Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 32 pp.
- Castillo-Ayala, C. 2002. Situación actual del conocimiento de los mamíferos voladores (Orden Chiroptera) en la cuenca del bajo río Caquetá (Amazonas). Informe de Consultoría. Conservación Internacional, Bogotá. 7 pp.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B, Biological Sciences* 345: 101-118.
- Defler, T. 1989a. Recorrido y uso del espacio en un grupo de *Lagothrix lagothricha* (Primates: Cebidae) mono lanudo churucó en la Amazonia colombiana. *Trianea* 3: 183-205.
- Defler, T. 1989b. The status and some ecology of primates in the Colombian Amazon. *Primate Conservation* 10: 51-55.
- Defler, T. y S. Defler. 1996. Diet of a group of *Lagothrix lagothricha lagothricha* in southeastern Colombia. *International Journal of Primatology* 17 (2): 161-190.
- Di Fiore, A. 2003. Ranging behavior and foraging ecology of lowland woolly monkey (*Lagothrix lagothricha poeppigii*) in Yasuni National Park, Ecuador. *Journal of Primatology* 59: 47-66.
- Dirzo, R. 2001. Plant-mammal interactions: Lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation. Pp. 319-335. *En*: Huntly, N. J. y S. Levin (Eds.), *Ecology: Achievement and challenge*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Eisenberg, J. F. 1989. Mammals of the Neotropics. Vol. 1. The northern neotropics: Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana. University of Chicago Press, Chicago. 449 pp.
- Emmons, L. H. y F. Feer. 1999. Mamíferos de los bosques húmedos de América tropical: Una guía de campo. Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra. 300 pp.
- Estes, J., J. Terborgh, J. Brashares, M. Power, J. Berger, W. Bond, S. Carpenter, T. Essington, R. Holt, J. Jackson, R. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. Paine, E. Pickett, W. Ripple, S. Sandin, M. Scheffer, T. Schoener, J. Shurin, A. Sinclair, M. Soulé, R. Virtanen y D. A. Wardle. 2012. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* 333: 301-306.
- Galeano, A., L. E. Urrego, M. Sánchez y M. C. Penuela. 2015. Environmental drivers for regeneration of *Mauritia flexuosa* L.f. in Colombian Amazonian swamp forest. *Aquatic Botany* 123: 47-53.

SEGUNDA PARTE



F. Trujillo

- Gardner, A. L. 2008. Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. University of Chicago Press, Chicago. 690 pp.
- González, J. A. 2003. Harvesting, local trade, and conservation of parrots in the Northeastern Peruvian Amazon. *Biological Conservation* 114 (3): 437-446.
- Gordon, C. E. 2000. The coexistence of species. *Revista chilena de historia natural* 73 (1): 175-198.
- Gotelli, N. J. y R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Haugaasen, T. y C. A. Peres. 2005. Primate assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *American Journal of Primatology* 67 (2): 243-258.
- Hershkovitz, P. 1961. On the South American small-eared zorro *Atelocynus microtis* Sclater (Canidae). *Fieldiana Zoology* 39: 505-523.
- IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales). 2010-2012. Datos sistema de información nacional ambiental. Leticia, Colombia. En: <http://institucional.ideam.gov.co/jsp/clima49>
- IUCN. 2014. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 18 enero 2014.
- Jiménez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151-161.
- Kahn, F., K. Mejía, F. Moussa y D. Gómez 1993. *Mauritia flexuosa* (Palmae): La más acuática de las palmeras amazónicas. Pp. 287-308. En: Kahn, F., León, B. y K. Young (Eds.), *Las plantas vasculares en las aguas continentales del Perú*. IFEA, Lima.
- Kiltie, R. A. 1981. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: Why white-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica* 13: 141-145.
- Koester, A. D., C. Azevedo, A. Vogliotti y J. M. B. Duarte. 2008. Ocorrência de *Atelocynus microtis* (Sclater, 1882) na Floresta Nacional do Jamari, estado de Rondônia. *Biota Neotropica* 8 (4): 231-234.
- Leite-Pitman, R. L., H. Beck y P. M. Velasco. 2003. Mamíferos terrestres y arbóreos de la selva baja de la Amazonia Peruana; entre los ríos Manu y Alto Purús. Pp. 109-122. En: Álvarez, P., N. Pitman y R. Leite-Pitman (Eds.), *Alto Purús: Biodiversidad, conservación y manejo*. Center for Tropical Conservation, Nicholas school of the environment, Duke University. Lima.
- Leite-Pitman, R. y L. Williams. 2011. *Atelocynus microtis*. La Lista Roja de la UICN de Especies Amenazadas. Versión 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Consultado el 14 de enero 2016.
- Machado-Allison, A., L. M. Mesa y C. A. Lasso. 2013. Peces de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia colombo-venezolana: una aproximación a su conocimiento, uso y conservación. Pp. 289-334. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), *Morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- MADS. 2014. Resolución 0192 de 2014. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. República de Colombia. Bogotá.
- Maffei, L., E. Cuéllar y A. J. Noss. 2004. One thousand jaguars in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa-Iya National Park. *Journal of Zoology of London* 262: 295-304.
- Maldonado, A. M. 2012. Hunting by Tikunas in the Southern Colombian Amazon. Assessing the impact of subsistence hunting by Tikunas on game species in Amacayacu National Park, Colombian Amazon. Saarbrücken, Germany: LAP Lambert Academic Publishing GmbH & Co. KG. 235 pp.
- Maldonado, A. M. y M. R. Peck. 2014. Research and in situ conservation of owl monkeys enhances environmental law enforcement at the Colombian-Peruvian border. *American Journal of Primatology* 76 (7): 658-669.
- Maldonado, A. M. y T. Lafon. 2015. Fundación Entropika's dataset of visual detections of primates at the Colombian-Peruvian Amazonian border (2005-2015). *Global Biodiversity Information Facility*, [Dataset], doi:10.15468/27uumu.
- Mendieta-Aguilar, G., L. F. Pacheco y A. I. Roldán. 2015. Dispersión de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) por frugívoros terrestres en Laguna Azul, Beni, Bolivia. *Acta Amazónica* 45 (1): 45 - 56.
- Michalski, F. 2010. The bush dog *Speothos venaticus* and short-eared dog *Atelocynus microtis* in a fragmented landscape in southern Amazonia. *Oryx* 44: 300-300.
- Monroy-Vilchis, O., M. Zarco-González, C. Rodríguez-Soto, L. Soria-Díaz y V. Urios. 2011. Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchitla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical* 59 (1): 373-383.
- Montenegro, O. y M. Romero. 1999. Murciélagos del sector sur de la Serranía de Chiribiquete, Caquetá, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 641-649.
- Payán-Garrido, E. y C. Soto-Vargas. 2012. Los Felinos de Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Panthera Colombia. Bogotá. 48 pp.
- Payán, E. y S. Escudero-Páez. 2015. Densidad de jaguares (*Panthera onca*) y abundancia de grandes mamíferos terrestres en un área no-protegida del Amazonas colombiano. Pp. 223 - 240. En: Payán, E., C. A. Lasso y C. Castaño-Urbe (Eds.), *I. Conservación de grandes vertebrados en áreas no protegidas de Colombia, Venezuela y Brasil*. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, D. C., Colombia.
- Peres, C. A. 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation Biology* 14: 240-253.
- Peres, C. y C. Baider. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13: 595-616.
- Peres, C. A. y E. Palacios. 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39: 304-315.
- Rentería, S. I. 1996. Oferta de las especies vegetales promisorias de la Amazonia, Tomo II: El ají (*Capsicum sinense* Jacq.), el guamo largo (*Inga edulis* Martius), el moriche (*Mauritia flexuosa* Linnaeus f.), el anón amazónico (*Rollinia mucosa* (Jacq.) Baill.), el maraco (*Theobroma bicolor* H. & B.) y el copoazu (*Theobroma grandiflorum* Will. ex Spreng.). Instituto SINCHI. Informe preliminar. 78 pp.
- Rodríguez, J. M., M. Alberico, F. Trujillo y J. Jorgenson. 2006. Libro rojo de los mamíferos de Colombia. Colombia. Conservación Internacional Colombia, Bogotá. 430 pp.
- Rovero, F., M. Tobler y J. Sanderson. 2010. Camera trapping for inventorying terrestrial vertebrates. Pp. 100-128. En: Eymann, J. D., C. Häuser, J. C. Monje, Y. Samyn y D. Van den Spiegel (Eds.), *Manual on field recording techniques and protocols for all taxa biodiversity inventories and monitoring*. Belgium Focal Point to the Global Taxonomy Initiative. Brussels, Belgium.
- Ruiz, S. L., E. Sánchez, E. Tabares, A. Prieto, J. C. Arias, R. Gómez, D. Castellanos, P. García y L. Rodríguez. (Eds.). 2007. Diversidad biológica y cultural del sur de la Amazonia colombiana - Diagnóstico. Bogotá-Colombia: Corpoamazonia, Instituto Humboldt, Instituto Sinchi, UAESPNN, Bogotá. 636 pp.
- Salvador, S., M. Clavero y R. Leite-Pitman. 2011. Large mammal species richness and habitat use in an upper Amazonian forest used for ecotourism. *Mammalian Biology* 76 (2): 115-123.
- Sánchez-Londoño, J. D. 2006. Aproximación al estado de conservación de la comunidad de grandes mamíferos en el sur

SEGUNDA PARTE

- del Parque Nacional Natural Amacayacu, Amazonas, Colombia. Tesis de pregrado. Universidad de Antioquia. Medellín. 56 pp.
- Sarmiento, J., M. Moraes R., L. F. Aguirre y R. Specht. 2016. Vertebrados de Espíritu, un palmar estacionalmente inundable de Bolivia. *Pp. ¿? En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.*
 - Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185 (4145): 27-39.
 - Silman, M. R., J. W. Terborgh, y R. A. Kiltie. 2003. Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed-predator. *Ecology* 84: 431-438.
 - Silva, G. S. y M. Tabarelli. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa martius* (Arecaceae) in a remnant of Atlantic Forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica* 22: 259-268.
 - Silvius, K. M. y J. M. V. Fragoso. 2002. Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm seed predation by bruchid beetles in the northern Amazon. *Journal of Ecology* 90: 1024-1032.
 - Sioli, H. 1975. River Ecology. *Whitton Ecology Studies* 2: 461-468.
 - Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
 - Solari, S. Y. Muñoz-Saba, J. V. Rodríguez-Mahecha, T. R. Defler, H. E. Ramírez-Chaves y F. Trujillo. 2013. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20 (2): 301-365.
 - Stat Soft Inc. 2007. STATISTICA (Data analysis software system) versión 8.0 www.statsoft.com.
 - Stevenson, P. R. 2006. Activity and ranging patterns of Colombian woolly monkeys in north-western Amazonia. *Primates* 47: 239-247.
 - Tobler, M. W., S. E. Carrillo-Percegué, R. Leite-Pitman, R. Mares y G. Powell. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11 (3): 169-178.
 - Trujillo, F. y F. Mosquera-Guerra. 2016. Caracterización, uso y manejo de la mastofauna asociada a los morichales de los Llanos Orientales colombianos. *Pp. ¿? En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.*
 - Urrego, L., A. Galeano M. Sanchez y M. C. Peñuela. 2013. Paleoecología, ecología y etnobotánica de los cananguchales de la Amazonia colombiana. Pp. 218-246. *En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), Morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.*



Sotobosque de un cananguchal en el Trapecio Amazónico. Foto: J. F. Acevedo-Quintero



9. FLORISTIC DIVERSITY OF *Mauritia flexuosa* WETLANDS IN THE BRAZILIAN AMAZON

John Ethan Householder & Florian Wittmann

Abstract

Prior investigation of *Mauritia flexuosa* wetlands (MFWs) has emphasized the ecology and exploitation of the habitat's dominant canopy vegetation - *M. flexuosa*. This focus has tended to reinforce the impression of a homogenous MFW vegetation community; a prevailing perception that stands unquestioned.

Here we report on quantitative vegetation surveys conducted in 19 MFWs of the Brazilian Amazon. We document a rich flora including >700 species of tree, shrub, and herb growth forms. Understory herbs and small woody vegetation accrue new species at faster rates than large canopy trees, but species accumulation curves exhibit no sign of leveling for any growth form. Most species are very rare, with nearly two-thirds of species documented in only a single MFW.

Initial findings indicate underappreciated patterns of heterogeneity and complexity in MFW vegetation communities, most certainly linked to the habitat's vast extent and environmental variability. Common perceptions of MFWs as

homogenous, mono-specific communities may need reassessment. Clearly, a broad range of species are able to establish and grow in MFWs – an extreme abiotic condition in the Amazon. In this sense, further understanding of which species occupy MFWs, their traits, distributions, and evolutionary/biogeographic relationships is relevant to intractable questions regarding Amazonian biodiversity as a whole.

Keywords. Buriti. Buritizal. Mono-dominance. Palm swamp. Peat.

Introduction

Mauritia flexuosa (Arecaceae) ranks amongst the most abundant and widespread tree species in the Amazon, estimated to account for ~1.5 billion stems (ter Steege *et al.* 2013). These individuals overwhelmingly occur in mono-dominant *M. flexuosa* wetlands (MFWs), or buritizais, as they are known in Brazil. Canopy dominance in MFWs is attributed to the permanently waterlogged site conditions – a distinctive hydro-edaphic feature in the Amazon where patterns of wetland biodiversity and function are mostly understood in terms of flood/dry cycles of

SEGUNDA PARTE

J. E. Householder

seasonal river floodwaters (i. e., the flood pulse, Junk *et al.* 2011).

MFWs are ubiquitous on the Amazonian landscape, but there is high uncertainty of their spatial extent. Junk *et al.* (2013) estimated up to 10 million ha of MFWs for all tropical South America, but up to 5 million ha may occur in the Peruvian Amazon alone (BIODAMAZ 2004). No specific coverage estimates are available for Brazil, but the country accounts for the majority (~68%) of the habitat's Amazonian range. What is clear is that MFWs cover a vast area of the basin, a condition that seems to have endured throughout most of the Amazon's evolutionary history. According to fossil evidence, MFWs have been a distinctive and dynamic feature of northern South America since at least the Paleocene and the current wide distribution of MFW habitat is likely to be a contraction of its original, ancient range, rather than recent expansion (Rull 1998).

For decades, research on Amazonian MFWs has centered on the ecology and exploitation of *M. flexuosa* itself (Padoch 1988, Hada *et al.* 2013). More recently, however, increased interest in the habitat is an outgrowth of its recognized importance in global carbon fluxes (Householder *et al.* 2012, Draper *et al.* 2014), paleoecology (Householder *et al.* 2015), wildlife ecology (Brightsmith 2005, Tobler *et al.* 2010), plant community ecology (Pitman *et al.* 2014), floristic diversity (Householder *et al.* 2010), biogeography (de Lima *et al.* 2014, Householder *et al.* in press), genetic resources (Van Dam *et al.* 2010) and associated non-timber forest products (Maruenda *et al.* 2013). Despite the relevance of MFWs to diverse areas of basic and applied scientific inquiry, even

base-line data of vegetation communities is still mostly lacking, confounding recent investigation. This deficit is particularly evident in the Brazilian Amazon. For example, in an exhaustive literature review of 196 Brazilian freshwater wetland tree inventories, Amazonian MFWs are conspicuously absent (Wittmann *et al.* in review). Even in the largest Amazonian tree-plot network collated to date, of the total sampled wetland area in Brazil (227 ha) MFWs account for less than half of one percent (ter Steege *et al.* 2013).

Despite decades of research aimed specifically at MFW habitat, large knowledge gaps still remain. To begin filling this knowledge gap, here we provide a report on ongoing expeditionary and exploratory research focused on the floristic diversity of MFWs in the Brazilian Amazon. Within this region, we examine patterns of species richness and distribution of herbaceous and woody vegetation.

Material and methods

Sampling

From 2011 to 2014 we quantitatively sampled the vegetation of 19 MFWs in the Brazilian Amazon, targeting a broad geographical area and a wide spectrum of hydro-edaphic and geomorphological conditions (Figure 1, Table 1). To sample vegetation we installed 0.18 – 0.4 ha plots consisting of 100 m² nested subplots placed at ~100 m intervals following straight-line transects. We sampled: (1) large-stemmed woody individuals (dbh >10 cm) in linear 100 m² (50 x 2-m) subplots, (2) small-stemmed woody individuals (dbh <10 cm and height >1 m) in nested 50 m² (25 x 2 m) subplots positioned on the center of its companion 100 m² subplot, and (3)

herbaceous plants in two 1 x 1 m subplots centered on each endpoint of the 50 m² subplot. Species abundances were measured as the number of stems for woody species, and percent cover for herbaceous species. Voucher specimens were collected for all species, with fertile material deposited in the Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Additionally, all metadata and annotation history, as well as associated images from the field and herbarium are openly available for all species through the Digital Herbarium of the Andes-Amazon Atrium Biodiversity Information System (<http://atrium.andesamazon.org>) under the project entitled “Aguajal Project”. We assessed

patterns of floristic diversity for each type of nested subplot separately, and for the combined dataset.

Results and discussion

Patterns of Floristic Diversity

Canopy Dominance

In the 19 MFWs we sampled a total of 3178 large-stemmed woody individuals (dbh > 10 cm) which comprised the mid and upper canopy levels. Expectedly, *M. flexuosa* was the most dominant canopy species in terms of abundance. In the average MFW this single species accounted for 68% of large stems. As a consequence,

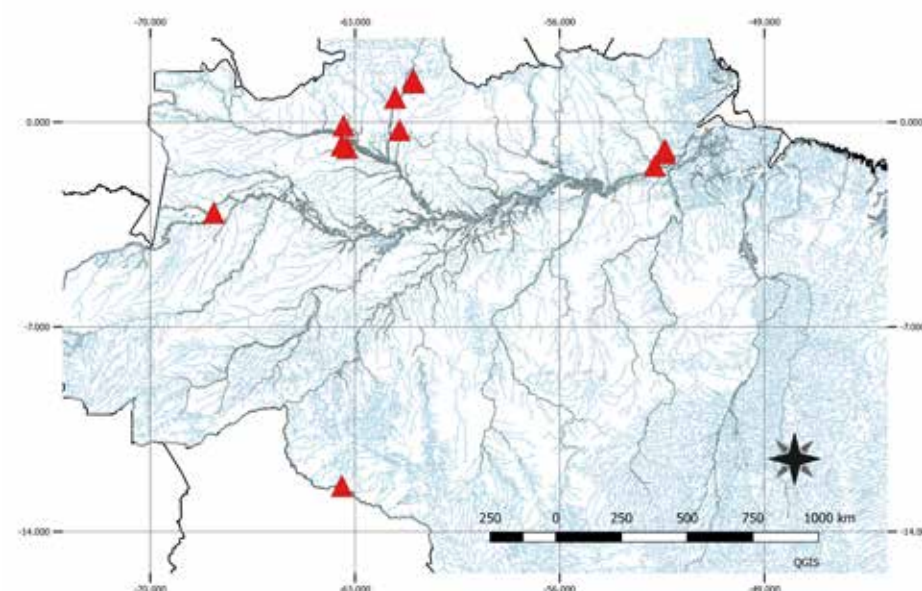


Figure 1. Locations of 19 Brazilian study sites overlaid on top of the Amazonian river network. Several site locations overlap and are not visible.

SEGUNDA PARTE

J. E. Householder

Table 1. Major macro-habitats, geomorphology, hydro-edaphic environment and uses of MFWs in the Brazilian Amazon. Sampling was conducted in all macrohabitats and most geomorphological classes, as indicated with “*”.

Macro Habitat	Geomorphology	Hydro-Edaphic Environment	Use
Terra* Firme	Usually small (1ha < x < 50ha) extents in: 1- * Topographical lows following sinuous black water creeks (i.e., “baixios”). 2- Base of hills or tepuis with lateral ground water flow from uplands (seeps or springs).	<i>Water source:</i> In 1 and 2, mostly local rains and ground water flow. <i>Hydrology:</i> In 1 and 2, permanently saturated soils with shallow (<2m), floods after rain. <i>Substrate:</i> In 1 and 2, mostly clayey sometimes with shallow peat (< 1m).	Swimming/recreation, fruit pulp, wild game hunting.
Várzea * Floodplains (white-water)	Small to vast extents (1ha < x < 1000's ha) in: 1- * Distal floodplain margins of pulsing rivers, in topographical lows. Often associated with impermeable underlying strata. 2- * Tidally influenced river islands and deltas (i.e., tidal várzea) near the mouth of the Amazon river.	<i>Water source:</i> In 1, mostly local rains, and ground water flow (seeps and creeks). In 2, from river water. <i>Hydrology:</i> In 1, permanently saturated soils with shallow (<2m) flooding after rain. In 2, twice-daily tidally-induced river floods of freshwater. <i>Substrate:</i> In 1, clayey silts, but often with deeper peat deposits (1 – 9m). In 2, mostly silty clays.	Grazing, fruit pulp, wild game hunting, rice farming, gold mining (Peru).

Table 1. Continuation.

Macro Habitat	Geomorphology	Hydro-Edaphic Environment	Use
Igapo * Floodplains (Black-or Clear-water)	Small to vast extents in: 1- * Distal floodplain margins of pulsing rivers, in topographical lows. 2- * Interfluvial wetland complexes in Rio Negro basin. 3- * Along river margins in headwaters.	<i>Water source:</i> In 1 and 2, mostly local rains, or ground water flow (seeps, creeks, or high water table). In 3, river water. <i>Hydrology:</i> In 1 and 2, permanently saturated soils with shallow (<2m) flooding after rain. In 3, potentially more seasonal flooding, but water depth ~2m for much of the year. <i>Substrate:</i> In 1 and 2, clays and silts, but sometimes with shallow peat deposits (1-2m). In 3, mostly sands and silts because of higher water velocity.	Extraction of ornamental fish: the cardinal (<i>Paracheirodon axelrodi</i>) and green neon tetras (<i>P. simulans</i>).
Climatic * Savanahs	*Mostly small extents along riparian areas (i.e., “veredas”) and lake margins.	<i>Water source:</i> Local rains, or ground water flow (seeps, creeks, or high water table). <i>Hydrology:</i> Permanently saturated soils with shallow flooding (<2m) after rain. <i>Substrate:</i> Highly variable locally, from very sandy to very clayey.	Grazing, fruit pulp, natural fire breaks for agricultural fields.

SEGUNDA PARTE

canopy vegetation (> 10 cm dbh) slowly accrued new species and accounted for the smallest portion of MFW richness (Figure 2a & b).

The second most abundant large-stemmed species in individual MFWs accounted for, on average, 10% of large stems, ranging between 2 and 29% among wetlands. Some of these abundant species might be considered as co-dominants. Using a 10% cutoff for species' relative local abundance, canopy co-dominants included a handful of species, including *Campnosperma gummiferum* (Anacardiaceae), *Euterpre precatoria* (Arecaceae), *Luehea* sp. (Malvaceae), *Macrolobium* sp. (Fabaceae), *Qualea* sp. (Vochysiaceae), *Virola* sp. (Myristaceae), and two species of *Clusia* (Clusiaceae). While these 8 species achieved co-dominance locally, at the

scale of the entire study region none were co-dominant in more than a single MFW. In fact, 3 co-dominants were documented in only a single MFW, and only *E. precatoria* occurred in up to 4 sites (~20% of plots). In sum, our results indicate that besides *M. flexuosa* itself, canopy dominants in MFWs reveal substantial variability across broad spatial scales.

Compositional Complexity

The MFW vegetation community is broadly considered to be floristically depauperate. This is generally ascribed to environmental adversity which strongly filters species from the regional pool, mainly on the basis of their tolerance to waterlogging. The compositional corollary of this is the expectation that a small set of predictable, specialist species comprise MFWs. While these prevailing notions are

useful in some respects, they do not satisfactorily explain the patterns we observed at the broad spatial scales examined here. In the 19 MFWs we documented a surprising total of 725 species, with accumulation curves showing no sign of leveling (Figure 2a). The great majority of these species (62%) were documented in only a

single wetland. Only fifteen species (2%) occurred in over a third of sites; only three occurred in slightly over half. What is clear is that, far from the small community of habitat specialists predicted by conventional paradigm, MFW vegetation communities exhibit considerable compositional complexity.

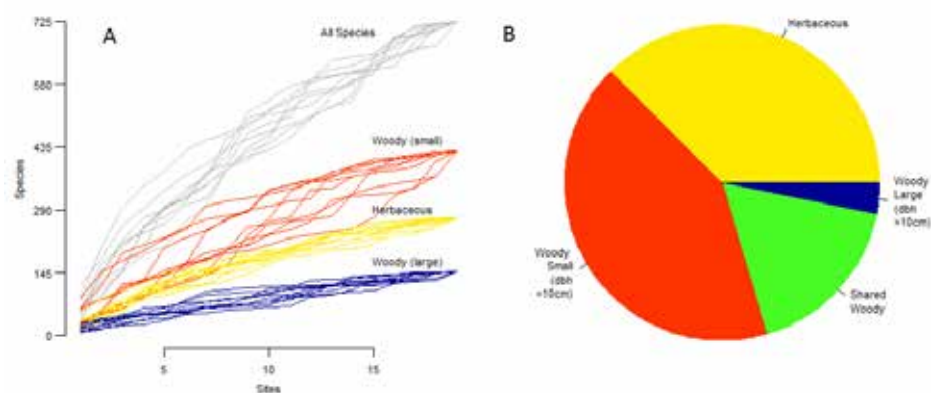


Figure 2. Species richness patterns of herbaceous and woody (large- and small-stemmed) vegetation classes. Species accumulation curves (a), were calculated based on 10 random draws from each respective vegetation class (colored), or the combined community (grey). The pie chart (b) indicates relative contributions of each vegetation class to total richness. The green slice indicates the proportion of woody species found in both small- and large-stemmed size classes.



Figure 3. *Mauritia flexuosa* wetlands are always associated with hydromorphic substrates. In contrast to the strong flood seasonality of most Amazonian wetlands, vegetation communities in MFWs are inundated year-round, or nearly so. Flooded conditions often present many difficulties for researchers, complicating even simple tasks, like walking. This may be one reason why MFW plant communities are so poorly documented. Perennial flooding also inhibits the complete decomposition of vegetation-derived organic material and peat deposits may development. Indeed, the deepest and most extensive peats in the Amazon are associated with *M. flexuosa*. The identification and mapping of these carbon-dense wetlands is a necessary first step to understanding their role in global carbon fluxes and climate, a top research priority. The photos show researchers working in MFWs presenting large peat deposits, located along the Cuiuni River, Brazil (top), the Amazonas River, Brazil (middle), and the Madre de Dios River, Peru (bottom). Photos: J. E. Householder.

J. E. Householder

SEGUNDA PARTE

While permanent waterlogging is a common filter in all MFWs (Figure 3), an additional set of local filters includes substrate conditions, water chemistry and flooding depth, which all vary greatly among MFWs— substrates range from sand to clay and peat; water levels range from subsurface saturation to ~2m deep; and soil nutrient conditions vary by orders of magnitude. As such, environmental filtering along strong abiotic gradients may be one source of floristic diversity. As abiotic conditions in MFWs are often at the limits of what many vascular plants can tolerate, even small local environmental differences may translate to great compositional change.

Another likely source of floristic variation stems from the habitat's vast distribution and broad spectrum of geomorphological settings in which it can occur (Figure 4, Table 1). For example, throughout the Amazon, MFWs are found in all major habitats, including *terra firme*, várzea (white water floodplains), and *igapó* (black and clear water floodplains). They even form transitions with white-sand heath, or *campina* (*M. flexuosa* transitions with sister species *Mauritia carana* (Arecaceae) in white-sand habitat). In this sense, MFWs recruit species from vegetation communities of a nearly complete sampling of all major Amazonian habitats. Such “spillover” further contributes to regional MFW diversity.

High Understory Richness

Small-stemmed woody vegetation accounted for the largest fraction of MFW richness (42%), and accrued new species at the highest rate (Figure 2a & b). This may be due to the extremely high density of small stems in MFWs, accounting for the majority (73%, $n = 8838$) of woody individuals

(Figure 4 bottom right). While a small proportion of these small-stemmed, understory individuals also achieved larger diameter stems (> 10 cm dbh), corresponding to mid and upper canopy levels, the great majority (70%) were entirely restricted to the understory (Figure 2b).

Similar to understory woody vegetation, we encountered a rich herbaceous community, accounting for 38% of MFW species richness. Most herbaceous species in MFWs are rooted and emergent above the maximum water level fluctuation. In contrast, submerged and floating aquatics are relatively rare, however the former can become locally dominant along black-water canals where *M. flexuosa* dominates. Taken together, ~80% of MFW diversity is restricted to the understory, nearly equally divided between small-statured woody vegetation and herbs. This stands in stark contrast to surrounding Amazonian forests, where most of the plant diversity resides in mid and upper canopy levels and produces closed-canopy forests with dark understories. In MFWs, the straight boles and limited crown spread of *M. flexuosa* generate substantial variability in regards to understory sunlight. This diversity of light conditions probably permits a rich and distinct understory community to thrive in MFWs, despite waterlogged conditions.

Conclusions

Despite decades of research targeting *M. flexuosa* in the Amazon, our understanding of the MFW vegetation community is still lacking. Partial blame is that MFWs are absent from most floristic inventory programs. When included, standardized sampling protocols may consistently under sample MFW floristic diversity – understory species account for



Figure 4. A selection of photos demonstrating some of the environmental, geomorphological, and structural variability of sampled MFWs. Clockwise from the top left photo: (top left) MFW associated with black water igapo along the Xixuau river of the Rio Negro region. *Mauritia flexuosa* is abundant in the headwaters regions of many black water rivers, which remain virtually unexplored. (Top right) vereda or gallery-type MFW along a small creek in the Boa Vista savannahs, Roraima. In dry savannah regions these gallery-type MFWs can support a large complement of regional plant diversity because of high local humidity; (bottom right) *baixio*-type MFW in terra firme uplands Maraca Island, Roraima. The photo illustrates the high light conditions and high density of understory shrub and herbaceous vegetation typical of most MFWs; (bottom left) a peat forming MFW (~2m organic depth) in the floodplains of the Paru River in Amapá, Eastern Amazonia. Fire has been used by local ranchers to clear understory vegetation, leaving only adult stems of *M. flexuosa* and an impoverished understory community. Photos: J. E. Householder.

~80% of MFW floristic diversity, smaller in size than the minimum cutoffs most commonly used for Amazonian forests. Our data further indicate that the prevailing perception of MFWs as comprised of a small set of dominant habitat specialists

across broad spatial scales needs revision. Rather, a wide range of species and families are thriving in MFWs – an environmentally extreme and ubiquitous Amazonian habitat. In this sense, a fuller understanding of which species, their

J. E. Householder

SEGUNDA PARTE

traits, distributions, and evolutionary/biogeographic histories will undoubtedly shed new light on enduring questions of Amazonian biodiversity as a whole.

Literature cited

- BIODAMAZ. 2004. Diversidad de vegetación de la Amazonia Peruana expresada en un mosaico de imágenes de satélite. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana-IIAP. Technical Document No. 12. 74 pp.
- BrightSmith, D. 2005. Parrot nesting in the southeastern Peru: Seasonal patterns and keystone trees. *Wilson Bulletin* 117: 296-305.
- de Lima, N. E., M. S. Lima-Ribeiro, C. F. Tinoco, L. C. Terribile y R. G. Collevatti. 2014. Phylogeography and ecological niche modelling, coupled with the fossil pollen record, unravel the demographic history of a Neotropical swamp palm through the Quaternary. *Journal of Biogeography* 41: 673-686.
- Draper, F., K. Roucoux, I. Lawson, E. T. A. Mitchard, E. N. H. Coronado, O. Lâteñoja, L. T. Montenegro, E. V. Sandoval, R. Zárate y T. Baker. 2014. *Environmental Research Letters* 9: 124017.
- Hada, A. R., B. W. Nelson, S. S. Alfaia, L. L. Hess, R. C. de Pinho, J. Livio Pedreira, I. Uliana Perez y R. P. Miller. 2013. Resource stock, traditional uses and economic potential of the buriti palm (*Mauritia flexuosa* L.) in wetlands of the Araça Indigenous Area, Roraima. *Wetlands Ecology and Management* 1-22.
- Householder, J. E., J. P. Janovec, A. Balarezo Mozambite, J. Huinga Maceda, J. Wells, R. Valega, H. Maruenda y E. Christenson. 2010. Diversity, natural history and conservation of *Vanilla* (Orchidaceae) in Amazonian wetlands of Peru. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 4: 227-243.
- Householder, J. E., J. P. Janovec, M. Tobler, S. Page y O. Lâteñoja. 2012. Peatlands of the Madre de Dios River of Peru: Distribution, Geomorphology and Habitat Diversity. *Wetlands* 32: 359-368.
- Householder, J. E., F. Wittmann, M. Tobler y J. P. Janovec. 2015. Montane bias in lowland Amazonian peatlands: plant assembly on heterogeneous landscapes and potential significance to palynological interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 423: 138-148.
- Householder, J. E., J. P. Janovec, M. Tobler y F. Wittmann. *in press*. A diversity of biogeographies in an extreme Amazonian wetland habitat. In: Myster, R. (Ed.), *Forest structure, function and dynamics in Western Amazonia*. Wiley & sons.
- Junk, W., M. T. F. Piedade, J. Schöngart, M. Cohn-Haft, M. Adeney y F. Wittmann. 2011. A classification of major naturally-occurring Amazonian wetlands. *Wetlands* 31: 623-640.
- Junk W., M. T. F. Piedade, R. Lourival, F. Wittmann, P. Kandus, L. D. Lacerda, R. L. Bozelli, F. A. Esteves, C. Nunes da Cunha, L. Maltchik, J. Schöngart, Y. Schaeffer-Novelli y A. A. Agostinho. 2013. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 5-22.
- Maruenda, H., M. del Lujan Vico, J. E. Householder, J. P. Janovec, C. Cañari, A. Naka y A. E. Gonzalez. 2013. Exploration of Vanilla pompon from the Peruvian Amazon as a potential source of vanilla essence: Quantification of phenolics by HPLC-DAD. *Food Chemistry* 138: 161-167.
- Padoch, C. 1988. Aguaje (*Mauritia flexuosa*) in the economy of Iquitos, Peru. *Advances in Economic Botany* 6: 214-224.
- Pitman, N. C. A., J. E. G. Andino, M. Aulestia, C. E. Cerón, D. A. Neill, W. Palacios, G. Rivas-Torres, M. Silman y J. W. Terborgh. 2014. Distribution and abundance of tree species in swamp forests of Amazonian Ecuador. *Ecography* 37: 1-14.
- Rull, V. 1998. Biogeographical and evolutionary considerations of *Mauritia* (Arecaceae), based on palynological evidence. *Review of Palaeobotany and Palynology* 100: 109-122.
- Steege, H., N. C. A. Pitman y M. Silman. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342: 1243092.
- Tobler, M., J. P. Janovec y F. Cornejo. 2010. Frugivory and seed dispersal by the lowland tapir *Tapirus terrestris* in the Peruvian Amazon. *Biotropica* 42: 215-222.
- Van Dam, A. R., J. E. Householder y P. Lubinsky. 2010. *Vanilla bicolor* Lindl. (Orchidaceae) from the Peruvian Amazon: autofertilization in *Vanilla* and notes on floral phenology. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57: 473-480.



J. E. Householder



XXXXXXX



10. LOS PALMARES EN ECOSISTEMAS INUNDABLES DE LA AMAZONIA PERUANA: BAJO UCAYALI Y EL ALTO HUALLAGA

Ángel Martín Rodríguez del Castillo, Nandy Macedo Vásquez, María de Fátima Sánchez Márquez, Sandro De la Roca Sánchez, Jean-Christophe Pintaud † y Kember Mejía Carhuanca

Resumen

Se reportan los datos de evaluaciones de comunidades de palmeras que se encuentran en zonas inundables del bajo río Ucayali y el alto río Huallaga. En el alto Huallaga, la vegetación de tierras bajas está dominada por bosques de quebrada irregularmente inundados durante la estación lluviosa, y por bosques sobre suelos aluviales inundados anualmente por el río Huallaga, con presencia de especies como *Astrocaryum carnosum*, *Euterpe precatoria* y *Oenocarpus mapora* entre otros. Por otro lado, en el bajo Ucayali, los bosques de quebrada, en las terrazas medias, inundadas por el agua de escorrentía, son dominados por pocas especies, estos bosques son conocidos como sacha aguajales. En los bosques sobre suelos aluviales se encuentran comunidades de palmeras como los shapajales (*Attalea huebneri*), huicungales (*Astrocaryum chonta*) y yarinales (*Phytelephas tenuicaulis*). En las áreas pantanosas destacan por su extensión los aguajales, formaciones densas de *Mauritia flexuosa*; mixtas con huasai (*Euterpe* spp.) y varias especies de latifoliadas, también

hay otras agrupaciones de palmeras menos extensas en las orillas de los cursos de agua, conocidas como los manchales de huiririma (*Astrocaryum jauari*) y/o los ñejillales (*Bactris riparia*).

Palabras clave. Amazonia andina. Diversidad. Palmeras.

Introducción

En la naturaleza no existen clases definidas de vegetación y las condiciones ecológicas variadas pueden combinarse de cualquier manera. Por ello, solo es posible hacer una aproximación somera de clasificación, que resulta en una abstracción y simplificación de la realidad (Encarnación 1985, 1993, Kalliola *et al.* 1993). Las palmeras constituyen un grupo muy importante del componente florístico tanto en bosques inundados como de tierra firme. La composición florística y la estructura de los bosques inundables amazónicos están determinadas por los patrones de inundación, el tipo de agua de inundación, el tipo de sustrato y la acidez del agua (Kahn y Mejía 1990, 1991), y

SEGUNDA PARTE

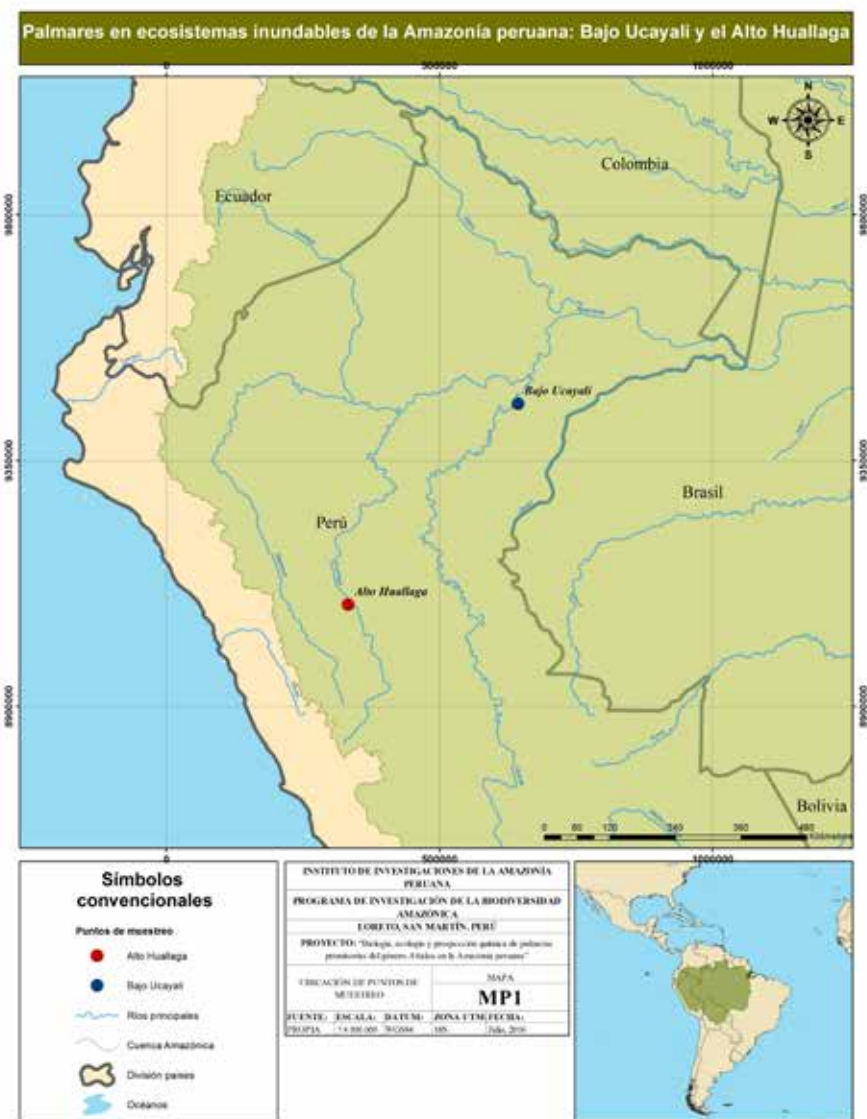


Figura 1. Mapa de los palmares en ecosistemas inundables de la Amazonia peruana. Bajo Ucayali y el alto Huallaga.

es en estos bosques, donde los aguajales constituyen complejos pantanosos de difícil delimitación.

En el presente trabajo se muestra información sobre la diversidad y abundancia de las especies de palmeras que habitan los ecosistemas inundables en los valles de los ríos Ucayali y Huallaga, en la Amazonia peruana (Figura 1).

Bosques amazónicos inundables y las palmeras

Los ecosistemas forestales inundables cubren extensas áreas en la Amazonia peruana (Lopez-Parodi y Freitas 1990, ONERN 1975, Salo *et al.* 1986). En los valles de las tierras bajas de los principales ríos están diversificados y constituyen un mosaico vegetacional complejo (Encarnación 1985), mientras que en los valles de



Figura 2. Individuo adulto de *Attalea huebneri*. Foto: N.Macedo.

las tierras altas, son más bien homogéneos y difieren de los bosques de altura por su composición florística, fisonomía y estructura (Granville 1976, Kahn y Castro 1985, Oldeman 1974). Las palmeras se encuentran en todos los bosques de la cuenca amazónica; las formas arborescentes grandes son frecuentes en los suelos inundados o hidromórficos, en donde usualmente forman poblaciones densas. Algunas de estas especies están relacionadas con la dinámica fluvial y con las propiedades del agua (carga de sedimentos, acidez), como fue reportado por Spruce (1871). La familia Arecaceae constituye también un grupo importante en estos bosques pues contribuye con aproximadamente el 12,6% de la abundancia y dominancia de estos bosques (Freitas 1996).

Palmeras en bosques inundables en el bajo Ucayali (Kahn y Mejía 1991, Macedo 2016)

En el bosque de suelos aluviales (restinga), se encuentran 11 especies en 1 ha (Tabla 1). De ellas, cinco representan el 98,9% de la comunidad: *Astrocaryum chonta*, *Phytelphas tenuicaulis*, *Attalea huebneri* (Figura 2), *Bactris bifida* y *Geonoma acaulis*. Sobre los 10 m de altura la densidad de palmeras es muy baja (0,3%) y muy alta entre 1-10 m (353 palmeras/0,1 ha, 50,2% de la comunidad). *Astrocaryum chonta* y *P. tenuicaulis*, especies mono y multicaules, respectivamente, dominan el estrato de 1-10 m; ambas especies raramente alcanzan más de 10 m de altura. La densidad de palmeras menores a 1 m de altura es alta (49,5% de la comunidad), a pesar de la inundación prolongada de 3 a 4 meses al año.

En los bosques permanentemente inundados (aguajales), se encuentran 11 especies en 1 ha muestreada. Entre ellas,



Á. M. Rodríguez del Castillo

SEGUNDA PARTE



Figura 3. Individuo adulto de *Mauritia flexuosa*. Foto: J. C. Pintaud.

cuatro especies representan el 90,2% de la comunidad de palmeras (sobre 1 m de altura) incluyen a *Mauritia flexuosa* (Figura 3), *Geonoma acaulis*, *Oenocarpus mapora* y *Euterpe precatoria*. El dosel de estos bosques empantanados está esencialmente compuesto por *M. flexuosa*. La densidad de las palmeras sobre los 10 m es alta, con 207 palmeras por hectárea. El área basal de las palmeras representa el 55% del área basal total (31,1 m²/ha), con 336 troncos, incluyendo 230 *M. flexuosa* (138 adultos y 92 troncos jóvenes). La densidad de las palmeras en el sotobosque (1-10 m) es de 98 palmeras/0,1 ha; la mitad de ellas son juveniles acaules y con tronco de *M. flexuosa*. La densidad de *Astrocaryum chonta* y *Attalea huebneri* (Figura 2) es muy baja, a pesar que ambas son especies dominantes en los bancos de sedimento



Figura 4. Inflorescencia de *Bactris concinna*. Foto: Á. M. Rodríguez del Castillo.

(restingas) que limitan la depresión empantanada de *M. flexuosa*. Sin embargo, *Phytelephas tenuicaulis*, también abundante en las “restingas” cercanas, está ausente en la depresión.

En los bosques periódicamente inundados por aguas negras (conocidos localmente como tahuampa), la riqueza de palmeras es baja, en esta comunidad ocurren especies de palmeras que crecen en sus formas acaules, trepadoras y caulinare, asociaciones de palmeras con y sin espinas. Las especies más comunes son *Astrocaryum jauari*, una palmera arborescente multicaule, que alcanza hasta 20 m de altura, *Bactris riparia*, *B. concinna* (Figuras 4 y 5) y *B. maraja* (Figura 6) multicaules, que son palmeras pequeñas menores a 10 m de altura. Estas especies cespitosas



Figura 5. Hábitat de *Bactris concinna*. Foto: Á. M. Rodríguez del Castillo.



Figura 6. Inflorescencia y frutos de *Bactris maraja*. Foto: Á. M. Rodríguez del Castillo.

constituyen matas densas en áreas pequeñas. Otras especies que se registran son *Geonoma acaulis*, *Desmoncus horridus*, *Astrocaryum chonta*, *Bactris bidentula*, *B. brongniartii* y *B. corosilla*.

Tabla 1. Comparación específica de las comunidades de palmeras en el bajo Ucayali.

Bosques periódicamente inundados sobre suelos aluviales	Bosque permanentemente inundado	Bosques periódicamente inundados por aguas negras
<i>Astrocaryum chonta</i>	<i>Astrocaryum chonta</i>	<i>Astrocaryum javarense</i>
<i>Attalea huebneri</i>	<i>Attalea huebneri</i>	<i>Astrocaryum jauari</i>
<i>Bactris bifida</i>	<i>Bactris bifida</i>	<i>Bactris bidentula</i>
<i>Bactris maraja</i>	<i>Bactris maraja</i>	<i>Bactris brongniartii</i>
<i>Bactris monticola</i>	<i>Bactris monticola</i>	<i>Bactris concinna</i>
<i>Desmoncus polyacanthos</i>	<i>Desmoncus polyacanthos</i>	<i>Bactris corosilla</i>
<i>Euterpe precatoria</i>	<i>Euterpe precatoria</i>	<i>Bactris maraja</i>
<i>Geonoma acaulis</i>	<i>Geonoma acaulis</i>	<i>Bactris riparia</i>
<i>Oenocarpus mapora</i>	<i>Mauritia flexuosa</i>	<i>Desmoncus horridus</i>
<i>Phytelephas tenuicalis</i>	<i>Oenocarpus mapora</i>	<i>Geonoma acaulis</i>
<i>Socratea exorrhiza</i>	<i>Socratea exorrhiza</i>	-



Á. M. Rodríguez del Castillo

SEGUNDA PARTE

Palmeras en bosques inundables en el alto Huallaga Ucayali (Kahn y Mejía 1991)

En los bosques de quebrada se registran 15 especies (Tabla 2). La densidad por cada especie es acumulada en 1,6 ha. Nueve de ellas representan el 93,7% de la comunidad: *Geonoma brongniartii*, *Oenocarpus bataua*, *Euterpe precatoria* (Figura 7), *Geonoma macrostachys*, *Oenocarpus mapora*, *Socratea exorrhiza*, *Iriartea deltoidea*, *Wettinia augusta* y *Mauritia flexuosa*. La densidad de las palmeras sobre los 10 m de altura es baja (1,6% de la comunidad).

En los bosques en suelos aluviales periódicamente inundados, habitan 15 especies en 0,4 ha estudiadas (Tabla 2). Entre ellas, cuatro constituyen el 86% de la comunidad: *Astrocaryum carnosum*,

Euterpe precatoria, *Oenocarpus mapora* y *Geonoma macrostachys*. *Astrocaryum macrocalyx* (Figura 8) es la especie dominante en el sotobosque. La densidad de palmeras sobre los 10 m de altura es baja (0,7% de la comunidad). Se puede encontrar también *Socratea exorrhiza*, palmera bastante cosmopolita, presente también en los otros ecosistemas inundables antes mencionados (Figura 9) y *Attalea moorei* (Figura 10), especie muy utilizada para construcción en toda su área de distribución a lo largo del río Huallaga.

Aspectos ecológicos de las palmeras

Un aspecto importante del estudio de un determinado taxón es conocer características ecológicas que permitan identificar y describir el hábitat en el cual se desarrollan. La diversidad morfológica de las palmeras está en función a un rango



Figura 7. Individuo adulto de *Euterpe precatoria*. Foto: J. C. Pintaud.



Figura 8. Frutos de *Astrocaryum macrocalyx*. Foto: Á. M. Rodríguez del Castillo.



Á. M. Rodríguez del Castillo



Figura 9. Individuo adulto de *Socratea exorrhiza*. Foto: J. C. Pintaud.



Figura 10. Comunidad de *Attalea moorei*. Foto: Á. M. Rodríguez del Castillo.

extenso de adaptaciones y comportamientos ecológicos (Kahn y Granville 1992). Las palmeras son componentes conspicuos e importantes para diferentes tipos de vegetación en el trópico y subtrópico, llegando incluso a ser componentes

Tabla 2. Composición específica de las comunidades de palmeras en el alto Huallaga.

Bosque de quebrada	Bosque periódicamente inundado sobre suelos aluviales
<i>Astrocaryum carnosum</i>	<i>Astrocaryum carnosum</i>
<i>Bactris maraja</i>	<i>Attalea moorei</i>
<i>Bactris</i> sp.	<i>Bactris</i> sp.
<i>Chamaedorea lanceolata</i>	<i>Chamaedorea lanceolata</i>
<i>Desmoncus</i> sp.	<i>Chelyocarpus ulei</i>
<i>Euterpe precatoria</i>	<i>Euterpe precatoria</i>
<i>Geonoma acaulis</i>	<i>Geonoma acaulis</i>
<i>Geonoma brongniartii</i>	<i>Geonoma macrostachys</i>
<i>Geonoma macrostachys</i>	<i>Geonoma maxima</i>
<i>Iriartea deltoidea</i>	<i>Iriartea deltoidea</i>
<i>Mauritia flexuosa</i>	<i>Mauritia flexuosa</i>
<i>Oenocarpus bataua</i>	<i>Oenocarpus bataua</i>
<i>Oenocarpus mapora</i>	<i>Oenocarpus mapora</i>
<i>Socratea exorrhiza</i>	<i>Phytelephas macrocarpa</i>
<i>Wettinia augusta</i>	<i>Socratea exorrhiza</i>

SEGUNDA PARTE



A. M. Rodríguez del Castillo

principales de algunos tipos de vegetación (Uhl y Dransfield 1987). En la Amazonia peruana, los estudios en palmeras han sido orientados principalmente a la taxonomía y etnobotánica, y por mucho tiempo se dejó de lado el estudio sobre los aspectos ecológicos, estos últimos han sido orientados mayormente hacia la especie *Mauritia flexuosa* “aguaje”, debido principalmente a su importancia socio-económica y ecológica en el paisaje amazónico. En la cuenca baja del río Ucayali esta especie forma extensiones grandes muy densas, en algunos casos casi monoespecífica, sobre suelos pantanosos. Estos suelos son turbera compuestas por los

sedimentos que deja la inundación de las aguas del río Ucayali y el material biológico, (restos de las grandes hojas de la palmera) en distintos estados de degradación. En la cuenca del río Huallaga, los palmerales extensos son formaciones con *M. flexuosa*, *Oenocarpus bataua*, *Iriarte deltoidea*, como especies dominantes.

En los pequeños valles de las tierras altas no inundables, los suelos, constituidos por un podzol gleyco, son inundados temporalmente por la acumulación del agua de las lluvias y de la escorrentía; en estos ambientes *M. flexuosa*, *O. bataua* y *E. precatoria* son especies dominantes.

Tabla 3. Palmeras útiles en los bosques inundables de la Amazonia peruana.

Especie	Nombre común	Parte usada	Utilización
<i>Astrocaryum carnosum</i>	Huicungo	Endosperma inmaduro	Comestible
<i>Astrocaryum jauari</i>	Huiririma	Endosperma inmaduro	Comestible, aceite
<i>Astrocaryum javarense</i>	Huicungo	Endosperma inmaduro	Comestible
<i>Attalea huebneri</i>	Shapaja	Endospermo inmaduro, hojas	Comestible, techado
<i>Attalea moorei</i>	Shapaja	Endospermo inmaduro, hojas	Comestible, techado
<i>Bactris maraja</i>	Nejila	Frutos (mesocarpio)	Comestible
<i>Bactris concinna</i>	Nejila	Frutos (mesocarpio)	Comestible
<i>Desmoncus polyacanthos</i>	Cashavara	Estípites	Esteras
<i>Euterpe precatoria</i>	Huasái	Hojas tiernas, estípites	Comestible, construcción
<i>Iriarte deltoidea</i>	Huacrapona	Estípites	Pisos, paredes
<i>Mauritia flexuosa</i>	Aguaje	Fruto (mesocarpio), estipe, hoja	Comestible, almidón, construcción
<i>Oenocarpus bataua</i>	Ungurahui	Frutos (mesocarpio)	Comestible, aceite
<i>Oenocarpus mapora</i>	Sinamilllo	Fruto, peciolo	Bebidas, utensilios domésticos
<i>Socratea exorrhiza</i>	Cashapona	Estipe pisos, paredes.	Construcción

En los últimos años se han desarrollado estudios ecológicos de palmeras a nivel de comunidades, los que han estado dirigidos a evaluar patrones de distribución espacial a diferentes escalas, patrones de riqueza en relación a factores ambientales, patrones de dispersión, así como al conocimiento del hábitat de comunidades de palmeras en sitios poco explorados (Mejía 1993, Vacalla 2003, Kristiansen *et al.* 2009, 2011, 2012, Balslev *et al.* 2010). Estos estudios han estado enfocados frecuentemente en especies que además tienen un particular interés económico o por el uso que brinda a las comunidades humanas (Tabla 3).

Conclusiones

La diversidad de palmeras, en los ecosistemas inundables en la zona occidental de la Amazonia peruana (Huallaga) es baja, con relación a la diversidad que se puede encontrar en las tierras no inundables de esta región.

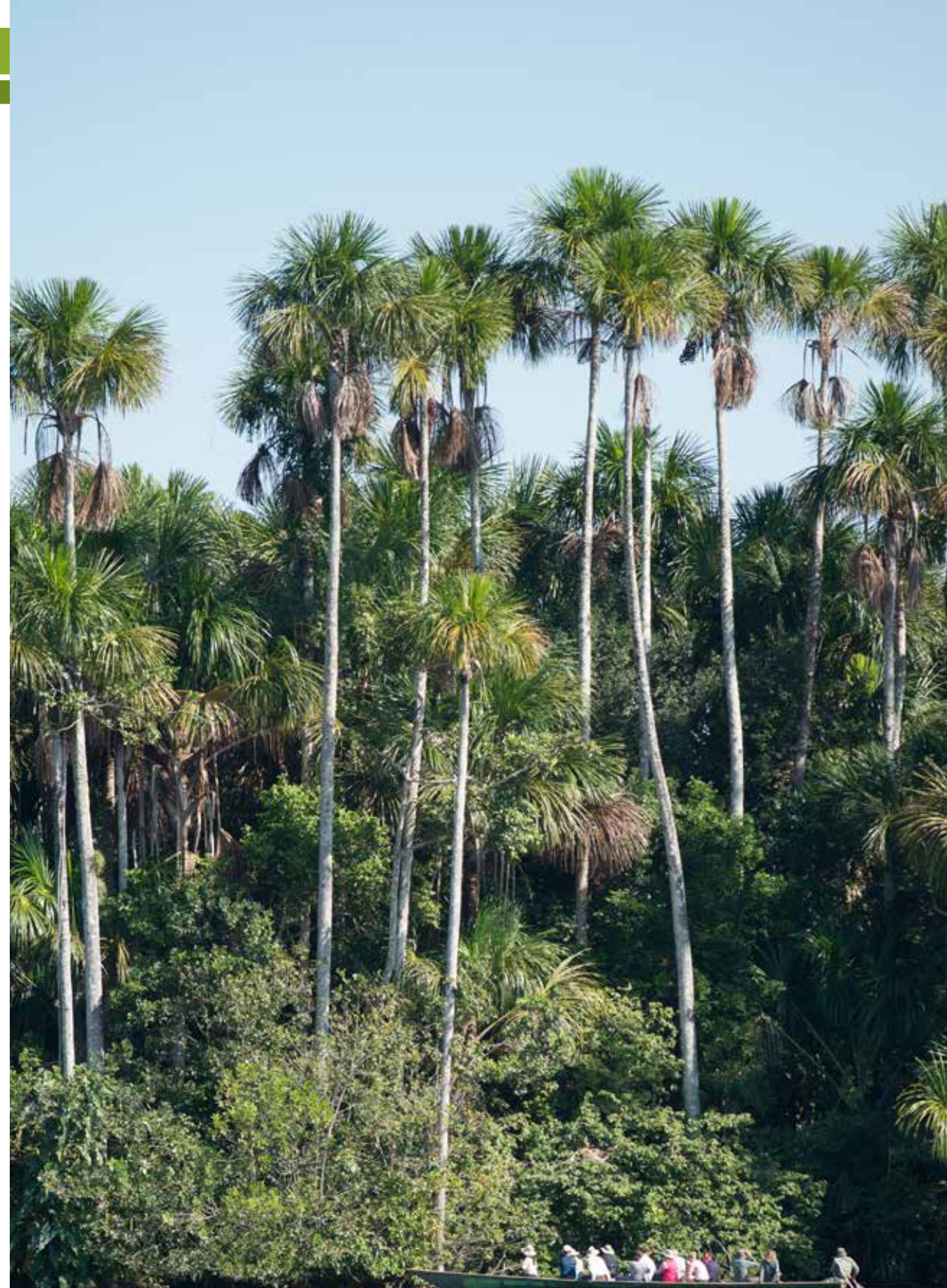
Las especies arborecentes, *Mauritia flexuosa*, *Euterpe precatoria* y *Oenocarpus bataua*, son dominantes en las diversas formaciones de palmerales en los ecosistemas inundables de la zona oriental, mientras que otras especies, como *Astrocaryum jauari* y las especies de *Bactris* spp forman parches no muy extensos, conocidos como “huiririmales” y “ñejillales”. Catorce especies son utilizadas por las poblaciones rurales. La población rural consume el endospermo o el mesocarpio de los frutos, a excepción de los de *I. deltoidea* y *S. exorrhiza*, el estípites de estas dos últimas especies son más bien utilizadas en la construcción de las viviendas tradicionales, ya sea para los pisos para las paredes de las casas.

Bibliografía

- Balslev, H., W. Eiserhardt, T. Kristiansen y D. Pedersen. 2010. Palms and palm communities in the upper Ucayali river valley - little-known region in the Amazon basin. *Department of Biological, Science, Aarhus University* 54 (2): 57-72.
- Encarnación, F. 1985. Introducción a la flora y vegetación de la Amazonia peruana. Estado actual de los estudios, medio natural y ensayo de claves de determinación de las formaciones vegetales en la llanura amazónica. *Candollea* 40 (1): 237-252.
- Encarnación, F. 1993. El bosque y las formaciones vegetales en la llanura amazónica del Perú. *Alma Mater* 6: 93 - 114.
- Freitas, L. A. 1996. Caracterización florística de cuatro comunidades boscosas de terraza baja en la zona de Jenaro Herrera, Amazonia Peruana. Documento técnico N° 26. IIAP. Perú. 77 pp.
- Granville, J. J. 1976. Notes guyanaises: quelques forêts sur le Grand Inini. *Cahiers ORSTOM Série Biologie* XI: 23-34.
- Kahn, F. y A. Castro. 1985. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 17: 210-216.
- Kahn, F. y K. Mejía. 1990. Palm communities in wetland forest ecosystems of Peruvian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 33/34: 169-179.
- Kahn, F. y K. Mejía. 1991. Las comunidades de palmeras en los ecosistemas forestales inundables de la Amazonia peruana. *Folia Amazónica* 3: 49-60.
- Kahn, F. y J.-J. de Granville. 1992. Palms in Forest Ecosystems of Amazonia. *Ecological Studies*. Springer Verlag. 226 pp.
- Kalliola, K., M. Puhakka y W. Danjoy. 1993. Amazonia peruana: vegetación húmeda tropical en el llano subandino. Proyecto Amazonia, Universidad de Turku. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales. Perú. 265 pp.
- Kristiansen, T., J.-C. Svenning, C. Grández, J. Salo y H. Balslev. 2009. Commonness of Amazonian palm (Arecaceae) species: patterns, cross-scale links, and potential determinants. *Acta Oecologica* 35: 554-562. doi:10.1016/j.actao.2009.05.001

SEGUNDA PARTE

- Kristiansen, T., J.-C. Svenning, D. Peder- sen, W. L. Eiserhardt, C. Grández y H. Bals- lev. 2011. Local and regional palm (Arec- aceae) species richness patterns and their cross-scale determinants in the western Amazon. *Journal of Ecology* 99: 1001-1015. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01834.x
- Kristiansen, T., J.-C. Svenning, W. L. Ei- serhardt, D. Pedersen, H. Brix, S. M. Kris- tiansen, M. Knadel, C. Grández y H. Bals- lev. 2012. Environment versus dispersal in the assembly of western Amazon palm communities. *Journal of Biogeography* 39: 1.318-1.332.
- Lopez-Parodi, J. y D. Freitas. 1990. Geo- graphical aspects of Forested Wetlands in the lower Ucayali (Peruvian Amazonia). *Forest Ecology and Management* 33-34 (1-4): 157-168.
- Macedo, N. 2016. Caracterización morfoló- gica y ecológica de dos poblaciones de *Atta- lea huebneri* Burret, en la cuenca baja del río Ucayali, Loreto-Perú. Tesis de pregra- do, Universidad Nacional de la Amazonia Peruana. Facultad de Ciencias Forestales, Escuela de formación profesional de Inge- niería en Ecología de Bosques Tropicales. Perú. 132 pp.
- Mejía, K. 1993. Ecología y utilización de las palmeras: seminario de ecología, educa- ción y desarrollo para la Amazonía. Facultad de Ciencias Forestales. Iquitos, Perú. 4 pp.
- Oldeman, R. A. A. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. *Mémoires ORSTOM* 73: 1-204.
- ONERN. 1975. Inventario, evaluación e integración de los recursos naturales de la zona de Iquitos, Nauta, Requena y Colonia Angamos. ONERN, Lima.
- Salo, J., R. Kalliola, I. Häkkinen, Y. Mäki- nen, P. Niemelä, M. Puhakka y P. D. Coley. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322: 254-258.
- Spruce, R. 1871. *Palmae Amazonicae. Botanical Journal of the Linnean Society* 11: 65-183.
- Uhl, N. y J. Dransfield. 1987. *Genera pal- marum. A classification of palms, Based on the Work of Harold E. Moore, Jr.* Allen Press, Lawrence, Kansas. 610 pp.
- Vacalla, F. 2003. Inventario de la diver- sidad de palmeras en el arboretum "El Huayo" del centro de investigación y ense- ñanza forestal – Puerto Almendras". Tesis para optar el título de Ingeniero Forestal. Universidad Nacional de la Amazonia Pe- ruana, Facultad de Ingeniería Forestal. Iquitos-Perú. 84 pp.



Lago Sandoval, aguajal amazónico. Foto: ITA-Inkaterra.



Y. Quinteros



11. ECOLOGÍA, USO Y CONSERVACIÓN DE LOS AGUAJALES EN EL ALTO MAYO, SAN MARTÍN. UN ESTUDIO SOBRE LAS CONCENTRACIONES DE *Mauritia flexuosa* EN LA SELVA PERUANA

Yakov Quinteros, Fernando Roca A. y Viviana Quinteros

Resumen

Los ecosistemas amazónicos son el resultado de procesos de selección natural que permitieron la adaptación de especies genéticamente resistentes y adaptadas al medio. *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) “aguaje”, ha desarrollado un conjunto de adaptaciones que le permiten ser la especie más abundante e importante para las poblaciones humanas en ecosistemas amazónicos. Su distribución en la cuenca amazónica es muy extensa, pudiendo ser encontrada en suelos permanente o temporalmente inundados. En el Perú, los territorios donde esta palmera predomina son denominados “aguajales” y se encuentran principalmente en la várzea. Sin embargo, en las provincias de Rioja y Moyobamba (Alto Mayo – San Martín), a una altitud promedio de 860 m s.n.m. en el piedemonte andino, también es posible encontrar extensas formaciones naturales de aguajales con características muy particulares. La dependencia de uso de esta especie es muy grande no solo para la fauna típica sino también para las poblaciones humanas, quienes aprovechan todas las partes de la planta manifestando de esta manera su diversidad cultural. El

presente artículo describe una de estas concentraciones ubicadas en zonas de bosque cordillerano nororiental (Posic, Rioja) en la Amazonia peruana, su importancia, estrategias de conservación y aprovechamiento del recurso por los grupos humanos que habitan estos territorios.

Palabras clave. Alto Mayo. Aguaje. Arecaceae. Posic. Usos.

Introducción

La familia Arecaceae está formada por aproximadamente 200 géneros y 1.500 especies de palmeras para todo el mundo (Uhl y Dransfield 1987, Henderson *et al.* 1995). Por su parte Dransfield *et al.* (2005) sostienen que en el Neotrópico crecen de forma silvestre alrededor de 790 especies de palmeras y que las zonas neotropicales más ricas se encuentran en los territorios del Chocó en Colombia y en el Istmo Mesoamericano de Panamá y Costa Rica (Bjorholm *et al.* 2005).

Suramérica aparece como uno de los mayores centros de riqueza para esta familia, ya que cuenta con cuatro de las cinco subfamilias de palmeras reportadas para el mundo: Calamoideae, Arecoideae,

SEGUNDA PARTE



Y. Quinteros

Coryphoideae y Ceroxyloideae. Tres tribus y subtribus son endémicas o sub-endémicas de América del Sur: Mauritiinae, Phytelpeheae y Leopoldinieae (Dransfield *et al.* 2005). Pintaud *et al.* (2006) reportaron 459 especies de palmeras representadas por 50 géneros. En el Perú, la familia Arecaceae es reconocida con 33 géneros y 155 especies (Brako y Zaruchhi 1993), además de contar con nueve endemismos agrupados en seis géneros (Millán 2006).

Muchas de las especies presentes en el continente suramericano encuentran relación con palmeras africanas. Moore (1973) planteó la hipótesis de que especies de palmeras nativas africanas tengan sus descendientes en América del Sur. A la vez que, Pennington y Dick (2004) sostienen que la similitud de las especies puede deberse a migraciones que ocurrieron hasta el fin del Paleoceno (55 millones de años), mientras que Dransfield y Uhl (1986) comprobaron que los diferentes tipos de hábitats donde se desarrollan las especies de palmeras influyen de manera directa en cambios en la forma de los frutos y que en realidad puede tratarse de una sola especie con fenotipos diferentes.

La subfamilia Calamoideae, tribu Lepidocaryeae incluye una subtribu africana (Ancistrophyllinae) y otra suramericana (Mauritiinae); además de una subtribu que se encuentra en ambos continentes (Raphiinae) (Henderson *et al.* 1995). La presencia de Mauritiinae en América del Sur es de gran antigüedad y es el único grupo de la subfamilia Calamoideae en tener como característica principal las hojas palmadas (Baker *et al.* 2000).

El género *Mauritia* comprende sólo dos especies, la ampliamente distribuida *Mauritia flexuosa* y *Mauritia carana* que

se encuentra mayormente al este del río Madeira y en las cuencas de los ríos Negro y Nanay en Perú (Goulding y Smith 2007). *Mauritia flexuosa* es una palmera que ocupa el estrato alto del dosel, adaptada a suelos permanentemente inundados, de tronco simple, con flores dióicas y hojas perennes palmadas (Santelli *et al.* 2009). En estado natural logra alcanzar hasta 40 metros de altura y llega a su primera fructificación a la edad vegetativa de ocho años (Villachica 1996). Sus estructuras reproductivas sobrepasan los dos metros de largo y en fase de producción son estimados un promedio 4.000 frutos por planta al año (Villalobos 1994). Su pulpa es amarilla, carnosa y comestible y está recubierta por escamas extremadamente duras de color rojizo cuando maduras (Henderson *et al.* 1995).

González-B. (1987) expone que el centro de especiación de *M. flexuosa* y en general del género *Mauritia* se encuentra reportado en la cuenca amazónica, desde donde mostró un desplazamiento gradual a las regiones bajas y mal drenadas, restringiéndose su distribución a la zona tropical de Suramérica, más específicamente, a las cuencas de la Amazonia y la Orinoquia (Galeano 1992, Caro 2008).

Mauritia flexuosa es la palmera con la distribución más amplia de las especies restringidas a hábitats acuáticos en Suramérica (Goulding y Smith 2007). Se encuentra desde el piedemonte oriental de los Andes hasta la costa atlántica (Kahn *et al.* 1993). En el Perú, las extensas zonas inundables donde desarrolla *M. flexuosa* son conocidas como “aguajales”, ecosistemas con gran valor ecológico y base de las cadenas alimentarias de los trópicos (Del Castillo *et al.* 2006, Machado-Allison *et al.* 2013). Entre otras funciones resaltantes

que son atribuidas a este ecosistema se encuentran la protección que brinda a los cauces de agua permanente, conservación de la biodiversidad y como sumidero de carbono (Coradin y Lleras 1988, Padoch 1988, Ponce *et al.* 2000, Rojas *et al.* 2001, Del Castillo *et al.* 2006, Freitas *et al.* 2006, Manzi y Coomes 2009, Gilmore *et al.* 2013, Isaza *et al.* 2013, Mendieta-Aguilar *et al.* 2015). A pesar de su importancia, los frutos son cosechados de manera insostenible (Holm *et al.* 2008, Manzi y Coomes 2009) lo que se evidencia en impactos sobre comunidades sensibles como las de vertebrados que dependen directamente de este recurso para su dieta (Moegenbur y Levey 2003).

En el Perú existen más de cinco millones de hectáreas de aguajales (del Castillo *et al.* 2006), distribuidos principalmente en San Martín, Huánuco, Madre de Dios, Cusco, Loreto, Ucayali y Pasco (Kahn y Moussa 1994, Brako y Zarucchi 1993, Vásquez-Ocmín *et al.* 2009).

A pesar de todas las dificultades para la conservación de los aguajales en varias regiones de la Amazonia peruana, en el distrito de Posic (Provincia de Rioja), aún es posible encontrar territorios de bosques temporalmente inundables que son aprovechados por las familias propietarias con la finalidad de conservar el ecosistema y de diversificar su economía. El presente artículo describe una de estas concentraciones (relictos) ubicadas en el piedemonte del bosque cordillerano nor oriental en la región San Martín, estrategias de conservación y el aprovechamiento del recurso por los grupos humanos que habitan estos territorios.

El objetivo del estudio fue caracterizar una población de aguaje ubicada en zonas

de bosque cordillerano nororiental, en la Amazonia peruana, así como identificar las estrategias utilizadas en el manejo del aguajal.

Materiales y métodos

Zona de estudio

La región San Martín se ubica en la zona septentrional-central del Perú en territorios esencialmente de selva alta, aunque hacia el oeste algunos sectores de esta región colindan con el flanco oriental del relieve andino (UNODC 2014). La fisiografía irregular de la región da como resultado la presencia de condiciones climáticas heterogéneas que varían principalmente con la altitud, la precipitación y la época del año. La zona del alto Mayo se ubica en sectores de colinas altas donde el clima es ligeramente húmedo y semi-cálido con temperaturas promedio anual de 24°C y precipitaciones que sobrepasan los 1.500 mm anuales (Figura 1). Estas características hacen de San Martín una de las regiones más importantes y diversas de la cuenca amazónica peruana por lo que es considerada como la región verde del país.

En los últimos veinte años la región ha sufrido muchos cambios, sobre todo en lo que respecta al uso de los suelos, siendo la agricultura, caza y silvicultura las actividades que concentran el 30% del PBI regional (Carranza *et al.* 2012). Su área boscosa ha disminuido considerablemente, siendo que en el periodo 2005–2010 fueron deforestadas 117.727 hectáreas (GORESAM 2013), afectando directamente a los bosques, suelos, al recurso hídrico y sobre todo a las especies nativas que han visto sus poblaciones disminuir considerablemente en los últimos años. El cambio de uso del suelo se dirige/enfoca principalmente para el

SEGUNDA PARTE



Y. Quinteros



Figura 1. Ingreso a la zona de aguajales en Posic-Rioja, San Martín. Foto: Y. Quinteros.

establecimiento de granjas, espacio para el pastoreo de ganado vacuno y sobre todo para el establecimiento de cultivos de arroz, café y cacao (Figura 2).

La zona del alto Mayo es de suma importancia para la conservación de los ecosistemas amazónicos ya que es allí donde nace el río Mayo, principal afluente del



Figura 2. Zona deforestada para el establecimiento de parcelas de arroz en los alrededores del aguajal de la familia Vásquez. Foto: Y. Quinteros.

Huallaga y este a su vez tributario del Amazonas. En el alto Mayo se han reportado 1.277 especies de plantas (42 especies de orquídeas), siendo 86 de ellas nuevos registros para la zona y 18 para el Perú (Dillon y Sánchez 2002). En esta diversa zona, se encuentran ubicadas concentraciones de aguajales de piedemonte andino con características muy particulares ya que su composición florística y estructural es diferente a la de los aguajales que se encuentran en los territorios de várzea (Figura 1).

Trabajo de campo

La investigación fue realizada en el ámbito del distrito de Posic, provincia de Rioja, región San Martín. La distancia entre Posic y la capital provincial (ciudad

de Rioja) es de tan solo 3 km. La zona de estudio se encuentra adyacente a Posic y en los últimos años se ha visto reducida por el incremento de parcelas de arroz y otros cultivos que actualmente rodean al aguajal (Figura 2). La zona corresponde a un aguajal mixto perennifolio con inundaciones estacionales debido a los desbordes del río Tonchima (Figura 3). El trabajo de campo fue realizado desde enero de 2014 hasta febrero de 2016 en un relicto de bosque inundable (6°01'48,5"S - 77°10'06,8"O), a una altitud promedio de 860 m s.n.m. Se establecieron ocho parcelas de 40 m x 100 m (0,4 ha) y se contaron todos los individuos de *M. flexuosa* considerándose los siguientes estadios de desarrollo:

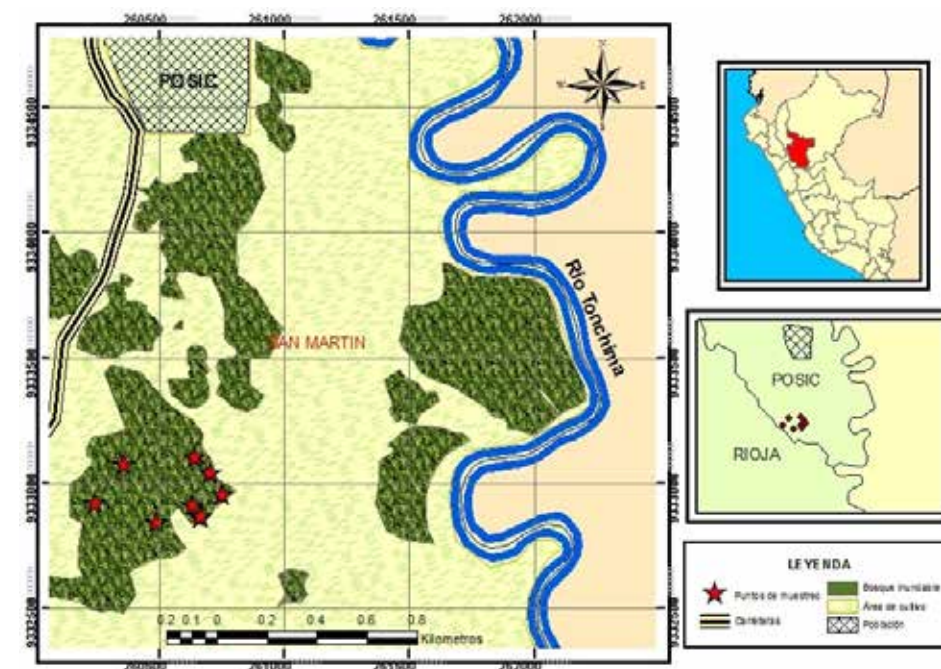


Figura 3. Mapa de la zona de estudio.

SEGUNDA PARTE

Plántula: (p) – hasta 50 cm de altura.

Planta juvenil: (j) – de 51 cm a 150 cm de altura.

Planta de tamaño medio: (m) – de 151 cm a 300 cm de altura.

Planta adulta: (a) – de 301 cm a más.

♀: hembra en flor y/o fruto.

♂: macho en flor.

Para la caracterización florística del aguajal se subdividieron todas las parcelas en subparcelas de 10 m x 10 m y se colectaron muestras de las especies no identificadas en campo (Figura 4). Las determinaciones botánicas fueron realizadas con claves taxonómicas (Macbride 1936 y siguientes), descripciones (Sagástegui *et al.* 1999) y registros de distribución (Brako y Zarucchi 1993, León *et al.* 2006). Las determinaciones fueron corroboradas por especialistas y por comparación con especímenes del Herbario San Marcos (USM) y herbarios virtuales

(Missouri Botanical Garden y Field Museum Herbarium). El sistema de clasificación empleado para el ordenamiento de los taxones de las angiospermas fue el Angiosperm Phylogeny Group III (2009).

Se realizó un trabajo vivencial con los pobladores dueños de los territorios de aguajal y se identificaron las estrategias de conservación y aprovechamiento del recurso, aplicadas por ellos.

Resultados y discusión

El aguajal se encuentra asociado a pequeños cursos y canales de agua que circulan por las áreas circundantes, pero principalmente se encuentra influenciado por los desbordes estacionales del río Tonchima que lo inunda todos los años entre los meses de enero y marzo, llegando a subir hasta 120 cm el nivel del agua en algunas partes del aguajal. A pesar de la presión existente sobre estos

territorios para el incremento de sembríos de arroz, aún persisten relictos del aguajal que son conservados por los pobladores justamente con la idea de mantener este recurso que es útil no solamente para ellos sino también para la fauna nativa que aún se encuentra presente en estas áreas.

Composición florística y densidad de *M. flexuosa*

La zona de estudio corresponde a un aguajal mixto asociado a un bosque siempre verde estacionalmente inundable. Éste se encuentra en la segunda etapa del proceso sucesional, es decir, un aguajal abierto (González-B. 1987), donde el elemento distintivo de la comunidad es la palmera *M. flexuosa* pero sin llegar a tener

una cobertura total del dosel teniendo como acompañantes a especies de menor porte, entre los que destacan individuos de los géneros *Guarea*, *Tococa*, *Miconia* y *Matisia*. En el sotobosque hay mayor diversidad y se encuentra dominado principalmente por Aráceas (*Anthurium ernestii*, *Dieffenbachia obliqua*, *Monstera lechleriana*, *M. obliqua*, *Philodendron herthae* y *Syngonium podophyllum*), helechos de las familias Athyriaceae, Dryopteridaceae, Polypodiaceae, Selaginellaceae y Thelypteridaceae (Figura 5).

Un inventario rápido permitió caracterizar preliminarmente la vegetación de los aguajales de Posic mostrando un total de 118 especies divididas en 45 familias y



Figura 4. Colecta de especies botánicas en el aguajal de Posic. Foto: V. Quinteros.



Figura 5. Vegetación presente en el aguajal de Posic. Foto: V. Quinteros.



Y. Quinteros

SEGUNDA PARTE

88 géneros. El 57,8% de las familias resultaron ser unigenéricas, 31,1% tienen de dos a cuatro géneros y 11,1% tienen cinco o más géneros reportados (Anexo 1). Las familias con mayor riqueza de especies fueron Melastomataceae y Fabaceae con doce y ocho especies respectivamente.

Las familias Araceae y Arecaceae reportaron siete especies cada una, siendo que las Arecaceae están representadas por siete géneros (*Astrocaryum*, *Geonoma*, *Iriarte*, *Mauritia*, *Mauritiella*, *Oenocarpus*, *Socratea*). La presencia de estas especies se asemeja a lo reportado por Cabrera y Wallace (2007) para bosques preandino-amazónicos de Bolivia. Otras familias bien representadas son Rubiaceae y Piperaceae con seis especies; y Asteraceae y Clusiaceae con cinco especies cada una. La predominancia de estas familias es también reportada por Gentry (1988) para el Neotropico, Delascio (1990) para la cuenca del Orinoco, Balslev *et al.* (1997) para Ecuador y Freitas (1996) para los palmerales de Tahuampa en Loreto, Perú. En todos los casos citados, los autores sostienen que las familias más diversas son Arecaceae y Fabaceae, lo cual concuerda con lo observado en el aguajal de Posic. Asimismo, se mencionan a las familias Euphorbiaceae,

Melastomataceae, Moraceae, Bombacaceae y Rubiaceae como las más diversas en estos ecosistemas. Las diferencias en la abundancia de estas familias pueden deberse a patrones de distribución geográfica tal como lo sostiene Freitas (1996).

Mauritia flexuosa presentó una densidad de 827 individuos por hectárea, valor considerado alto cuando comparados a los 600 y a los 468 individuos por hectárea reportados en el Trapecio Amazónico y en la región central brasileña por Castaño *et al.* (2007) y Sampaio *et al.* (2008), respectivamente.

Estructura poblacional del aguajal

Los aguajales tienen un buen estado de conservación, ello se pone en evidencia con la observación de individuos pequeños y juveniles (menores de 150 cm) que representan el 79,6% del total de individuos reportados; siendo que el 60,6% de éstos son considerados plántulas y el 18,9% plantas juveniles. Además, se encontró que el 3,6% fueron plantas de mediano porte (151–300 cm), el 5,2% plantas adultas y el 11,6% restante son plantas en floración (ambos sexos), siendo que solamente el 4,1% de los individuos reportados fueron femeninos y contaban con frutos para ser

Tabla 1. Composición estructural del aguajal Posic - Rioja.

Estadio de desarrollo	n individuos	(%) individuos
Plántula	501	60,58
Planta juvenil	157	18,98
Planta mediana	30	3,63
Planta adulta	43	5,2
Hembra en flor y/o fruto	34	4,11
Macho con flores	62	7,5
<u>Total</u>	<u>827</u>	<u>100</u>

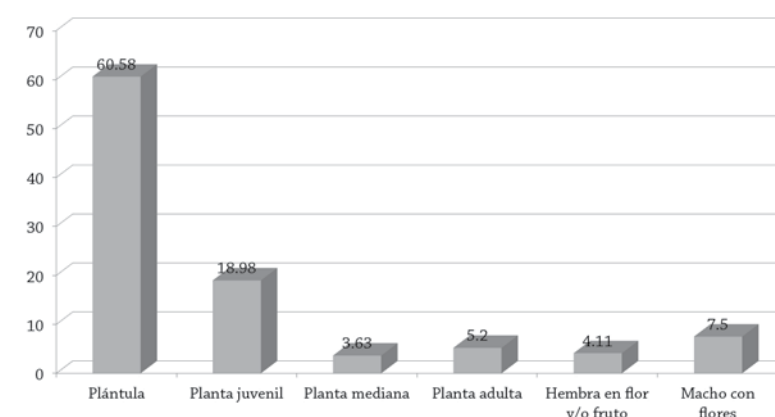


Figura 6. Composición estructural de las parcelas y sus respectivos promedios (%) considerando el desarrollo de las plantas de *Mauritia flexuosa* evaluadas.

cosechados en la presente campaña (Tabla 1 y Figura 6). Estos valores son similares a los reportados por Zea (1997) con un 70% de plántulas, 24% entre juveniles y plantas medianas, y 5,5% de individuos en producción en la Orinoquia colombiana. Además, los hallazgos del presente estudio resultan superiores a lo encontrado por Mendieta-Aguilar *et al.* (2015) quienes reportaron un promedio de 65 plantas adultas por hectárea en el Beni en Bolivia.

Estrategias de conservación y aprovechamiento del recurso

La selección de los racimos a cosechar se realiza de tres formas: la primera es por la coloración roja oscura de los frutos. La segunda y utilizada por los más experimentados subidores es la observación de la disposición del racimo en la palmera. Cuando éste está listo para ser cosechado se va juntando o "pegando" al tronco de la palmera debido al aumento del peso de los frutos. La tercera y más común forma consiste en la observación de frutos maduros en el suelo.

Hasta hace no más de diez años la extracción de los frutos de la palmera aguaje era una actividad destructiva, la cual consistía en cosechar los frutos derribando la palmera. Solamente algunas personas cosechaban con escaleras y sogas; o subiendo hasta la copa de la palmera utilizando como apoyo los árboles vecinos. Afortunadamente en los últimos años la difusión de proyectos de conservación, el apoyo del Proyecto Especial Alto Mayo (PEAM) y la toma de conciencia por parte de los pobladores locales han llevado a la capacitación de éstos últimos para el manejo del ecosistema y así tener una producción sostenible a través del tiempo. El subidor se prepara para la cosecha colocando dos sogas (una más arriba de la otra) alrededor del tronco de la palmera y haciendo un nudo en cada una de ellas. Una parte de cada soga queda libre, ese espacio es el necesario para que el subidor asegure su cintura o en algunos casos una de las piernas (soga superior) y el pie (soga inferior). Es de notar que en todos los casos observados si en la primera soga

SEGUNDA PARTE

se aseguraba la pierna derecha, en la sogá inferior se aseguraba el pie izquierdo o viceversa.

Una vez listo el "subidor", a éste se le amarra una sogá larga y delgada de la cintura. Esta sogá quedará colgando hasta que el subidor llegue a asegurarse en la parte superior de la palmera que es cuando dará una señal. En ese momento uno de los acompañantes amarrará un machete a la cuerda para que el subidor lo jale. Con una mano agarrándose de las hojas de la palmera y con la otra con machete en

mano, "el subidor" comenzará a cortar la base del racimo hasta que éste emita un sonido de quebranto que es cuando está casi listo para caer. Los acompañantes deben alejarse de la palmera hasta que caiga el racimo.

Cuando se va a realizar la cosecha de los frutos es común que esta actividad se realice al menos entre dos o tres personas para que sirvan de apoyo al "subidor". Estas personas serán las encargadas de alcanzarle el machete para cortar el racimo, así como de bajar lentamente el



Figura 7. Uso de sogas para subir a la copa de la palmera de aguaje. Foto: Y. Quinteros.



Figura 8. Uso de sogas para subir a la copa de la palmera de aguaje. Foto: Y. Quinteros.



Figura 9. Uso de sogas para subir a la copa de la palmera de aguaje. Foto: Y. Quinteros.

racimo para que los frutos no se golpeen. También apoyan en el desgajado de los frutos, llenado de los costales y transporte hacia las chacras y/o lugares de venta. Todo proceso de cosecha puede demorar en promedio de sesenta a noventa minutos (Figura 7 a 9).

A pesar de que en la cuenca del río Mayo *M. flexuosa* resulta ser abundante, existen vacíos de información sobre su estado de conservación, fructificación, regeneración natural y las especies asociadas a estos ecosistemas, por lo que su complejidad aún representa un reto para los investigadores. En muchos casos los aguajales actúan como corredores biológicos para el tránsito de especies de fauna. Sin embargo, la depredación de la especie y el cambio de uso del suelo para el sembrío de arroz resultan ser sus principales amenazas y están afectando considerablemente estos ecosistemas, situación similar a la que

está ocurriendo en la cuenca del Orinoco (González-Boscán y Rial 2013).

Los individuos en fase reproductiva encontrados tienen alturas mayores a los 12 metros. Asimismo, se ha observado que la regeneración sigue siendo exitosa ya que es posible encontrar individuos de diferentes tamaños y de ambos sexos. Ello es indicativo del óptimo estado de desarrollo del aguajal, próximo a alcanzar la madurez con el incremento de individuos juveniles y adultos que pronto entraran en fase reproductiva.

Conclusiones

Mauritia flexuosa desarrolla de manera natural en grandes extensiones de terrenos en la parte noroccidental (piedemonte andino) de la región San Martín, principalmente en territorios inundables bañados temporalmente por las aguas de los ríos Tonchima, Yuracyacu, Avisado,



SEGUNDA PARTE



Y. Quinteros

Soritor y Negro en la cuenca media del Mayo. Su presencia en estas áreas resulta evidente en formaciones pantanosas con alternancia de árboles de mediano porte, sobre todo en zonas de conservación como son el Área Reservada de Tingana (ART) y la Asociación Hídrica Aguajal Renacal Alto Mayo (AHARAM), donde las poblaciones locales son las principales promotoras de su manejo sostenible.

De manera similar a lo reportado por Pérez y Mijares (2013), en el presente estudio se observó dominancia de la familia Arecaceae, mostrando que son un componente importante de los aguajales asociados a bosques siempre verdes estacionalmente inundables.

El ambiente acuático en el que desarrolla la planta puede ser el principal agente de diseminación de los frutos, justificando así la presencia de grandes poblaciones en lugares inundados y bordes de ríos (Fujita 2007). Sin embargo, ocasionalmente se le puede encontrar a elevaciones sobre los 1000 m s.n.m. en el lado oriental de la cordillera de los Andes.

Los aguajales han sido muy afectados debido a la tala extractivista de sus individuos femeninos y a los largos periodos de regeneración natural, lo que resulta generalmente en sobre-explotación del recurso (Moegenburg y Levey 2003). El grado de afectación a estos ecosistemas se incrementa debido a la dinámica de las actividades agrícolas (arrozales) y el aumento de áreas con pastizales para la ganadería (Bevilacqua y González-Boscán 1994, Urrego 1997, Ponce *et al.* 2000). La tala de muchos individuos femeninos (Holm *et al.* 2008, Manzi y Coomes 2009) y la reducción de la diversidad de agentes polinizadores a través de la pérdida de hábitats

pueden afectar el proceso de fructificación de *M. flexuosa* de forma alarmante (Abreu 2001).

Los relictos de aguajales en Posic están siendo conservados por los pobladores dueños de las parcelas. A pesar de la fuerte presión existente sobre éstos, aún existen aguajales poco perturbados y que no se han visto afectados en sus procesos de regeneración natural por actividades antrópicas.

Bibliografía

- Abreu, S. A. 2001. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* L. (Arecaceae) em uma vereda no município de Uberlândia-MG. Tesis Maestría. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 165 pp.
- Angiosperm Phylogeny Group III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III, *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–21.
- Baker, W. J., J. Dransfield y T. A. Hedderston. 2000. Phylogeny, character evolution, and a new classification of the calamoid palms. *Systematic Botany* 25: 297–322.
- Balslev, H., M. Ríos, G. Quezada y B. Nantipa. 1997. Palmas útiles en la Cordillera de los Huacamayos. Probona, Quito. 257 pp.
- Bevilacqua, M. y V. González-Boscán. 1994. Consecuencias de derrames de petróleo y acción del fuego sobre la fisonomía y composición florística de una comunidad de morichal. *Ecotropicos* 7 (2): 23–34.
- Bjorholm, S., J. C. Svenning, F. Skov y H. Balslev. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography* 14: 423–429.
- Brako, L. y J. Zarucchi. 1993. Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* Vol. 45.
- Cabrera, H. y R. Wallace. 2007. Patrones fenológicos de ocho especies de palmeras en el bosque amazónico de Bolivia. *Revista*

Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental 21: 1–18.

- Caro, M. 2008. Caracterización florística y estructural de la vegetación de un morichal en la hacienda Mataredonda, Municipio de San Martín, Meta. Tesis Bachillerato. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá. 123 pp.
- Carranza, L., J. P. Gallardo y R. Vidal. 2012. Las barreras al crecimiento económico en San Martín. Serie Estudios Regionales. 150 pp.
- Castañón, N., D. Cárdenas y E. Otavo. 2007. Ecología, aprovechamiento y manejo sostenible de nueve especies de plantas del departamento del Amazonas, generadoras de productos maderables y no maderables. Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas –Sinchi-. Corporación para el Desarrollo Sostenible del Sur de la Amazonia.
- Coradin, E. y L. Lleras 1988. Overview of palm domestication in Latin America. *Advances in Economic Botany* 6: 175–189.
- Delascio, F. 1990. Contribución al conocimiento florístico de los morichales del estado Guarico, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 16 (1): 27–38.
- del Castillo, D., E. Otárola y L. Freitas. 2006. Aguaje, la maravillosa palmera de la Amazonia. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana. Ediciones Wust. 52 pp.
- Dillon, M. O. y I. Sánchez V. 2002. Inventario florístico del Bosque de Protección Alto Mayo - San Martín. Andean Botanical Information System (Ver. 6.0). URL: http://www.sacha.org/envir/eastlow/intro_sp.html.
- Dransfield, J. y N. W. Uhl. 1986. An outline of a classification of palms. *Principes* 30: 3–11.
- Dransfield, J., N. W. Uhl, C. B. Asmussen, W. J. Baker, M. M. Harley y C. E. Lewis. 2005. A new phylogenetic classification of the palm family, Arecaceae. *Kew Bulletin* 60: 559–569.
- Freitas, L. 1996. Caracterización Florística y Estructural de cuatro Comunidades Boscosas de la Llanura Aluvial inundable en la

Zona de Jenaro Herrera, Amazonia Peruana. IIAP. Doc. Téc. N° 21. 73 pp.

- Freitas, L., E. Otárola y D. del Castillo. 2006. Servicios ambientales de almacenamiento y secuestro de carbono del ecosistema Aguajal en la Reserva Nacional Pacariyala Samiria. IIAP. Doc. Téc. N° 29. 62 pp.
- Fujita, E. 2007. Qualidade e conservação frigorificada do fruto de buriti (*Mauritia flexuosa* L.f.) Tesis de Maestría. Universidade Estadual Paulista. 65 pp.
- Galeano, G. 1992. Patrones de distribución de las palmas de Colombia. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 21: 599–607.
- Gentry, A. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1–34.
- Gilmore, M., B. Endress y 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. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 9: 1–29.
- González-B., V. 1987. Los morichales de los llanos orientales, un enfoque ecológico. Ediciones Corcoven. Caracas. 85 pp.
- González-B., V. y A. Rial. 2013. Terminología y tipos de agrupación de *Mauritia flexuosa* según el paisaje. Pp. 75–83. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), *Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- GORESAM. 2013. Política ambiental regional San Martín – región verde. Autoridad Regional Ambiental.
- Goulding, N. y N. Smith. 2007. Palmeras: Centinelas para la Conservación de la Amazonia. Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica. ACCA. Lima – Perú. 356 pp.
- Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field Guide to the Palms of the Ame-

SEGUNDA PARTE



Y. Quinteros

- ricas. New Jersey, Princeton University Press. 352 pp.
- Holm, J. A., C. Miller y Jr. Cropper. 2008. Population dynamics of the dioecious amazonian palm *Mauritia flexuosa*: Simulation analysis of sustainable harvesting. *Biotropica* 40: 550-558.
 - Isaza, C., G. Galeano y R. Bernal. 2013. Manejo actual de *Mauritia flexuosa* para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana. Pp. 243-273. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), *Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
 - Kahn, F., K. Mejía, F. Moussa y D. Gómez. 1993. *Mauritia flexuosa* (Palmae), la más acuática de las palmeras amazónicas. Pp. 287-308. En: Kahn, F., B. León y K. Young (Eds.), *Las plantas vasculares en las aguas continentales del Perú*. IFEA, Lima.
 - Kahn, F. y F. Moussa. 1994. Las palmeras del Perú - Colecciones, patrones de distribución geográfica, ecología, estatutos de conservación, nombres vernáculos, utilidades. IFEA, Lima. 180 pp.
 - León, B., N. Pitman y J. Roque. 2006. Introducción a las plantas endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología* 13 (2): 9-22.
 - Macbride, J. F. 1936 - 1962. Flora of Perú. *Fieldiana Botany* 13.
 - Machado-Allison, A., L. M. Mesa S. y C. A. Lasso. 2013. Peces de los morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia colombo-venezolana: una aproximación a su conocimiento, uso y conservación. Pp. 290-334. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), *Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
 - Manzi, M. y O. Coomes. 2009. Managing Amazonian palms for community use: a case of aguaje palm (*Mauritia flexuosa*) in Peru. *Forest Ecology Management* 257: 510-517.
 - Mendieta-Aguilar, G., L. Pacheco y A. Roldán. 2015. Dispersión de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) por frugívoros terrestres en Laguna Azul, Beni, Bolivia. *Acta Amazónica* 45 (1): 45 - 56.
 - Millán, B. 2006. Arecaceae endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología* 13 (2): 706-707.
 - Moegenburg, S. y D. Levey. 2003. Do frugivores respond to fruit harvest? An experimental study of short - term responses. *Ecology* 84 (10): 2600-2612.
 - Moore, H. E. 1973. Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. Pp. 63-88. En: Meggers, B. J., E. S. Ayensu y W. D. Duckworth (Eds.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington.
 - Padoch, C. 1988. Aguaje (*Mauritia flexuosa*) in the economy of Iquitos, Peru. *Advances in Economic Botany* 6: 214-224.
 - Pennington, R. T. y C. W. Dick. 2004. The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B, Biological Sciences* 359: 1611-1622.
 - Pérez, K. E. y F. J. Mijares. 2013. Distribución, composición florística, estructura y estado de conservación de los morichales en el departamento de Arauca, Colombia. Pp. 99-118. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-Boscán (Eds.), *Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
 - Pintaud, J. C., G. Galeano, H. Balslev, R. Bernal, F. Borchsenius, E. Ferreira, J. De Granville, K. Mejía, B. Millán, M. Moraes, F. Noblick, F. W. Stauffer y F. Kahn. 2006. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. *Revista Peruana de Biología* 15 (1): 7-29.
 - Ponce, C., M. E. F. Stauffer, M. de L. Olivo y 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 Botánica Venezuelica* 23 (1): 19-46.
 - Rojas, R., G. Ruiz, P. Ramírez, C. Salazar, C. Rengifo, Ch. Llerena, C. Marín, D. Torres, J. Ojanama, W. Silvano, V. Muñoz, H. Luque, N. Vela, N. Del Castillo, J. Solignac, V. López de Oliveira y F. Panduro. 2001. Comercialización de masa y "fruto verde" de Aguaje (*Mauritia flexuosa* L. f.) en Iquitos (Perú). *Folia Amazónica* 12: 15-38.
 - Sagástegui, A., M. O. Dillon, I. Sánchez, S. Leiva y P. Lezama. 1999. Diversidad Florística del Norte del Perú. Tomo I. Trujillo: Edit. Graficart. 305 pp.
 - Sampaio, M. B., I. B. Schmidt y I. B. Figueiredo. 2008. Harvesting Effects and Population Ecology of the Buriti Palm (*Mauritia flexuosa* L.f., Arecaceae) in the Jalapão Region, Central Brazil. *Economic Botany* 62 (2): 171-181.
 - Santelli, P., A. Ribeiro, M. Calbo y A. Gimenez. 2009. Fisiologia pós-colheita de frutos da palmeira *Mauritia vinifera* Mart. (Arecaceae). *Acta Botanica Brasilica* 23 (3): 697-702.
 - Uhl, N. W. y J. Dransfield. 1987. Genera Palmarum. a classification of palms based on the work of Harold E. Moore Jr. L.H. Bailey Hortorium and the International Palm Society, Lawrence, Kansas. 610 pp.
 - UNODC. 2014. San Martín. Análisis Económico del Impacto del Desarrollo Alternativo, en relación a la Deforestación y la Actividad Cocalera.
 - Urrego, L. E. 1997. Los bosques inundables en el Medio Caquetá: caracterización y sucesión. Serie estudios en la Amazonia colombiana, Fundación Tropenbos Colombia. 335 pp.
 - Vásquez-Ocmín, P., V. Sotero, D. Del Castillo, L. Freitas y M. Maco. 2009. Diferenciación química de tres morfotipos de aguaje (*Mauritia flexuosa* L.f) de la Amazonia peruana. *Revista de la sociedad Peruana de Química* 75 (3).
 - Villachica, H. 1996. Frutales y hortalizas promisorios de la Amazonia. Secretaría Pro-Tempore, Tratado de Cooperación Amazónica. 367 pp.
 - Villalobos, P. M. 1994. Guilda de frugívoros asociada com buriti (*Mauritia flexuosa*: Palmae) numa vereda do Brasil central. Tesis de Maestría. Universidade de Brasília. Brasília.
 - Zea, E. 1997. Demografía de *Mauritia flexuosa* en una sabana mal drenada de la Orinoquia colombiana y su aplicación en la evaluación de alternativas de manejo. Tesis de Biología. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C. 127 pp.

SEGUNDA PARTE



Y. Quinteros

Anexo 1. Listado de especies de plantas registradas en el aguajal en el distrito de Posic en la provincia de Rioja, región San Martín.

Familias y especies
MONOCOTILEDÓNEAS
Araceae
<i>Anthurium ernestii</i> Engl.
<i>Dieffenbachia obliqua</i> Poepp.
<i>Monstera lechleriana</i> Schott
<i>Monstera obliqua</i> Miq.
<i>Philodendrom</i> sp
<i>Philodendron herthae</i> K. Krause
<i>Syngonium podophyllum</i> Schot
Arecaceae
<i>Astrocaryum huicungo</i> Dammer ex Burret
<i>Geonoma acaulis</i> Mart.
<i>Iriarte deltoidea</i> Ruiz & Pav.
<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.
<i>Mauritiella armata</i> (Mart.) Burret
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.
Commelinaceae
<i>Commelina rufipes</i> Seub.
<i>Dichorisandra hexandra</i> (Aubl.) Standl.
Costaceae
Costus cf. <i>productus</i> Gleason ex Maas
Cyclanthaceae
<i>Ludovia integrifolia</i> (Woodson) Harling. Cf.
Cyperaceae
<i>Calyptrocarya glomerulata</i> (Brongn.) Urb.
<i>Eleocharis mutata</i> (L.) Roem. & Schult.
<i>Scleria flagellum-nigrorum</i> P.J. Bergius
<i>Scleria melaleuca</i> Rchb. ex Schltdl. & Cham.
Heliconiaceae
<i>Heliconia</i> sp-
Maranthaceae
<i>Calathea capitata</i> (R. & P.) Lindley

Familias y especies
Orchidaceae
<i>Ada peruviana</i> D.E.Benn. & Christenson
<i>Mesadenella cuspidata</i> (Lindl.) Garay
<i>Sobralia rosea</i> Poepp. & Endl.
Poaceae
<i>Panicum pilosum</i> Sw.
<i>Panicum polygonatum</i> Schrad.
<i>Panicum</i> sp.
<i>Urochloa fusca</i> (Sw.) B.F. Hansen & Wunderlin
Zingiberaceae
<i>Renealmia brevicauda</i> Poepp. & Endl.
DICOTILEDÓNEAS
Acanthaceae
<i>Mendoncia aspera</i> Ruiz & Pav.
Amaranthaceae
<i>Alternanthera paronychioides</i> A. St.-Hil.
Araliaceae
<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne. & Planch.
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin
<i>Schefflera patula</i> (Rusby) Harms
Asclepiadaceae
<i>Tassadia</i> cf. <i>aristata</i> (Benth. ex E. Fourn.) Fontella
<i>Tassadia obovata</i> Decne.
Asteraceae
<i>Mikania guaco</i> Bonpl.
<i>Mikania</i> sp.
<i>Schistocarpha eupatorioides</i> (Fenzl) Kuntze
<i>Verbesina</i> cf.
<i>Verbesina</i> sp.
Bombacaceae

Familias y especies
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.
<i>Ceiba samauma</i> (Mart.) K. Schum.
<i>Matisia bracteolosa</i> Ducke
Burseraceae
<i>Protium sagotianum</i> Marchand
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze cf.
Campanulaceae
<i>Centropogon cornutus</i> (L.) Druce
Cecropiaceae
<i>Cetico</i> sp.
Clusiaceae
<i>Calophyllum longifolium</i> Willd.
<i>Calyptrocarya glomerulata</i> (Brongn.) Urb.
<i>Clusia lorentensis</i> Engl.
<i>Symphonia globulifera</i> L. f.
<i>Vismia baccifera</i> (L.) Triana & Planch.
Euphorbiaceae
<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.
Fabaceae
<i>Centrosema pubescens</i> Benth.
<i>Clitoria flexuosa</i> Fantz
<i>Clitoria javitensis</i> (Kunth) Benth.
<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.
<i>Inga cinnamomea</i> Spruce ex Benth.
<i>Inga umbratica</i> Poepp. & Endl.
<i>Senna</i> aff. <i>lorentensis</i> (Killip & J.F. Macbr. ex Killip) H.S. Irwin & Barneby
<i>Tachigali guianensis</i> (Benth.) Zarucchi & Herend. Cf.
Gentianaceae
<i>Tachia parviflora</i> Maguire & Weaver cf.
<i>Columnnea inaequilatera</i> Poepp.
Icacinaceae
<i>Calatola costaricensis</i> Standl.

Familias y especies
Lauraceae
<i>Nectandra pseudocotea</i> C.K. Allen & Barneby ex Rohwer
<i>Persea pseudofasciculata</i> L.E. Kopp
Melastomataceae
<i>Adelobotrys macranthus</i> Gleason
<i>Adelobotrys scandens</i> (Aubl.) DC.
<i>Centronia laurifolia</i> D. Don
<i>Miconia appendiculata</i> Triana
<i>Miconia eriocalyx</i> Cogn.
<i>Miconia membranacea</i> Triana
<i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) DC.
<i>Miconia myriantha</i> Benth.
<i>Miconia rivalis</i> Wurdack
<i>Miconia serrulata</i> (DC.) Naudin
<i>Miconia trinervia</i> D. Don ex Loudon
<i>Tococa guianensis</i> Aubl.
Meliaceae
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl
Moraceae
<i>Ficus tonduzii</i> Mill. aff.
<i>Ficus trigona</i> L. f.
Myristicaceae
<i>Iryanthera ulei</i> Warb. Aff.
<i>Otoba parvifolia</i> (Markgr.) A.H. Gentry
<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb.
Nyctaginaceae
<i>Neea verticillata</i> Ruiz & Pav.
Olacaceae
<i>Heisteria acuminata</i> (Bonpl.) Engl. Cf.
Passifloraceae
<i>Passiflora heterohelix</i> Killip, vel aff.
Piperaceae
<i>Peperomia</i> cf. <i>pertomentella</i> Trel.

SEGUNDA PARTE

Familias y especies*Peperomia dependens* Ruiz & Pav.*Piper aduncum* L.*Piper coruscans* Kunth, aff.*Piper longifolium* Ruiz & Pav*Piper sancti-felicis* Trel.**Rubiaceae***Borreria remota* (Lam.) Bacigalupo & E.L. Cabral. Cf*Ferdinandusa chlorantha* (Wedd.) Standl.*Palicourea lasiantha* K. Krause*Psychotria poeppigiana* Müll. Arg.*Psychotria villosa* Ruiz & Pav.*Sabicea panamensis* Wernham**Sapindaceae***Serjania glabrata* Kunth*Serjania sufferruginea* Radlk.**Solanaceae***Solanum mite* Ruiz & Pav.**Familias y especies****Violaceae***Leonia glycyarpa* Ruiz & Pavon**Vitaceae***Cissus verticillata* (L.) Nicolson & C.E. Jarvis**PTERIDOFITAS****Athyriaceae***Diplazium* cf. *ambiguum* Raddi**Dryopteridaceae***Cyclodium meniscioides* (Willd.) C. Presl*Dryopteris patula* (Sw.) Underw*Polybotrya caudata* Kunze**Polypodiaceae***Serpocaulon fraxinifolium* (Jacq.) A.R. Sm.**Selaginellaceae***Selaginella asperula* Spring**Thelypteridaceae***Thelypteris patens* (Sw.) Small*Thelypteris salzmanii* (Fée) C.V. Morton

Foto: Y. Quinteros.



12. PUENTE ANACONDA SOBRE EL AGUAJAL INKATERRA: UN MANEJO ECOTURÍSTICO SOSTENIBLE DE HUMEDALES AMAZÓNICOS EN PERÚ

Héctor A. Méndez Fachin, José S. Purisaca Puicón, Fernando Roca A. y Yakov Quinteros

Resumen

Los humedales amazónicos son de una importancia vital para la conservación del ecosistema de la cuenca. En ellos abundan las formaciones de palmeras *Mauritia flexuosa*, conocidas en el Perú como aguajes, las formaciones que crean se denominan aguajales. Poseen una gran importancia para la conservación y desarrollo de la biodiversidad y a su vez un alto valor cultural dados los diferentes usos que ofrecen a las poblaciones que conviven cerca de ellas. El humedal del abanico del Pastaza en la selva norte del Perú es el de mayor superficie de la Amazonia. Sin embargo, los encontramos también en otras regiones de la cuenca. El presente capítulo describe el manejo de un aguajal de la Amazonia sur del Perú (región de Madre de Dios) con fines de conservación y manejo ecoturístico, una experiencia pionera. La ONG ITA-Inkaterra es la que diseñó, desarrolló y lleva este proyecto. Forma parte de la empresa Inkaterra.

Palabras clave. Amazonia. Ecosistemas. Ecoturismo. Manejo sostenible. Perú.

Introducción

En la Amazonia peruana existe una palmera de la familia de las arecáceas cuyo nombre científico es *Mauritia flexuosa*. Comúnmente se le conoce en el Perú como “aguaje”. A los hábitats donde predominan estas palmeras se les llaman “aguajales”. En Venezuela y Colombia recibe el nombre de moriche, en Brasil de burití y en Bolivia palma real.

Los aguajales típicos, forman parte de los ecosistemas de pantanos. Son ecosistemas hidromórficos, que se desarrollan sobre terrenos de topografía plana o ligeramente depresionadas, donde las áreas pantanosas están permanentemente inundadas, producto del desborde de los ríos, del mal drenaje y de la misma escorrentía superficial (Lasso *et al.* 2013).

Los aguajales cubren más de 6 millones de ha en la Amazonia peruana, de las cuales cerca de 3 millones son de rodales puros, con una densidad superior a 250 palmeras por ha (http://www.peruecologico.com.pe/lib_c13_t13.htm). Los pantanos de la depresión de Ucamara en la región Loreto,

SEGUNDA PARTE

conformados en su mayoría por palmeras de aguaje y pertenecientes a la formación ecológica denominada “Abanico del Pastaza”, albergan la mayor extensión de turberas conocidas hasta ahora. Representan sólo el 3% de la superficie amazónica y almacenan el 50% del carbono. Esta característica les da una gran importancia en las estrategias que se diseñan para enfrentar el cambio climático (Álvarez 2015).

Características del aguaje

El aguaje es una planta dioica, lo que significa, tiene árboles masculinos y femeninos (que producen los frutos) y que pueden crecer en formaciones puras y densas; o en asociación (mezcladas) con otras palmeras o especies vegetales resistentes a los excesos de agua (como el “renaco”



Figura 1. Palmeras de aguaje (*Mauritia flexuosa*) en el humedal de Reserva Amazónica. Foto: ITA-Inkaterra.

Ficus sp.). Puede alcanzar hasta 35 metros de altura (Figura 1-2). Es de fácil reproducción y de alta capacidad de regeneración natural pero, lamentablemente, en algunas partes se tumban los aguajes femeninos para obtener los frutos, lo que hace mermar la producción. Es reconocida como una de las palmeras más importantes de la Amazonia, caracteriza a la ciudad de Iquitos por el fuerte consumo de sus frutos en forma natural (pulpa), en jugos (aguajina), helados y chupetes. Tiene múltiples usos: como alimento, para la industria, en la medicina, hábitat para otros productos del bosque, material de construcción, artesanía y cultural (del Castillo *et al.* 2006).

La parte carnosa de los frutos es generalmente consumida en forma cruda por los pobladores y es un alimento muy bueno, por su contenido en calorías (283 kcal/100 g), proteínas (8,20 g/100 g), aceites (31 g/100 g), carbohidratos (18,7 g/100 g), sales minerales (calcio, fósforo y hierro), vitaminas (A, B1, B2, B5, C) y yodo. En otras ciudades los pobladores comen al día hasta 12 t de frutos (http://www.peruecologico.com.pe/lib_c13_t13.htm).

Adicionalmente de forma indirecta es hábitat para otros componentes de la biodiversidad, del tronco caído se obtiene el suri, larva de un coleóptero (*Rynchophorus palmarum*), que es un alimento importante y muy nutritivo en las zonas rurales. El coleóptero pone sus huevos en la pulpa del tronco y ahí se desarrollan larvas, que son gusanos blancos, gordos, que se consumen generalmente fritos y son de sabor agradable.

La cosecha de la fruta es además un cebo para atraer presas de cacería como: monos, tapires o dantas (*Tapirus terrestris*),



Figura 2. Palmeras de aguaje (*Mauritia flexuosa*) en el humedal Lago Sandoval. Foto: ITA-Inkaterra.

pecaríes (*Tayasu* sp.) como los sajinos y las huanganas y los agutís (*Dasyprocta agouti*) o los achunis (*Nasua nasua*). De las hojas se extraen fibras para fabricar cordeles, cestas y otros objetos (del Castillo *et al.* 2006). Las inflorescencias jóvenes se cortan o amarran para coleccionar savia dulce que se consume directamente fermentado como bebida alcohólica o se hierve para obtener azúcar (92,7% sacarosa, 2,3% azúcares reducidos, 1,9% ceniza) (<http://www.deiquitosu.blogspot.pe/2009/03/aguaje-el-arbol-de-la-vida-nacio-en-la.html>).

El Puente Anaconda sobre el aguajal Inkaterra: un manejo ecoturístico sostenible de humedales amazónicos (Figura 3)

Según los cálculos del equipo profesional del Proyecto “Andes to Amazon

Biodiversity Program – AABP”, en Madre de Dios existen aproximadamente 30.000 hectáreas de pantanos con palmeras de *Mauritia flexuosa*.

En la actualidad las zonas donde existen los aguajales no son tan extensas, porque la tala ya provocó una merma significativa. En Loreto se calcula que existen entre cuatro y cinco millones de hectáreas de aguajales. Según estudios (<http://pakobardales.blogspot.pe/2006/03/nos-quedamos-sin-aguaje.html>), los aguajales están a menos de dos horas de los pueblos más cercanos a Iquitos, pero, en su mayoría, estos son puros machos, porque las hembras fueron “virtualmente exterminadas”. Esta es una razón por la cual es importante conservar y divulgar el valor de los aguajales en Inkaterra Reserva Amazónica y la concesión Reserva



ITA-Inkaterra

SEGUNDA PARTE



Figura 3. Puente Anaconda. Foto: ITA-Inkaterra.

Ecología Inkaterra. En la figura 4 se aprecian los humedales de *Mauritia flexuosa* a lo largo de las riberas del río Madre de Dios, los aguajales de la Reserva Ecológica Inkaterra se encuentran a dos horas de la frontera con Bolivia, en la margen derecha del río.

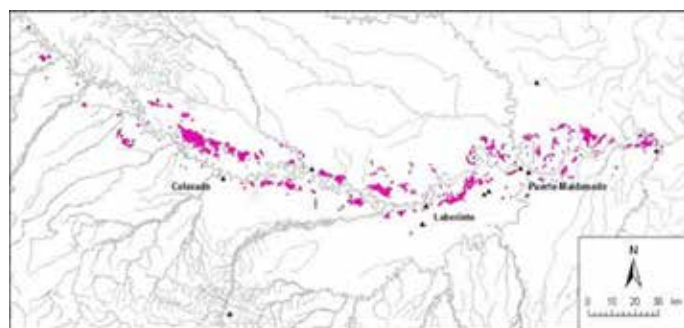


Figura 4. Ubicación de aguajales (color violeta) en la zona del río Madre de Dios, región Madre de Dios, Amazonia sur del Perú.

La construcción del Puente Anaconda sobre el aguajal Inkaterra y el manejo ecoturístico sostenible de un humedal amazónico constituye una alternativa complementaria a los manejos ecoturísticos tradicionales para entender el conjunto de hábitats del bosque húmedo tropical (Amazonia baja), donde se facilite la observación de la biodiversidad, tanto en variabilidad como en interrelación. A su vez permite potenciar la oferta turística de Inkaterra - Reserva Amazónica, mejorando capacidades y promoviendo los conceptos de conservación y el desarrollo de ambientes poco accesibles en su interior.

El manejo turístico de un humedal amazónico como el de ITA- Inkaterra, con infraestructura básica para el visitante y manejando el impacto en el ecosistema, es una alternativa interesante y viable. Ofrece diversos tipos de componentes:

- Educativo: permite al visitante descubrir un ecosistema de por sí frágil y complejo, con una interesante biodiversidad.
- Lúdico: al mismo tiempo que la propuesta educa, también entretiene,

logrando así consolidar el interés de las personas que lo visitan.

- Cultural: muestra cómo los pueblos originarios de la Amazonia han sabido conservar y manejar estos ecosistemas tan particulares.
- Económico: posibilita obtener ingresos que ayudan al financiamiento, no sólo de este tipo de propuestas, sino de otros proyectos, creando conciencia respecto al manejo sostenible de los servicios ecosistémicos.
- Responsabilidad social: permite posicionar a las empresas e instituciones, ambiental y socialmente responsables, lo que sirve de estímulo para otras puedan seguir el mismo ejemplo.

Desarrollo del proyecto Puente Anaconda

Ubicación geográfica

El Puente sobre el aguajal se ha construido en terrenos de Inkaterra - Reserva Amazónica, cedidas en uso a ITA a través de un convenio de cesión en uso, exactamente en el kilómetro 17 en la margen izquierda del río bajo Madre de Dios en el departamento de Madre de Dios, provincia de Tambopata, distrito de Las Piedras.

Geográficamente, está ubicado a una latitud de 12°31'55" y longitud de 69°2'57", a 250 metros de la trocha de ingreso a la segunda torre del "Canopy". Se ubica sobre un aguajal con numerosas palmeras de aguaje (Figura 5).

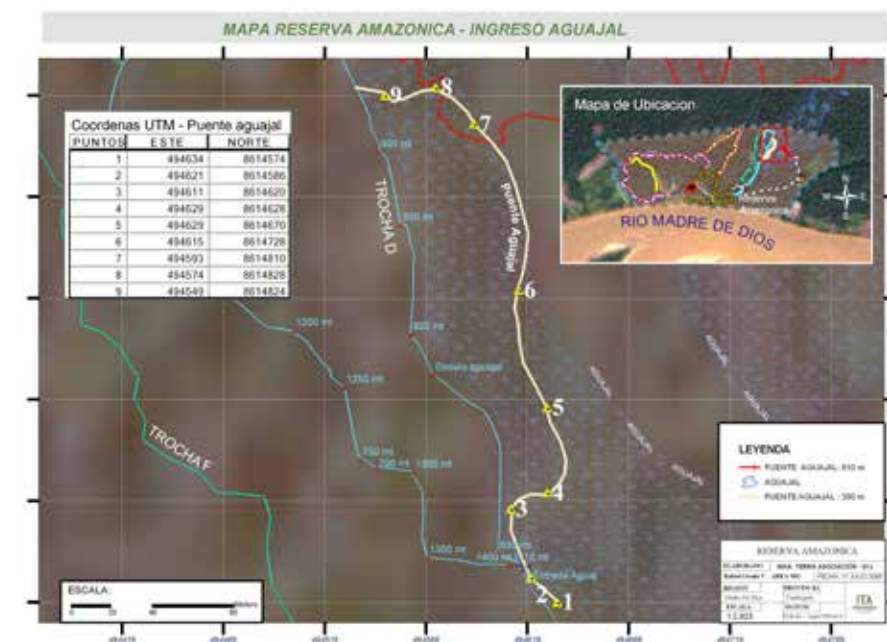


Figura 5. Mapa de ubicación de la Reserva Amazónica y del Aguajal. Fuente: ITA-Inkaterra.



ITA-Inkaterra

SEGUNDA PARTE

Construcción y estructuras

Construcción

Para los trabajos de construcción se consideró a personas calificadas que tuviesen conocimiento en construcciones de estructuras sobre este tipo de terreno (áreas de tierra en las que se presenta agua permanentemente).

La construcción se ejecutó por partes:

1. Primero. Se realizó el levantamiento de puntos, abriendo una trocha sin causar mucha perturbación al hábitat.
2. Segundo. Se inició la adquisición de la madera, la cual fue seleccionada para ser resistente a las condiciones climáticas (lluvias, humedad, y a la misma agua del aguajal), entre estas maderas están: quinilla (*Manilkara bidentata* y tornillo (*Cedrelinga catenaeformis*).
3. Tercero. Se empezó a hacer los hoyos de 1 m, donde se colocaron los horcones de quinilla, que serían la resistencia base del puente.
4. Cuarto. Posteriormente se inició la colocación de las vigas que unieron los horcones para dar lugar a la base del camino del puente. Sobre esta estructura base se colocaron las viguetas donde se clavarán las tablas de los puentes y plataformas.
5. Por último, se hizo la colocación de las tablas para el piso del puente.

Descripción del puente

El puente presenta una escalera de ingreso que se eleva del suelo un aproximadamente un metro, el cual es el mismo tamaño de altura que presenta el puente. Esto debido a que en épocas de lluvias el nivel del agua llega a alcanzar 40 a 50 centímetros (Figuras 6 y 7).

Hay cuatro puentes. El primero, presenta una longitud de 18,2 metros, pasa por

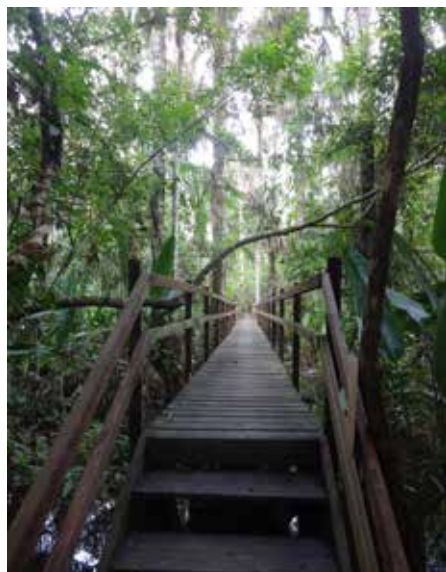


Figura 6. Escalera de ingreso al Puente Anaconda, Aguajal Inkaterri. Foto: F. Roca A.



Figura 7. Puente Anaconda, Aguajal Inkaterri. Foto: ITA-Inkaterri.

una vegetación baja conformada por heliconias, arbustos pequeños y conecta a la primera plataforma (Figura 8).

El segundo puente, presenta una longitud de 63 metros, este muestra las primeras palmeras de aguaje que durante los meses de noviembre a enero se encuentran en fructificación, también hay árboles de renacos que presentan una asociación con otros tipos de vegetación (epifitas) (Figura 9).

El tercer puente, presenta una longitud de 45,3 metros. Este muestra otros tipos de palmera como huasai (*Euterpe precatoria*), pona (*Iriartea deltoidea*), vegetación arbustiva y plantas acuáticas (Figura 10).

El cuarto puente, presenta una longitud de 50,7 metros. Este muestra la selectividad de las especies vegetales que crecen en este tipo de bosque (Figura 11).

Otras palmeras que pueden ver en los alrededores, son ñejilla (*Bactris* sp.), huicungo (*Astrocaryum huicungo*), shapaja (*Attalea moorei*) y sinamillo (*Oenocarpus mapora*).

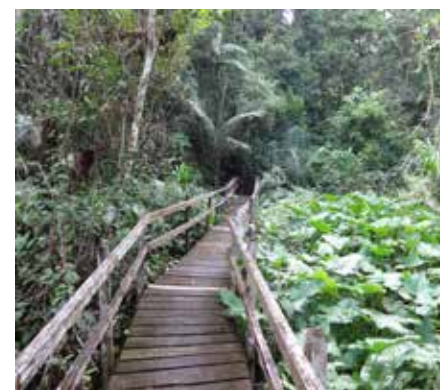


Figura 8. Primera sección del Puente Anaconda, Aguajal Inkaterri. Foto: F. Roca A.



Figura 9. Segunda sección del Puente Anaconda, Aguajal Inkaterri. Foto: F. Roca A.



Figura 10. Huasai (*Euterpe precatoria*) desde el Puente Anaconda, Aguajal Inkaterri. Foto: F. Roca A.



ITA-Inkaterri

SEGUNDA PARTE



Figura 11. Guía explicando en una de las plataformas, Aguajal Inkaterra. Foto: F. Roca A.

También hay tres plataformas. La primera plataforma tiene 4 metros de longitud por 5 de ancho. En esta se hace la introducción y la explicación de lo que se podrá observar durante el recorrido. La segunda plataforma presenta un largo de 5 metros por 5 de ancho, aquí existe la posibilidad de que el viajero pueda caminar por el aguajal, por una trocha elaborada por ITA.

Esta trocha se encuentra en un área de tierra firme donde se observarán aves y mamíferos entre otros elementos faunísticos. La tercera plataforma, presenta las mismas medidas que la anterior, aquí el paisaje y la observación de palmeras de huasai que emergen de este bosque son el principal atractivo.

En total los puentes junto con las plataformas alcanzan una longitud de 192,5 metros y permiten conocer la

estratificación de la vegetación en este tipo de bosque. En la figura 12 se muestra la trocha D y la forma del puente.

Fauna representativa y común del Puente Anaconda en el aguajal Inkaterra

Este ecosistema presenta una diversidad de fauna muy interesante y muchos de estos animales lo utilizan como comedero, refugio, etc. La fauna identificada de manera preliminar, durante un primer muestreo, se incluye en la tabla 1.

Registro de aves para la guía interpretativa

Mejores horarios de avistamiento de aves

Desde las 5:30 am hasta las 11:00 am y de las 3:30 pm hasta las 6:30 pm.

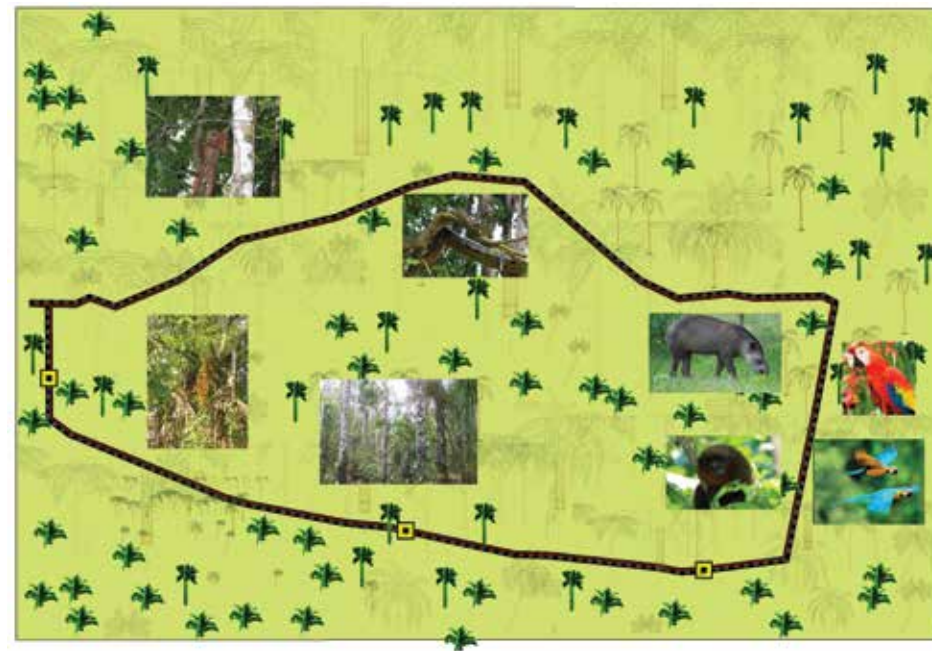


Figura 12. Plano del Puente Anaconda sobre el aguajal. La parte inferior presenta los cuatro tramos del puente y la superior la trocha (camino) que bordea el aguajal. Fuente: ITA- Inkaterra.

Aves avistadas solo en la mañana

A partir de las 5:50 am hasta las 10:45 am se puede observar aves perchadas y algunas atravesando este bosque para buscar su alimento. Las formas de identificar algunas especies son, a través de vocalizaciones y observación directa, hay que considerar que la luz del día sea óptima, es decir, que no exista nubosidad.

A continuación se presenta una lista de los nombres en inglés de las aves que se observan con más frecuencia en las mañanas:

- Blue and Yellow Macaw
- Scarlet Macaw
- Mealy Amazon
- Swallow-tailed Kite

- Greater Yellow-headed Vulture - Black Vulture
- King Vulture
- Ring Kingfisher
- Orange-bellied Euphonia
- Trick-billed Euphonia

Aves avistadas solo en las tardes

A partir de las 3:30 pm hasta las 6:30 pm se pueden observar aves perchadas en las palmas de aguaje, anunciando el atardecer a través de su vocalización y otros volando de regreso a sus nidos después de recolectar fruta y otras presas.

Entre estas están:

- Bat Falcon
- Black-tailed Tityra



ITA-Inkaterra

SEGUNDA PARTE



ITA-Inkaterra

Tabla 1. Fauna asociada al ecosistema de aguajal.

Insectos
Mariposas del género <i>Caligo</i> , que se alimentan de los frutos silvestres producidos durante la temporada de lluvias (p.e. la carambolilla y ciruelo de monte). Existen otras especies de insectos importantes para este ecosistema como abejas, ronsapas (abejas grandes) y coleópteros que utilizan el aguaje para su reproducción.
Anfibios
<i>Elachistocleis bicolor</i> , una especie que se puede encontrar en las zonas de humedales y el color de su piel hace difícil ubicarlo.
<i>Leptodactylus bolivianus</i> , el cual se encuentra en la vegetación cercana a los cuerpos de agua y en bosque de tierra firme.
<i>Bufo</i> sp. Se encuentra en bosque de tierra firme y algunas veces cerca de un cuerpo de agua, es el más común para ser observado.
Reptiles
<i>Gonatodes</i> sp. es una lagartija que se alimenta de los insectos pequeños que son atraídos por las flores o secreciones de algunas plantas que se encuentran en los aguajales. Por lo general utilizan bosque de altura para poner sus huevos y utilizan el bosque de aguajal como comedero.
<i>Epicrates cenchria</i> , es de bosque de tierra firme, ha sido observado cerca de la zona en donde se construiría los puentes sobre el aguajal.
<i>Liophis reginae</i> , los lugares preferidos son la vegetación cerca de cuerpos de agua y en las heliconias. Es una serpiente que se alimenta de roedores y anfibios que utilizan este tipo de vegetación. Su observación es frecuente.
<i>Pseustes sulfureus</i> . Al igual que la anterior se alimenta de anfibios. Es frecuente observarla en la vegetación que se encuentra cerca de los cuerpos de agua.
Entre otros reptiles menos fáciles de observar, se puede mencionar el caimán enano, jergón y algunas tortugas.
Aves
<i>Ara chlooptera</i> , esta especie de guacamaya se alimenta del fruto del aguaje cuando está iniciando su maduración. Utiliza este tipo de bosque como hábitat ya que construye huecos en los troncos de aguajes para hacer su nido.
Existen otras aves que también hacen su nido en este bosque de aguajal, pero utilizan otras especies de árboles. Este es el caso de los trepadores y carpinteros que buscan alimento picoteando la corteza de los árboles viejos.
Primates
<i>Saguinus fuscicollis</i> . El pichico, es un primate pequeño se alimenta de los frutos que producen los árboles. Su avistamiento es frecuente ya que en el aguajal en la temporada de lluvias existen cantidad de árboles en fructificación. Son los principales diseminadores de semillas de estas especies de árboles.
<i>Saimiri boliviensis</i> . El huasita o mono fraile, es un primate que tiene la habilidad de desplazarse por los árboles que se encuentran en los cuerpos de agua. En este caso atraviesan lo que es el bosque de aguajal, y por lo general siempre utilizan el mismo árbol, se alimenta de hojas jóvenes, exudados de árboles y algunos insectos.
Otro primate frecuente en el aguajal es el mono aullador (<i>Alouatta</i> sp.)

- Masked Tityra
- Blue Dacnis
- Masked Crimson Tanager
- Vermilion Tanager
- Striped Woodcreeper
- Buff-throated Woodcreeper
- Long-tailed Woodcreeper
- Yellow-tufted Woodpecker
- Golden-Green Woodpecker
- Dusky-headed Parakeet
- Red-bellied Macaw
- White-bellied Parrot
- Squirrel Cuckoo
- Amazonian Pygmy-Owl
- Gilded Barbet
- Lemon-throated Barbet
- Blue-crowned Motmot
- Violaceous Trogon
- Black-faced Dacnis

Aves avistadas tanto en la mañana como en la tarde

- Great Black Hawk
- Roadside
- Yellow-margined Flycatcher
- Yellow-rumped Cacique
- Crested Oropendola
- Dusky green Oropendola
- Russet-backed Oropendola
- Golden-bellied Euphonia
- Paradise Tanager
- Green and Gold Tanager
- Red-stained Woodpecker
- Plumbeous Pigeon
- Ruddy Pigeon
- Cobalt-winged Parakeet
- Blue-headed Parrot
- Short-tailed Swift

Especies vegetales

Areceaceas

- *Mauritia flexuosa* “aguaje”
- *Euterpe predatoria* “huasái”
- *Bactris* sp. “ñejilla”

- *Astrocaryum* “huicungo”
- *Scheelea* sp. “shapaja”,
- *Oenocarpus* sp. “sinamillo”

Moraceas

- *Ficus* sp. “Renaco”

Ciclantaceae

Melastomateaceae

Rubiaceae

Araceae

Myristicaceae

Conclusiones

La propuesta del manejo sostenible de un humedal amazónico con fines ecoturísticos es innovadora y pionera en la Amazonia peruana (Figuras 13 y 14).

En opinión de los autores el caso del “Puente Anaconda sobre el aguajal Inkaterra”, podrá repetirse en otros lugares de la Amazonia y permitir que estos ecosistemas sigan cumpliendo las funciones tan importantes que ofrecen para el hombre, para la gran cuenca amazónica y para el planeta.

Bibliografía

- Álvarez A., J. 2015. Biodiversidad y ecosistemas Amazónicos en la Amazonia: sílabas del agua, el hombre y la naturaleza. Fondo Editorial BCP, Lima, Perú. 152 pp.
- del Castillo Torres, D., E. Otárola Acevedo y L. Freitas A. 2006. Aguaje, la maravillosa palmera de la amazonia. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana (iiap). 54 pp.
- Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Eds.), *Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá. 344 pp.

SEGUNDA PARTE



Figura 13. Avistamiento de fauna acuática. Foto: ITA-Inkaterra.



Figura 14. Avistamiento de aves y fauna arborícola. Foto: ITA-Inkaterra.

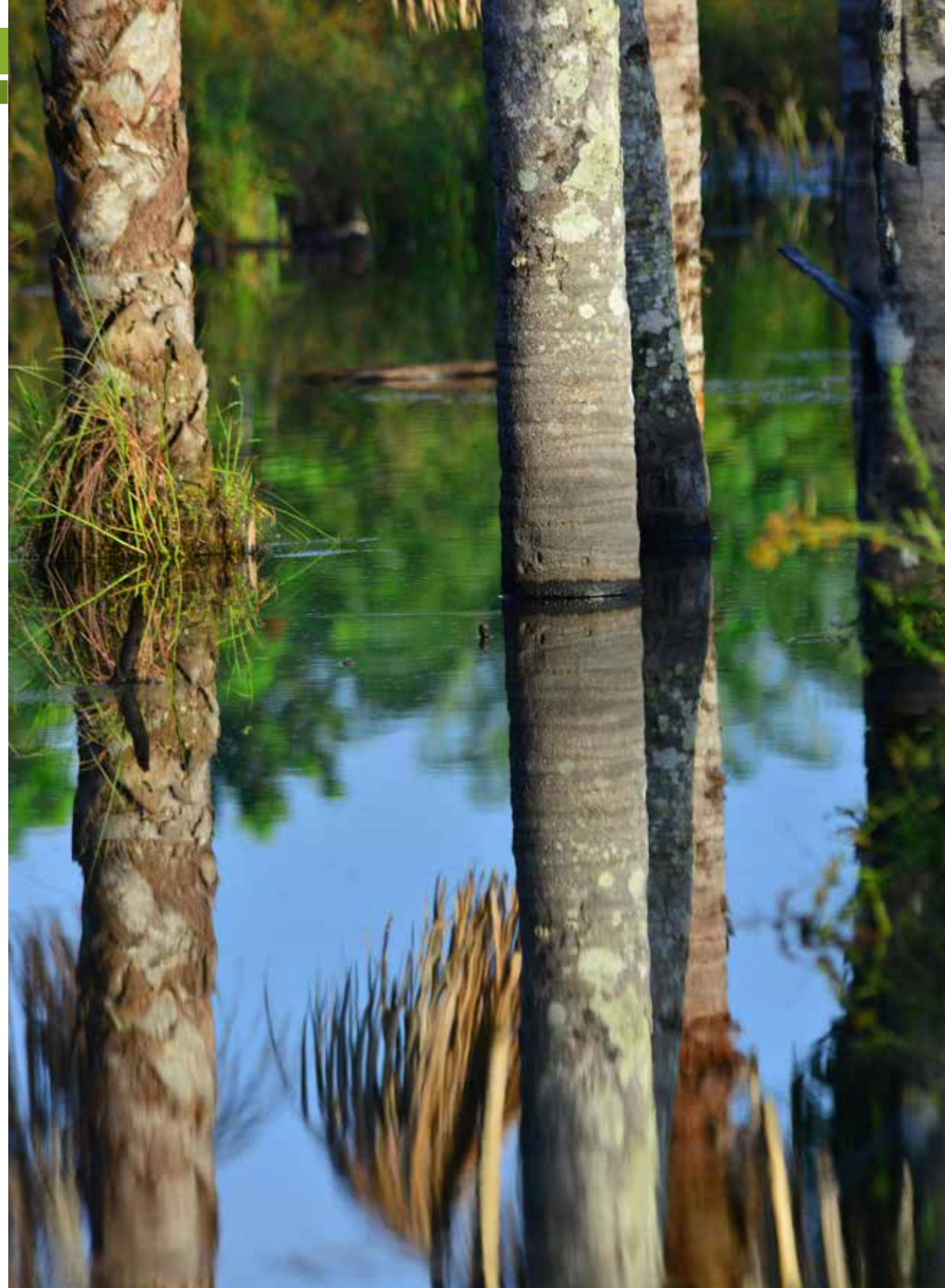


Foto: F. Trujillo



13. PALMARES DE *Copernicia alba* EN LA CUENCA INUNDABLE DEL CHACO ARGENTINO

José A. Grassia y Gabriela N. Benito

Resumen

En Argentina el área de dispersión de *Copernicia alba* Morong está ubicada en los valles de inundación de los ríos Paraná, Paraguay y Bermejo, una gran planicie mayormente de sabanas y pastizales hidromórficos, de suelos muy estructurados y duros en seco, arcillosos, anegables, inundables y salobres, con períodos de inundación muy variables. Forma agrupaciones de alta concentración de individuos en distintos estados de desarrollo, denominados “palmares”. Normalmente estos palmares se encuentran asociadas a vegetación espinosa de árboles y arbustos, en áreas destinadas en su mayoría a explotación ganadera donde se practica la quema de pastizales para renovación de pasturas. La temperatura media anual de esta región es de 22°C; las precipitaciones decrecen con la longitud, desde 1500 mm en el este a 750 mm en el oeste, durante la estación cálida. El invierno es seco con algunas heladas. Las poblaciones locales utilizan los troncos de esta palma para construcciones rurales: postes para alambrados, tendidos eléctricos y telefonía; bebederos, tejas para techados, bretes y corrales. Con las hojas se realizan

artesanías: cestas, sombreros, pantallas para lámparas y abanicos. La extensa época de las floraciones permite a productores apícolas la obtención de mieles monoflorales de alta calidad y pureza.

Palabras clave. Caranday. Chaco húmedo. Humedales.

Historia natural, uso y conservación de *Copernicia alba*

Copernicia alba Morong pertenece a la familia Arecaceae, sub familia Coryphoideae, tribu Corypheae y sub tribu Livistoininae (Figura 1).

La palmera es reconocida por distintos nombres populares en las diferentes regiones donde ocurre (Degen-Naumann 1996), llamada en Brasil: carandá, carandá-preta, coqueiro-carandá, carandá-branca, carandá-piranga carandá-vermelha, carandaú, carandaí. En Paraguay: karandá'y, karandá hú (negro), karandá moroty (blanco), karandá'y del chaco, palma-negra, palma-blanca, palma-colorada. Argentina: carandaa, carandaí, caranday, palma negra, palma blanca, palma espinillo, *chaic*, entre otros,

TERCERA PARTE: ARGENTINA

TERCERA PARTE

según la lengua del grupo étnico en cada región del Gran Chaco.

Copernicia alba presenta tronco solitario, gris y esbelto, de 7-9 m de altura y 0,25 m de diámetro y puede llegar excepcionalmente a los 13 m de altura y 0,40 m de diámetro en la base. Está cubierto de restos foliares desde la base hasta el primer tercio de su altura y continua liso y desnudo hasta la corona de hojas (Figura 2a). En los ejemplares jóvenes se aprecia abundante restos foliares marcescentes que desaparecen posteriormente con los incendios estacionales o, simplemente, por el trascurso del tiempo (Figura 2b). La corona es circular conservando en la parte baja las hojas secas y restos de infrutescencias; puede tener más de 50 hojas



Figura 1. Palmar de *Copernicia alba*. Chaco. Argentina. Foto: E. Harvey.

(Moraes 1991). Las hojas son palmadas, verde glaucas, lámina de 75-80 cm de diámetro con 30-35 segmentos induplicados, levemente bifidos, cada uno de 35 cm de largo y 4-5 cm de ancho (Figuras 2c y 2d). Las hendiduras pueden penetrar hasta el 75-80% del limbo. Largos pecíolos de 1,2 a 1,3 m de largo incluyendo la vaina foliar y de 2,5 cm de ancho en su parte media, con márgenes armados con aproximadamente 18 dientes recurvos en cada lado (Figura 3a). La hástula es pequeña, semilunar, levemente acuminada adaxialmente (Figura 2c).

Las inflorescencias son múltiples, interfoliares y erectas, sobresaliendo de la corona foliar. Largos espádices con flores hermafroditas, de color blanco cremoso, solitarias o agrupadas. Sépalos 3, pétalos 3, estambres 6, monadelfos, unidos a su vez con la corola. Ovario súpero, compuesto por 3 carpelos libres en la base, uniovulados (Parodi y Dimitri 1987).

Las infrutescencias penden por el peso de los frutos, sobresaliendo del follaje de la corona. Los frutos son verde, con un tomento blanquecino que se pierde a medida que el desarrollo progresa (Figura 3B), hasta terminar de color negro en la maduración total, subglobosos y de 1,2 – 1,5 cm de diámetro, con una semilla ovoide de abundante endosperma blanco y homogéneo (Figuras 3c y 3d).

Distribución geográfica

Copernicia alba crece naturalmente en una extensa área mayormente abierta de América del Sur, entre latitudes de 14°S a 30°S y longitudes de 56°3'O a 66°O, dentro de la región del Gran Chaco (Figura 4). Cubre territorios del norte del departamento Beni en Bolivia, centro oeste del mismo país, oeste de Matogrosso en Brasil, noreste de Paraguay, norte y

noreste de Argentina, siendo las provincias de Santa Fe y Corrientes el límite sur del hábitat de la especie a los 30°S de latitud aproximadamente. En la República Argentina habita en los valles de inundación de tres grandes ríos (Paraná, Paraguay y Bermejo), una gran planicie que va de los 50-100 m s.n.m. en zonas mayormente de sabanas y pastizales (Figura 5a).

En estas áreas, las temperaturas absolutas pueden sobrepasar los 42°C en verano y las mínimas bajar a -5°C en julio siendo

la media anual de 22°C. Las precipitaciones tienen un registro que varía con la longitud, siendo del orden de los 1500 mm en el este y decreciendo hasta 750 en el oeste. Las lluvias ocurren en la estación cálida y se concentran durante los meses de octubre a abril. El mínimo de precipitaciones se registra durante el invierno, entre los meses de junio y agosto, en los que se presentan sequías y heladas.

Normalmente estas concentraciones de palmáceas se encuentran asociadas a



Figura 2. a) Bases foliares en estípite adulto. b) Restos marcescentes en individuo juvenil. c) Hástula acuminada adaxialmente. d) Envés de la hoja, palmatisecta y glauca. Fotos: J. A. Grassía.



J. A. Grassía

TERCERA PARTE



J. A. Grassia



Figura 3. a) Pecíolos armados con dientes recurvos. b) Frutos inmaduros de *Copernicia alba* con tomento blanquecino. c) Corte longitudinal de una semilla de *C. alba* donde se aprecia el endosperma homogéneo y el embrión. d) Semillas de *C. alba*. Fotos: J. A. Grassia.

vegetación espinosa de árboles y arbustos en regiones destinadas en su mayoría a explotación ganadera donde, desde tiempo inmemorable, se practica la quema de pastizales a principios del verano para renovación de las pasturas.

Hábitat

La región del Gran Chaco, extensa ecorregión de naturaleza sub-tropical (entre los 18°S y 30°S de latitud), está limitada al

oeste por los Andes, pasando a las pampas al sur y a los cerrados al este. El Gran Chaco abarca el sur de Bolivia al este de los Andes, el noroeste de Paraguay, apenas alcanzando las zonas adyacentes de Mato Grosso (Brasil), y una gran parte del norte de Argentina (Chaco meridional) (Figura 4). Las formaciones vegetales están compuestas principalmente por bosque seco espinoso, con cactáceas y bombacáceas, bosques de quebracho (*Schinopsis*



Figura 4. El área color verde indica la región del Gran Chaco en América del Sur.

y *Aspidosperma*), así como de sabanas aisladas, frecuentemente asociadas con dunas de arena. La palmera típica del bosque seco espinoso es *Trithrinax schizophylla*, pero se encuentra también *Syagrus romanzoffiana* y *Acrocomia totai* (Moraes 2007). Sobre los suelos más húmedos, inundados durante la temporada de lluvias, se desarrollan extensas poblaciones de *Copernicia alba*. El nombre común de esta palmera justamente karandá'y, en tupi-guaraní significa "palma de agua" (Amador 2006) (Figura 6a).

En la subregión del Chaco Oriental o Chaco Húmedo se da una estrecha vinculación entre las distintas formas del paisaje y la vegetación que se desarrolla en ellas. Las comunidades vegetales se encuentran condicionadas por el

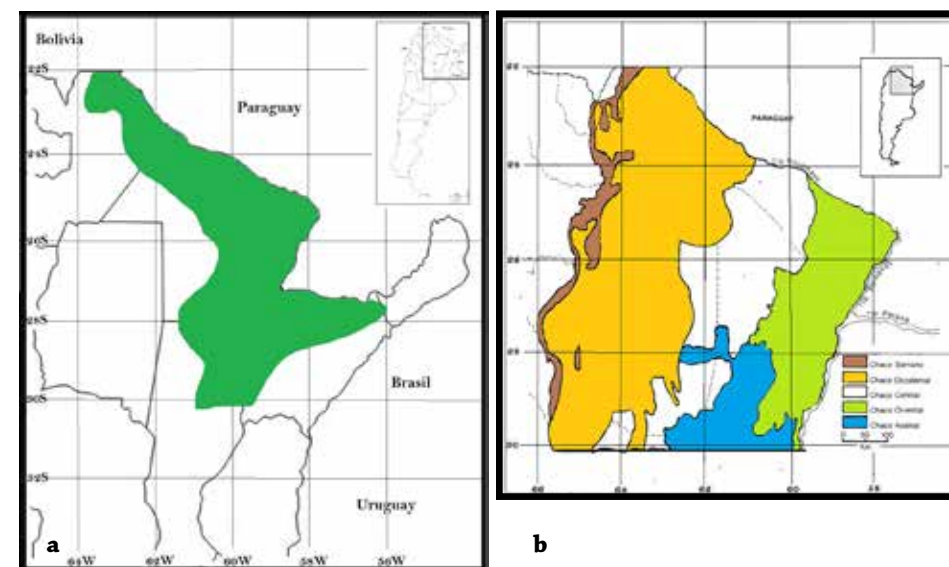


Figura 5. a) El área señalada en verde indica la distribución geográfica de *Copernicia alba* en Argentina. Fuente: Dimitri (1997). b) Ubicación de las subregiones fitogeográficas del Chaco en Argentina. Fuente: Morello y Adámoli (1968).

TERCERA PARTE

gradiente topográfico que ocupan, y éste está relacionado, a su vez, con el gradiente de inundación (Morello y Adámoli 1967, 1968 y 1974) (Figura 5b).

El monte fuerte o quebrachal constituye la comunidad florística más importante. En este bosque predominan las siguientes especies: *Schinopsis balansae* (quebracho colorado chaqueño); *Aspidosperma quebracho-blanco* (quebracho blanco); *Caesalpinia paraguariensis* (guayacán); *Prosopis nigra* (algarrobo negro); *Prosopis alba* (algarrobo blanco); *Ziziphus mistol* (mistol); *Geoffroea decorticans* (chañar) entre muchas otras especies. Se trata, en general, de un bosque semi-xerófilo con árboles caducifolios, que se encuentra en las posiciones altas e intermedias del terreno.

En tierras altas, sobre suelos arenosos a húmedos pero casi nunca anegables, se desarrollan los pastizales. En ellos crecen numerosas especies herbáceas, entre las que predominan gramíneas como *Andropogon lateralis* (paja colorada); *Schizachyrium spicatum* (cola de zorro) y *Elionurus muticus* (espartillo). Estos campos altos y pajonales suelen sufrir incendios, luego de los cuales aparecen especies que florecen inmediatamente, como *Calea cymosa*, *Turnera grandiflora*, *Aspilia pascaloides*, etc.

En sectores topográficamente más bajos y que en épocas de grandes lluvias se inundan parcialmente, se encuentran las sabanas y los palmares. Las sabanas de tierras altas arenosas están salpicadas de paratodo (*Tabebuia aurea*), oreja de negro o timbó colorado (*Enterolobium contortisiliquum*), seibo de tierras altas (*Erythrina dominguenzii*) y tatané (*Chloroleucon tenuiflorum*) en lugares más húmedos. En las

sabanas anegadizas de interfluvio, intermedias en cuanto a posición topográfica y periodicidad de inundaciones, sobresalen el toro-rata-í o palo cruz (*Tabebuia nodosa*), la palma blanca o caranday (*Copernicia alba*) en grandes extensiones, la cinacina (*Parkinsonia aculeata*) que generalmente aparece en lugares intervenidos, tusca o aromito, timbocillo, acacia mansa, algunas enredaderas (*Ipomea* sp.) que crecen sobre gramíneas y trepan por los árboles y fundamentalmente el espinillo o ñandubay (*Prosopis affinis*).

Los pajonales de interfluvio están organizados de acuerdo a la altura del pelo del agua y la duración del anegamiento. Del pastizal de espartillo (*Elionurus muticus*) que cubre los llamados “campos altos”, se baja suavemente al paja-amarillar de *Sorghastrum setosum* y a los pajonales de paja techadora (*Panicum prionitis*) y de paja boba (*Paspalum intermedium*) para ceder territorio a vegetación anfibia de borde de estero o laguna ordenada de afuera adentro por el pirizal (*Cyperus giganteus*), el totoral (*Typha latifolia* y *T. dominguenzii*) y peguajosal de *Thalia* sp. hasta llegar al embalsado que son islas flotantes móviles, con suelos orgánicos limosos asentando en matas de raíces que se van descomponiendo hasta transformarse en embalsados (Alberto 2007).

En las sabanas la superficie se encuentra cubierta por un tapiz de especies herbáceas, con especies leñosas distanciadas entre sí, por lo que adquiere una fisonomía más bien abierta; entre las leñosas se encuentran: *Prosopis affinis* (ñandubay o espinillo), *Astronium balansae* (urunday) y *Diplokeleba floribunda* (palo piedra).

Los palmares de *Copernicia alba* crecen en parcelas casi puras, con un dosel abierto y

un denso tapiz herbáceo en la superficie, en suelos alcalinos y salobres (Figura 6b).

Entre el monte fuerte, las sabanas y los palmares, existe muchas veces una zona de transición donde se presenta un bosque bajo abierto, en el que coexisten árboles de menor porte, palmeras y arbustos (Figura 6c). En los albardones más desarrollados se extienden, formando una estrecha franja, las selvas en galería. Estas tierras tienen un alto relieve positivo y permiten la instalación de especies leñosas que no pueden prosperar en las áreas inundables (Figura 6d).

En los terrenos más bajos, de suelos arcillosos, se encuentran los ambientes acuáticos representados por los esteros,

las cañadas y las lagunas, donde el suelo permanece cubierto de agua de nueve a once meses al año e impide el desarrollo de árboles. En estas zonas se puede hallar *Sorghastrum setosum* (paja amarilla), *Paspalum intermedium* (paja boba), *Panicum prionitis* (paja de techar), *Cyperus giganteus* (pirí), *Schoenoplectus californicus* (junco) y *Thalia geniculata* (pehuajó) (Morello y Adámoli 1967, 1968 y 1974).

En la figura 7 se puede observar un perfil topográfico y la fisonomía vegetal que se desarrolla en cada sector (Alberto 2007)

Dinámica de humedales

A pesar que se ha producido mucha información biológica/limnológica, todavía estamos lejos de conocer de qué manera



Figura 6. a) Palmar de *Copernicia alba* durante la potamofase (fase de aguas altas). b) El palmar durante la limnofase (fase de aguas bajas). c) Zona de transición entre Monte Fuerte y Palmares. d) Selva en galería. Fotos: E. Harvey (a y b), J. A. Grassia (c y d).

J. A. Grassia

TERCERA PARTE

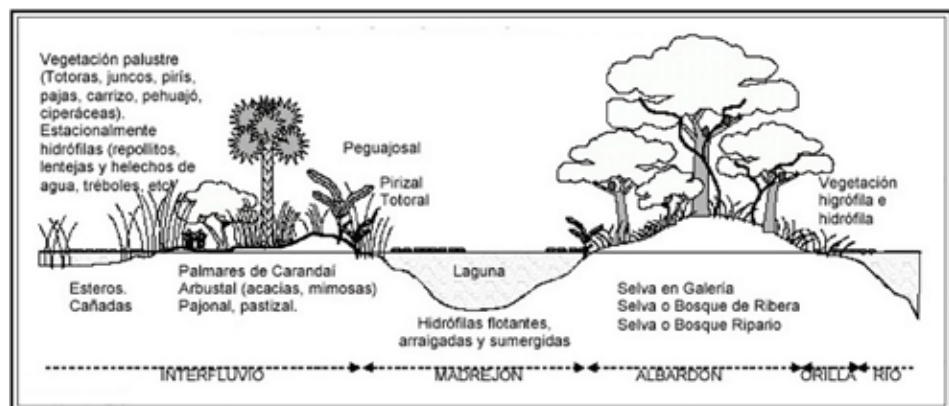


Figura 7. Fisonomía vegetal del Chaco Oriental o Chaco Húmedo. Fuente: Alberto (2007).

y en qué magnitud las alteraciones hidrológicas pueden comprometer peligrosamente la estabilidad de los paisajes de las planicies inundables (Malvares 1999). Cambios drásticos del régimen hidrológico pueden producir cambios en la distribución y abundancia de la vegetación. Estos cambios pueden generar cambios en la tasa de retención de sedimentos, y también cambios en el régimen del oxígeno disuelto en los cuerpos de agua. Estos últimos derivan en modificaciones en la tasa de mineralización de la materia orgánica y en la disponibilidad temporal de los nutrientes liberados en el proceso.

Tanto la vegetación acuática como la palustre de un valle de inundación tienen una rica fauna de invertebrados asociados, que son la principal fuente alimenticia para muchos peces. La calidad y cantidad de organismos que habitan en estas plantas, depende en gran medida de la composición y abundancia de la vegetación, por lo que cambios en el patrón de organización de esta vegetación derivaría en consecuencias desfavorables para la

oferta alimentaria de peces, aves y otros organismos que viven a expensas de la fauna fitófila.

Una de las amenazas que enfrentan los humedales es la modificación de sus perfiles por depósito de sedimentos y por drenaje. El sobrepastoreo, la extracción de leña y el uso de tierras y pastos para la construcción de viviendas, disminuyen la cubierta vegetal incrementando el riesgo de erosión hídrica de los suelos. El problema es aún más complejo en los ríos y en humedales con movimiento horizontal del agua, debido a que los cambios no ocurren en forma de ciclos (los ciclos biogeoquímicos no son ciclos dentro del sistema) y también porque los flujos de energía y materiales ocurren como “pulsos” con fases de aguas altas (inundación) y de aguas bajas (sequía).

Los requerimientos de predictibilidad de los organismos están en relación con el tiempo de vida. Décadas para los árboles; lustros para los peces; días para el plancton (organismos, principalmente

microscópicos, flotantes o sumergidos). Como consecuencia, es habitual encontrar agrupaciones de organismos que tienen adaptaciones individuales y patrones poblacionales mejor ajustados a la variabilidad hidrométrica en diferentes sectores de la planicie inundable. Prácticamente todos los procesos que acontecen en los grandes humedales tienen relación positiva o negativa con la frecuencia, duración, magnitud y otras características de la secuencia de potamofase (fase de aguas altas) y limnofase (fase de aguas bajas). El transporte y deposición de sedimentos; la colonización, producción y descomposición de la vegetación herbácea y leñosa;

el consumo y mineralización de la materia orgánica; la actividad migratoria de los organismos, la pesca, las actividades de los pobladores del río, el turismo y otros flujos están ajustados al régimen pulsátil del río. Todas las funciones vitales de las plantas están condicionadas por la dinámica del agua. Hay numerosas pruebas del sincronismo entre el desarrollo de determinados procesos bióticos (germinación, crecimiento, floración, fructificación y dispersión de las semillas) y los eventos hidrológicos (Figura 8a). Debido a que el régimen hidrológico de la cuenca está condicionado por procesos aleatorios (como son las precipitaciones), no puede



Figura 8. a) La germinación se produce al comenzar el período de aguas bajas. b) Las lluvias son un fenómeno aleatorio que condicionan la cuenca. c) *Victoria cruziana*, las alteraciones en las fases de los pulsos pueden producir desapariciones transitorias o definitivas en algunas especies vegetales y animales. d) Cuando la fase de aguas altas incrementa su duración, las bioformas flotantes tienden a dominar el entorno. Fotos: J. A. Grassia (a), E. Harvey (b, c y d).



J. A. Grassia

TERCERA PARTE

haber una relación temporal de 1:1 entre la biota y el régimen hidrológico, especialmente cuando la magnitud de fluctuación de año en años y más aún entre décadas, determina desfases importantes en la frecuencia, duración, intensidad, y estacionalidad con que ocurren los eventos hidrológicos (Figura 8b).

Cuando una población de plantas o de animales, es interferida en alguna de sus funciones vitales por alteraciones significativas de los pulsos, tarde o temprano será desplazada o eliminada del sistema. Esta alteración estructural ocurre en la naturaleza en forma temporal como consecuencia de sequías o inundaciones extraordinarias (ejemplos son *Victoria cruziana*, *Phyllanthus fluitans*) en las planicies inundables de Sudamérica (Figura 8c). De hecho, muchos organismos de vida larga (árboles, peces) atraviesan periodos adversos en los cuales no se reproducen o no crecen.

La frecuencia de las fases resulta una componente de la dinámica de aportes hidrológicos y de la geomorfología de cada sección del río en las distintas ecorregiones, por lo que dentro de un mismo ciclo hidrológico la frecuencia con que ocurren los periodos de suelo seco o inundado son potencialmente distintos para una misma sección y también para un mismo caudal hídrico en distintas ecorregiones.

La frecuencia de las fases regula fundamentalmente el crecimiento de las plantas en sus primeras etapas. Un aumento de la frecuencia del suelo inundado en determinado punto podría significar que las plantas ya germinadas no alcanzarán la altura suficiente para no ser sumergidas por el agua en la próxima fase de inundación. En forma análoga, si se repitieran

con mayor frecuencia los periodos de suelo seco, podría alterarse el almacenaje de agua en el suelo, y las plantas sufrir situaciones de estrés hídrico a las que no pudieran sobrevivir. Los cambios en la intensidad de las fases (asociados en buena medida a la duración de las mismas) son determinantes de la estratificación y complejidad de la vegetación, especialmente en los tres primeros metros de altura sobre el suelo. La intensidad, tanto de inundaciones como de sequías extremas, controla el desarrollo del denominado "sotobosque" (o sea el complejo biótico formado por plantas y animales), el cual puede desaparecer totalmente en los bosques monoespecíficos y aún en los bosques pluriespecíficos de las partes más altas. El aumento de la frecuencia de las fases de inundación determina el escomondado (poda, pérdida, eliminación) de las ramas inferiores de las plantas, con lo cual el fuste libre de los árboles es más largo dado que las copas generalmente están formadas por un tallo principal y ocupan sólo el cuarto superior del árbol.

La regularidad de los eventos hidrológicos en el Paraguay-Paraná es decreciente desde el Pantanal al Delta del Paraná. Mayor regularidad está asociada en el Pantanal a un régimen hidrológico de una única fuente de variabilidad: lluvias dentro del sistema (Adámoli 1986). Variabilidad baja es equivalente a ambiente más predecible, que determina menores tasas de cambio en el paisaje.

La amplitud de los pulsos (o de sus fases) equivale a su duración en determinada posición del bosque de inundación. La presencia y la abundancia de muchas plantas en los sistemas fluviales están condicionadas por la duración de las fases más que por otros atributos del pulso. La amplitud de fase también condiciona el

espectro biológico de la vegetación. En tanto aumente la duración de la potamofase, tenderán a dominar las bioformas flotantes en las lagunas y bañados del río. Cuando la limnofase (fase de sequía) tiene una duración superior a la normal, comienzan a dominar las bioformas arraigadas emergentes. La potamofase favorece el crecimiento de las plantas de *Scirpus* que alcanzan ventajas en la colonización de los cuerpos de agua (Figura 8d).

Fenología

Copernicia alba florece en dos oportunidades durante la temporada. La primera ocurre entre mediados de agosto y finales

de octubre y la segunda comienza a finales de febrero. Las flores tienen un aroma fragante y potente. En la primera floración, abundante y prolífica, se producen inflorescencias de color amarillo pálido, de hasta 1,8 m, interfoliares, erectas, guardando un ángulo entre 30° y 45° con el eje del estípote (Figura 9a). En la segunda, florecen los individuos ya añosos y que no florecieron con el resto del palmar a comienzo de la temporada. Sus inflorescencias son pocas, reducidas en tamaño y vigor, no superando 1,20 m de largo.

La producción de frutos comienza a principios de octubre, cuando algunos

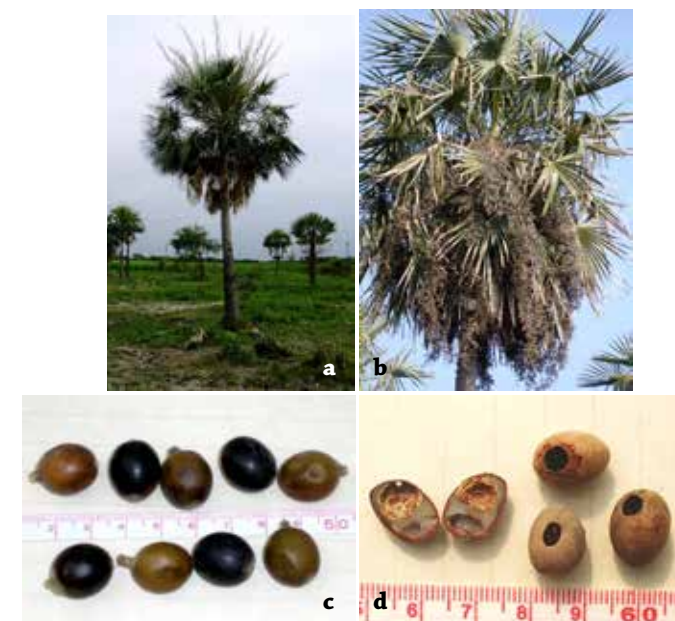


Figura 9. a) Al comenzar la floración las inflorescencias sobresalen por lo alto del follaje, erectas y casi verticales. b) Debido al peso de los frutos las infrutescencias penden por debajo de las hojas. c) Es común que se desprendan frutos negros o marrones parasitados por insectos. d) Las larvas de los insectos se alimentan del endosperma de las semillas y del embrión haciéndolas inviables. Fotos: J. A. Grassia.



J. A. Grassia

TERCERA PARTE

individuos aun están floreciendo, lo cual genera una superposición de infrutescencias e inflorescencias que facilita la polinización debida a la visita de variados insectos. Los frutos inmaduros color verde, ovoide y cubierto por un tomento amarillo-blancuzco son visitados por avispas y dípteros que los parasitan depositando huevos en ellos y dañándolos. La maduración continúa hasta principios de mayo donde la fruta ya tiene el tamaño definitivo de aproximadamente 1,3 cm de diámetro y el color vira al verde oscuro y la fruta se torna brillante, esférica, turgente y lisa, perdiendo el tomento juvenil (Figura 9b). Es habitual hallar un número variable, según la temporada, de frutos color marrón y/o negros sujetados muy débilmente a las raquillas, lo cual los torna inviables ya que suelen caer de la palma y que están parasitados por larvas que se alimentan del endosperma de la semilla (Figuras 9c y 9d).

La presencia de avispas y abejas melíferas señala la antesis y delatan la acción de estos polinizadores. Es destacable la participación de las cotorras monje o cotorra argentina (*Myiopsitta monachus*) que al habitar y construir los nidos comunitarios en las palmas colaboran con la polinización y dispersión. Otros dispersores importantes son los ñandúes (*Rhea americana*) los cuales se alimentan de los frutos que cuelgan de las palmas bajas, dando grotescos, aunque altos, saltos para alcanzarlos.

Una vez caídas, es el ganado el que dispersa las semillas, ya que se alimenta con las frutas diseminadas al pie de las palmas y luego las regurgita y/o defeca en su marcha hacia los dormideros. También es el ganado el que actúa como depredador de la especie al pisotear y ramonear las hojas de los individuos jóvenes.

Dinámica de palmares

Esta es la especie más resistente al frío del género *Copernicia*, llegando a tolerar sin ningún daño temperaturas mínimas entre -5°C y -7°C . Es práctica habitual quemar los palmares en épocas de sequías para eliminar los restos foliares marcescentes de las palmeras y ramazones espinosas de tal forma de facilitar el posterior ingreso para talar las palmas con destino a la confección de postes, ya sea para el propio uso o venta a terceros. La quema del palmar también se utiliza como una herramienta de manejo en la producción ganadera, dado que poco tiempo después de la quema, al producirse el rebrote del estrato herbáceo, el valor nutritivo y la concentración de nitrógeno y de proteína bruta alcanzan sus niveles máximos.

Después de los incendios, las palmas pierden las hojas secas y los restos de vainas foliares y sus troncos quedan lisos, y pocas son las palmas que mueren por el fuego (Figura 10a). En algunos casos (bastante frecuentes) la yema apical resulta dañada y la palma ramifica. Se ha encontrado casos de ramificaciones dicotómicas sin daños apicales evidentes (Figura 10b). Si bien el fuego no daña las palmas adultas que permanecen en pie, los renovales quedan heridos de muerte haciendo que el palmar pierda continuidad en su regeneración.

Es evidente que una especie que produce abundante cantidad de semillas útiles, como hemos contado (9.760 por año e individuo), lo hace como estrategia de preservación de la especie ante los depredadores, los malos suelos, las inclemencias del clima (sequía e inundación) y los incendios estacionales naturales o no y posiblemente por falta de condiciones apropiadas para la germinación en estado natural.

El hecho de que sea frecuente la observación de palmas creciendo en grupos apretados de 5-8 individuos de distintas edades y estados de desarrollo, estaría indicando que a pesar del volumen de

semillas que caen de las palmas madres sólo germinan unas pocas, ya sea por la actividad del ganado, la dureza del suelo, la falta de humedad o por el arrastre del agua en épocas de inundaciones. También



Figura 10. a) A pesar de que *Copernicia alba* es resistente a los incendios, algunas lo pagan con su vida. b) El fuego suele dañar el meristema apical provocando ramificaciones en las palmas. c) Frecuentemente al bajar las aguas arrastran sedimentos y dejan expuestos los sistemas radiculares provocando la caída de algunos ejemplares. d) El ganado entierra las semillas y se alimenta de los ejemplares jóvenes. Fotos: J. A. Grassia (a, b y d), A. Guardatti (c).



J. A. Grassia

TERCERA PARTE

son observables en los palmares algunas zonas específicas donde las semillas son arrastradas por el agua y quizás donde el suelo y la humedad sean favorables para la germinación. En estos sitios se nota claramente una gran aglomeración de plantas juveniles. Contrario a lo anterior, no es frecuente ver plantas jóvenes en áreas de inundación permanente o de larga duración. Solo puede verse algunos adultos creciendo en semi-alturas. Evidentemente, el fuego cumple una función de limpieza y selección de individuos. Por un lado quema los restos marcescentes en los tallos y hojarasca que impiden el contacto de las semillas con el suelo y por otro daña considerablemente las plántulas y ejemplares juveniles que pocas veces soportan estos incendios.

Por su parte, las inundaciones también tienen su efecto sobre el palmar. Dispersan las semillas a mejores ubicaciones. Producen la germinación ya que las lluvias ocurren durante la temporada cálida y frutos maduros y permiten el avance de las raíces jóvenes en el barro, pero también socavan el terreno produciendo desplazamientos de tierra y caída de palmas adultas, tal como es fácil ver dentro del palmar (Figura 10c). Otro factor importante es el ganado, que si bien dispersa las semillas, también las entierra con su pisoteo y se alimenta de las hojas tiernas de las palmas juveniles en épocas de escasez de pasturas destruyendo los brotes apicales (Figura 10d).

Multiplicación, cultivo y trasplante

Al igual que todas las palmas, *Copernicia alba* se multiplica por semillas que germinan en aproximadamente 30-45 días si se las cosecha bien maduras. Para acelerar la germinación, se recomienda quitar el exocarpio y mesocarpio y remojar

las semillas limpias en agua a temperatura ambiente durante 5-7 días. Sembrar en turba o arena en almácigos de no menos de 10 cm de profundidad. La temperatura recomendable esta entre los 30 °C y 35 °C. Trasplantar a envase individual cuando emerge la aerófila. Esta tarea debe ser realizada con sumo cuidado ya que es una especie muy sensible a los trastornos en sus raíces y es común la pérdida de ejemplares recién trasplantados. En los cultivos comerciales es aconsejable cultivarlas en macetas ya que al plantar en el suelo la palma desarrolla un gran, y extremadamente sensible, sistema radicular que no tolera los disturbios del trasplante. Al igual que muchas de las especies del género *Sabal* (Broschat y Donselman 1984 a y b), *C. alba* debe reconstruir totalmente su sistema radicular cuando se la extrae del terreno para su envasado o cambio de sitio. Se recomienda cortar sus raíces por etapas, dejando pasar algo más de un mes entre cortes para dar tiempo a la regeneración del sistema radicular. Antes de la extracción, realizar una poda severa de la corona de hojas. Los individuos recién extraídos y envasados, deben quedar en reposo, a la sombra, durante todo el tiempo necesario hasta que comiencen a brotar nuevamente (Figuras 11a y 11b).

Usos

Su madera es aprovechable solamente cuando la planta es adulta y tiene el fuste liso y sin hojas. La madera es más compacta y lignificada en la periferia del fuste, que en el centro. Tiene un peso específico de 970 kilogramos por metro cúbico en verde y de 635 en seco (Atencia 2003). La madera aserrada en tablas y cepillada tiene un aspecto hermoso, ya que las vetas oscuras contrastan con las de color castaño. En Bolivia se usa la madera cepillada para revestimientos muy vistosos.



J. A. Grassia



Figura 11. a) Distintas etapas de la germinación. b) Extracción desde el terreno cortando las raíces por etapas. Fotos: J. A. Grassia.

Los troncos se usan para postes de alumbrado, horcones, postes del tendido eléctrico y telefónico, entre otras utilidades (Figura 12f). También se usan para las bases de rumas de algodón en las desmotadoras. Se han hecho pruebas para el uso de la madera para parquet con resultados positivos, pero se debe emplear maquinaria especial por el alto contenido de sílice de la madera.

Es una palma típica de los potreros naturales de la región chaqueña. En muchos lugares estas palmeras son los únicos árboles que dan algo de sombra. En la base del pecíolo produce una cera que en otras épocas era aprovechada para fabricar velas.

De las fibras de las hojas se confeccionan sombreros y otros artículos artesanales. Aunque no es muy frecuente pueden encontrarse alfombras de fibras de karanda'y. Los cogollos son comestibles y los frutos son consumidos por la población chaqueña.

La extensa época de las floraciones es aprovechada por los productores apícolas para la obtención de mieles monoflorales

de alta calidad y pureza, que ubican sus colmenas en la zona de palmares. Estudios realizados en la Provincia de Formosa indican que al menos el 45% de las muestras de miel recolectadas, contienen polen de *Copernicia alba* y que el 5% de las mieles son mixtas de *C. alba* (43%) y *Sagittaria montevidensis* (29%) (Cabrera 2006). Por su parte, Salgado (2006), determinó la existencia de mieles monoflorales de *Copernicia alba* en la provincia del Chaco.

Las comunidades originarias, que aún habitan extensas áreas del gran Chaco, encuentran numerosos usos y beneficios en esta especie ancestral. El tronco para la construcción de viviendas (ya sea como tejas, paredes, tijeras, canaletas para el agua) (Figuras 12c, 12d y 12e), para construcción de bretes y corrales. El cogollo como alimento al estilo del palmito; la raíz para artesanías y parte del pecíolo de la hoja como cuchara. Las hojas muy tiernas, casi amarillas, para lazo, freno de caballo, artesanías; las hojas verdes, para envolver objetos por los cazadores, para apoyar el recado y como camuflaje para cazar ñandúes. Para cestas, canastos, macetas, respaldos y asientos de sillas y para confeccionar arreglos florales fúnebres

TERCERA PARTE

(Figuras 13a, 13b, 13c y 13d). La hoja seca o la flor seca como antorcha para encender pilas de hojarasca, nidos de lechiguanas o termitas, para humear los panales de abejas para extraer la miel. La flor amarilla es un indicativo de la estación: se acerca la época de cosecha del Algarrobo y la miel.

Las semillas bien maduras (negras) son muy ricas en grasa, comestibles también. Por todo ello ven a esta palma como una suerte de padre de las comunidades.

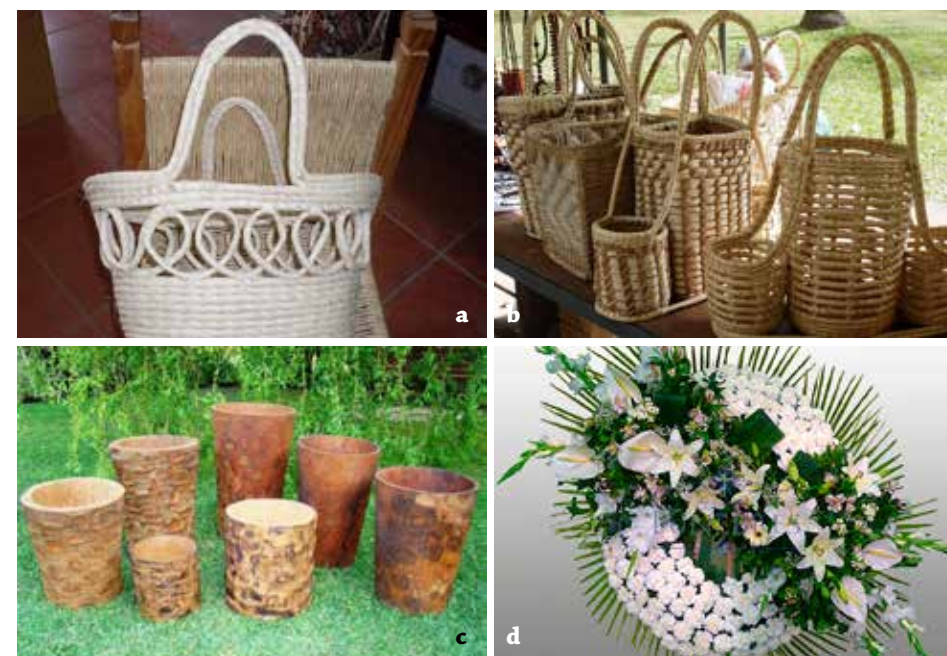
Por otro lado, en Paraguay se utiliza *C. alba* para la realización de muebles

rurales, para la fabricación de artesanías como sombreros, bolsones, carteras, abanicos y pantallas de lámparas. La explotación forestal de palmas Carandá para el periodo 1991-1997 fue de 22.300 toneladas, lo cual equivale a aproximadamente 10.600 palmas por año (FAO 2001). En Bolivia se reporta el empleo de troncos de *C. alba* para postes de alambrados, de teléfonos, electricidad y en construcciones rurales (Moraes 1991). En relación a su empleo como especie ornamental, las dificultades que esta especie presenta en el trasplante de ejemplares adultos, restringen considerablemente su utilización. Sin embargo, la resistencia

al frío, sequías, inundaciones y suelos de mala calidad, hace de *Copernicia alba* una palmera ideal para aquellas ubicaciones de climas y condiciones de cultivo difíciles y justifican los esfuerzos por cultivarlas y trasplantarlas. El tronco inerme, la corona esférica muy ornamental y ordenada, la coloración glauca, la ausencia de grandes frondas secas colgantes y las comparativamente pequeñas hojas, hacen de *C. alba* una especie adecuada tanto para alineaciones, grupos o individuos aislados, siendo muy utilizadas en el diseño de parques y jardines así como en veredas, centros de avenidas, rotondas y parterres en general (Figuras 12a y 12b).



Figura 12. a) y b) El tallo erecto, delgado y la copa circular y glauca de *Copernicia alba* la hacen muy apreciada como ejemplar ornamental. c), d) y e) Usos rurales de los troncos para viviendas. f) Tala del palmar para distintos usos de los troncos. Fotos: J. A. Grassía.



Figuras 13. a) y b) Canastos, cestas y muebles con fibras de *Copernicia alba*. c) Macetas con troncos tallados. d) Ofrendas florales fúnebres con respaldo de hojas de *C. alba*. Fotos: J. A. Grassía.

J. A. Grassía

TERCERA PARTE



J. A. Grassia

Discusión y conclusiones

Las sabanas hidromórficas se desarrollan en la región del Gran Chaco sobre suelos muy estructurados y duros en seco, arcillosos, anegables, y salobres, siendo los periodos de inundación muy variables y dependientes, casi en exclusiva, de la arbitraria ocurrencia de las lluvias estacionales.

La especie leñosa y casi única en el estrato superior, a condición de que no hubiera modificación antrópica, es la palmera *Copernicia alba*, acompañada de un rico estrato herbáceo, con especies que pueden soportar asfixia en los suelos por un periodo corto de tiempo. Son propias de las subregiones fitogeográficas Chaco oriental o Chaco húmedo en los valles de inundación de los ríos Paraná, Paraguay y Bermejo, sobre ambas márgenes, aunque en algunas áreas de la región Central aún permanecen, como formaciones relictuales, debido a las modificaciones ambientales hechas por el hombre para el aprovechamiento de zonas naturales para usos agronómicos. En la mayor parte de su área de distribución, estos palmares boscosos han sido transformados en sabanas-palmares por acción del ganado, el fuego, los cultivos y las construcciones hidráulicas que modifican los niveles y escurrimientos del agua, que a su vez, alteran indefectiblemente la ecología de los palmares. A primera impresión pareciera que la resiliencia de *Copernicia alba* a las perturbaciones mencionadas es lo suficientemente alta como para que la especie siga conservándose sin indicios de disminución significativa que la ponga en riesgo de extinción. Sin embargo, mayores estudios orientados a verificar la efectiva tasa de renovación de los palmares deben hacerse para poder tener un conocimiento más certero de la situación.

Bibliografía

- Adámoli, J. 1986. A dinâmica das inundações no Pantanal. Pp. 51-62. En: Anais do primeiro simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal. Embrapa-DDT, Brasília.
- Alberto, J. A. 2007. El Chaco oriental y sus fisonomías vegetales. Instituto de Geografía. Facultad de Humanidades. Universidad Nacional del Nordeste (Argentina). 14 pp.
- Amador, G. A. 2006. Composição Florística e caracterização estrutural de duas áreas de carandazais nas sub-regiões de Miranda e Nabileque, Pantanal Sul MatoGrossense, Brasil. Campo Grande. Dissertação Mestrado em Ecologia e Conservação, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul. 56 pp.
- Atencia, M. E. 2003. Densidad de maderas (kg/m³) ordenadas por nombre común. Instituto Nacional de Tecnología Industrial (INTI)- Centro de investigación y desarrollo de la industria de la madera y afines (CITEMA). 8 pp.
- Broschat, T. K. y H. M. Donselman. 1984a. Root regeneration in transplanted palms. *Principes* 28: 90-91.
- Broschat, T. K. y H. M. Donselman. 1984b. Regrowth of severed palm roots. *Journal of Arboriculture* 10: 238-240.
- Cabrera M., M. 2006. Caracterización polínica de las mieles de la Provincia de Formosa - Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 8 (2): 135-142.
- Degen-Naumann, R. D. 1996. Dinámica poblacional de *Copernicia alba* Morong. Assunção: F.C.Q./UMA. 36 pp.
- Dimitri, M. J. 1997 El nuevo libro del árbol. Tomo II. El Ateneo. Buenos Aires. 124 pp.
- FAO. 2001. Estado de la información forestal en Bolivia. Información y Análisis para el Manejo Forestal Sostenible Integrando Esfuerzos Nacionales e Internacionales en 13 Países Tropicales en América Latina. Proyecto GCP/RLA/133/EC.
- Malvares, A. I. (Ed.). 1999. Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica. UNESCO. 229 pp.

- Moraes R., M. 2007. Phytogeographical patterns of Bolivia palms. *Palms* 51 (4): 177-186.
- Morello, J. y J. Adámoli. 1967. Vegetación y ambiente del nordeste del Chaco argentino, (Guía de Viaje, tramo Resistencia - Puerto Pilcomayo). IX Jornadas Botánicas Argentinas, Boletín EEA Colonia Benítez, 1967, 3: 1-75.
- Morello, J. y Adámoli, J. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino, Primera parte: objetivos y metodología. Serie fitogeográfica N°10. Buenos Aires, INTA. 125 pp.

- Morello, J. y J. Adámoli. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda parte: vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco, Serie fitogeográfica N°13, Buenos Aires, INTA. 130 pp.
- Parodi, L. R. y M. J. Dimitri. 1987. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo I. Tercera edición. 187 pp.
- Salgado, C. 2006. Flora melífera en la Provincia del Chaco. Ministerio de la Producción del Chaco (Ed.). 60 pp.



14. ¿ES POSIBLE RECUPERAR LOS PALMARES DE *Butia paraguayensis* EN EL NORDESTE ARGENTINO?

Juan José Neiff, Sylvina Lorena Casco, Nicolás Neiff
y Violeta Amancay Zambiasio

Resumen

La palma enana o yataí poñí (*Butia paraguayensis* [Barb. Rodr.] L.H. Bailey) se distribuye geográficamente en el noreste de Argentina, este de Paraguay y Bolivia, sureste de Brasil y noreste de Uruguay. El porte de esta palma, generalmente, no supera los 2 m de altura o menos, hasta ser acaulescente y medir 30 cm de diámetro en la base de su estípote. Crece en sitios que se aniegan en períodos lluviosos extraordinarios por eventos El Niño, sobre una matriz de pastizal bajo. Estos campos han sido aprovechados para la cría de ganado desde el siglo XVIII, con prácticas de quemas periódicas para favorecer el rebrote de pastos tiernos. Más recientemente, algunos palmares fueron derribados para realizar forestaciones de pinos y, en algunos sectores, las plantaciones se realizaron directamente sobre los palmares. Estas prácticas han puesto en peligro al poñí, lo que ha determinado que fueran declarados “monumento natural” en Misiones (Argentina), si bien no se conoce la posibilidad de su recuperación ni las posibilidades de su uso sostenible.

En este capítulo se señala la importancia del palmar de poñí como área de alto valor de conservación y se analiza su manejo sostenible en base a la resiliencia de esta especie.

Palabras clave. Argentina. Conservación. Palma poñí. Restauración. Tolerancia.

Introducción

Debido a su utilidad para el hombre, la familia botánica de las palmeras (Arecaceae) es la segunda más importante (dentro de las Monocotiledóneas), luego de la poáceas. Posee gran importancia paisajística, económica y nutricional; aportan alimento, material para construcción, combustible, fibras, papel, azúcar, aceite, cera (Dransfield y Uhl 1998, Bauermann *et al.* 2010), así como derivados químicos tales como jabones, perfumes, colorantes, entre otros (Chebataroff 1974). Los palmares son los paisajes de mayor extensión en la cuenca de los ríos Paraguay y Bajo Paraná (TGCC 1996, Neiff 2001).

TERCERA PARTE

Además de su importancia actual, las palmeras constituyen uno de los grupos más antiguos reconocidos en el registro fósil dentro de las monocotiledóneas (Moore y Uhl 1982, Jones 1999). Se originó a fines del Jurásico o principios del Cretácico en América del Sur y África (oeste de Gondwana), dispersándose luego hacia otros continentes (Moore y Uhl 1982).

Actualmente, las palmeras están distribuidas ampliamente por las zonas húmedas y tropicales de todo el mundo, habitando en selvas, praderas, matorrales abiertos, bosques ralos, marismas, zonas pantanosas, orillas de cauces fluviales, lagos y lagunas (Jones 1999). En el mundo se encuentran 2.700 especies, distribuidas en 200 géneros; en Argentina viven 14 especies de las cuales ocho habitan en el Nordeste (Schinini y Ciotti 2008).

Butia paraguayensis (Barb. Rodr.) L.H. Bailey (palma enana o yataí poñí) se distribuye geográficamente en Argentina (Corrientes, Misiones); Paraguay (Amambay, Caaguazú, Canendiyú, Concepción, Cordillera, Misiones, Ñembucú y San Pedro), Brasil (Mato Grosso do Sul, Paraná, Rio Grande do Sul, São Paulo) y nordeste de Uruguay (Figura 1).

En Argentina, estos palmares están incluidos en la Eco-región “Esteros del Iberá”, dentro de la zona de Lagunas y Esteros del Este (Morello *et al.* 2012), llegan a Corrientes y Sur de Misiones, siendo abundante en las Islas Apipé y Yacyretá (Neiff 1986).

Aspectos paleo-ecológicos

Los palmares de *Butia paraguayensis* son de linaje amazónico, aportados por antiguos flujos que hoy son parte de la denominada

cuenca del Plata (ríos Paraguay, Paraná, Uruguay y sus afluentes). Estos palmares ocupan paleoabancos fluviales, hoy anegables en años muy lluviosos como aquellos de los eventos El Niño (Orfeo y Neiff 2008). Así, hace 10 a 15 mil años atrás, el río Paraná cubrió los Esteros del Iberá (Neiff 2004, Orfeo y Neiff 2008), dejando como impronta vegetación de linaje Paranense (Neiff 2004), quizás en el Plioceno Superior y Pleistoceno inferior según ejemplares silicificados de palmas (Herbst 1971, Lutz 1980). Los sedimentos aportados por el río Paraná fueron atribuidos por Iriondo (1980) a la Formación Salto Chico caracterizada por “afloramientos de un régimen fluvial muy inestable, con estratos de arcillas superpuestos a conglomerados, brechas intraformaciones”. De esta manera, para comprender el escenario ecológico original hay que tener en cuenta que, durante el Plioceno

la región del Iberá (en Corrientes, Argentina), constituía una ancha planicie del río Paraná, cuyos canales trenzados estaban separados por albardones arenosos.

Movimientos dentro de la corteza terrestre transformaron la estructura del subsuelo, lo que se reflejó en superficie por una modificación de las pendientes del terreno y de la dirección del drenaje superficial en la región. Aquel río, hoy conocido como Paraná abandonó gradualmente la región del gran humedal del Iberá y del río Corriente hasta encajonarse en su cauce actual.

La zona occidental del gran humedal del Iberá, tiene lomas y medias lomas arenosas de origen fluvial de más de 50 metros de profundidad, asentado sobre basaltos de la Formación Serra Geral, que se distribuyen en posición radial,

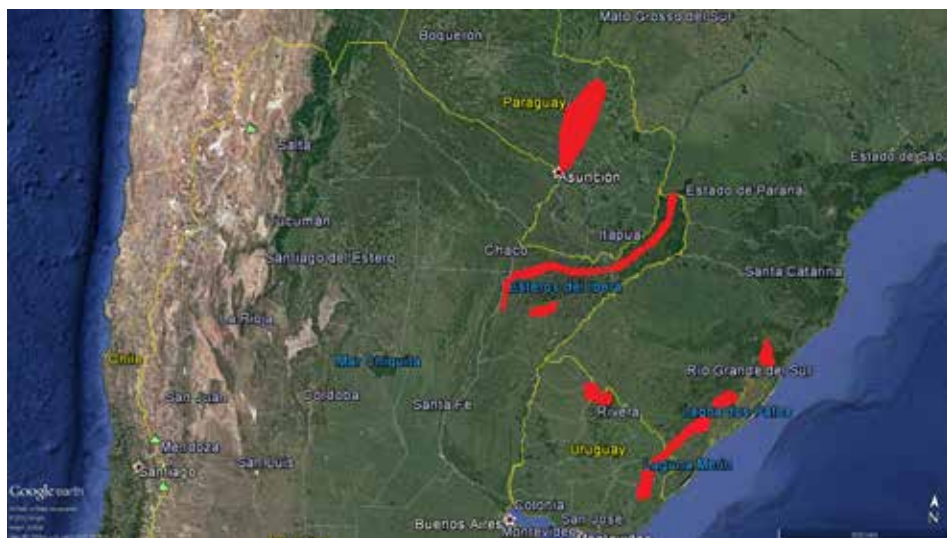


Figura 1. Distribución de *Butia paraguayensis* en el noreste argentino y países vecinos. Imagen tomada de Google Earth.



Figura 2. Imagen satelital del paleoabanco aluvial: del río Paraná, donde se encuentran los Esteros de Iberá y de Ñembucú. Tomada de Orfeo y Neiff (2008).



L. M. Mesa-S

TERCERA PARTE

con vértice en la localidad de Ituzaingó (Figura 2).

El enorme paleoabanico fluvial que forma la región del Iberá (más de 30.000 km²) se extiende también en la República del Paraguay, en la zona conocida como Esteros de Neembucú (Orfeo y Neiff, 2008; Figura 2). Se explica entonces que:

1. El área de dispersión del Poñí tome los paleoambientes fluviales de Corrientes.
2. Se encuentren también en el borde de los esteros centrales de la Isla Apipé y en otras islas del río Paraná.
3. Se encuentren en el Paraguay en el borde de los esteros de Neembucú y en las planicies lindantes con las Selvas de Mbaracayú.

Características poblacionales y fenotípicas

El nombre Yatay poñí, proviene del guaraní poñí que significa “gatear” en referencia a la baja altura de esta palma (Santos Biloni 1990). Constituyen formaciones densas de 500 a 4.000 plantas por hectárea, originadas a partir de semillas que son dispersadas principalmente por el agua durante lluvias torrenciales y también por los animales. Al pasar por el tracto digestivo los frutos se escarifican favoreciéndose en proceso de germinación. Se reconoce que las quemadas pueden producir también la escarificación de los frutos, a la vez que eliminan la cobertura herbácea que interfiere con la colonización de las palmas, al bloquear la luz incidente (EVASA 2009 y 2015).

La vegetación de estos palmares es fuertemente heliófila, con un estrato de palmas entre 1 y 2 m de alto, con menor frecuencia hasta 3 m de alto y un estrato cespitoso laxo, abierto (0,5-0,8 m de alto)

con poblaciones dominantes de flechilla (*Aristida jubata*), cola de zorro (*Sorghastrum setosum*), *Elionurus muticus* (espartillo amargo), *Paspalum notatum* (pasto horqueta) y *Axonopus compressus* (pasto jesuita). Estos pastizales, ubicados en el borde externo de los humedales, en la zona de contacto tierra/agua y han sido considerados como áreas valiosas de conservación (Bilenca y Miñarro 2004, EVASA 2009).

Características de la planta

La estructura del poñí es muy similar a la de una palma fósil encontrada en la misma área fitogeográfica –*Palmoxylon concordense*– (Lutz 1980) en areniscas de la Formación Ituzaingó (Herbst 1971), en el mismo paleoabanico fluvial. El estípote tiene parénquima central compacto con pequeñas lagunas, siendo característica la disposición helicoidal de los haces fibrosos y fibrovasculares, que es propia del género *Butia* (Lutz op.cit.).

Las características taxonómicas de *Butia paraguayensis* son presentadas por Cabral y Castro (2007). Esta palma mide entre 0,60 y 1,20 m, llegando hasta 3 m de altura, tiene entre 18 y 30 cm de diámetro, con tallo parcialmente subterráneo; estípote cubierto con bases foliares persistentes. Las hojas son de color verde-grisáceo, pinnatisectas, arqueadas, y miden entre 0,50 y 1 m de longitud, llegando hasta 1,65 m y los folíolos, dispuestos en dos planos (en V), miden entre 34 y 40 cm de longitud x 1 a 2 centímetros de ancho y están reduplicados. El pecíolo está armado con espinas marginales ascendentes y mide entre 19-y 60 cm de longitud. La inflorescencia interfoliar es más corta que la hoja correspondiente, mide de 0,45 a 1,20 m y está protegida por dos espátas (la externa pequeña y la interna tubulosa, apiculada),

de 0,40-0,45 y hasta 1 m de longitud, lisa. Flores diclinomonoicas, las estaminadas a lo largo de toda la inflorescencia, las carpeladas entre dos estaminadas, en la base sobre un eje sinuoso. La flor estaminada tiene sépalos de 2-2,5 mm longitud, pétalos de 5 mm de largo, coriáceos a leñosos, anteras de 2 mm de longitud, con filamentos de 3 mm, pistilodios 3, de 1 mm de longitud. El fruto es carnoso, esférico a aovado-apiculado, anaranjado a rojizo a la madurez; de 1,5-3 cm de diámetro (Figura 3). El endocarpio con 3 poros basales. Los granos de polen son elípticos en vista polar, elípticos o circulares en vista ecuatorial, heteropolares;

escultura muy regular, escrobiculados o fosulados (Cabral y Castro 2007).

Florece en primavera y la polinización marca la finalización de la floración y el inicio de la etapa de fructificación que culmina con la caída del fruto maduro, en el verano, entre noviembre y febrero. Los frutos son comestibles y muy utilizados por la fauna de insectos, murciélagos y mamíferos como el capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) y el tatú (*Dasypus* sp). Esta palma tiene buena producción de frutos (entre 400 a 1500 g por planta). El endocarpio es esférico, de 1,5 cm de diámetro, duro y persiste más de dos años



Figura 3. Aspecto de la palma poñí creciendo en distintos pinares. Foto inferior derecha: detalle de los frutos. Fotos: S. L. Casco.



L. M. Mesa-S

TERCERA PARTE

inalterado sobre el suelo. Además, *Butia paraguayensis*, es una especie de gran utilidad ornamental, con buen potencial para el paisajismo (Figura 3).

Butia paraguayensis crece en ambientes aluvionales jóvenes, modelados por el escurrimiento fluvial en grandes riadas. Generalmente ocupan abanicos fluviales o paleoabanicos fluviales, en posición de media loma a media loma baja. Se desarrolla sobre terrenos levemente ondulados, con suelos de textura arenosa, a franco-arenosa, profundos, de buen drenaje (Figura 4). Son, en su mayoría, Udipsamentes álficos y Hapludalfes arénicos y, en menor proporción, Paleudalfes psaménticos y Hapludalfes psaménticos (Carnevali 1994). El horizonte A,

cuando está presente, es de poco espesor y con contenido de materia orgánica menor que 1%. El perfil es poco evolucionado, con materiales poco edafizados y fácilmente deleznable.

El estrato de palmas no tiene otra especie que el poñí, posiblemente, por ser la única que puede afianzarse en un ambiente controlado por condiciones edáficas y climáticas muy exigentes para las plantas (baja retención de agua, suelos con baja capacidad de intercambio catiónico, ocurrencia periódica del fuego, ambientes esporádicamente anegables).

Por la singularidad ecológica de estos palmares, hay interés creciente en su preservación y en la restauración de las

zonas que originalmente ocupaban en su área de dispersión.

Para avanzar en los estudios sobre la conservación del poñí se deberían abordar aspectos relacionados con: (i) la calidad e intensidad de los disturbios que operan sobre los palmares y (ii) la tolerancia y la capacidad de recuperación de la palma a estos disturbios. Debido a que el primer punto escapa el abordaje de este capítulo, se hará hincapié en los aspectos relacionados a la tolerancia de estos palmares ante disturbios en el ambiente.

La tolerancia de la palma poñí

La palma poñí puede considerarse una planta euritípica por ser ampliamente tolerante a los extremos climáticos, a los efectos del fuego e, incluso, a cambios en el uso del suelo por medio de forestaciones con especies exóticas que se han realizado sobre los palmares.

Los suelos donde crece el palmar poñí son de textura común arenosa, franca

a franca-arenosa, profundos, de buen drenaje a algo excesivo, por lo tanto presentan escasa capacidad de retención de agua (Figura 5). En general, los ambientes donde se desarrolla el palmar de poñí cada 7 a 15 años atraviesan períodos de sequía extrema, que pueden extenderse por 5-10 años, como ocurriera desde 2001 a 2010, período influenciado por La Niña, en el cual los valores pluviométricos anuales estuvieron entre 100 y 300 mm por debajo de la media anual histórica (1.100 mm). A pesar de esto, no se observaron signos macroscópicos de estrés (fuerte defoliación, esterilidad completa de las inflorescencias o disminución importante en el número de frutos).

Algunas características de la planta conducen a comprender esta tolerancia a episodios de baja disponibilidad hídrica: hojas con bajo contenido de humedad; presencia de ceras que pueden evitar excesiva transpiración; arquitectura foliar; parte del estípite enterrado actuando como reserva. Sin embargo, los procesos y



Figura 4. Colonización del poñí en suelos arenosos, libres de vegetación en el establecimiento Ibicuy, en Corrientes, Argentina. Foto: S. L. Casco.

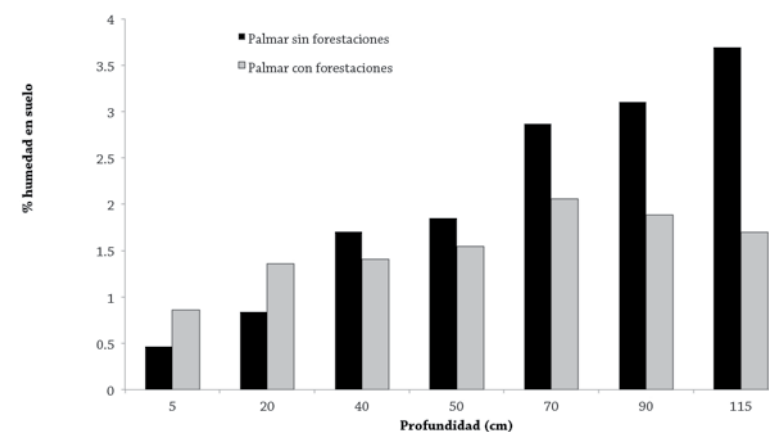


Figura 5. Contenido de humedad de suelo en los palmares con y sin forestaciones.



L. M. Mesa-S

TERCERA PARTE

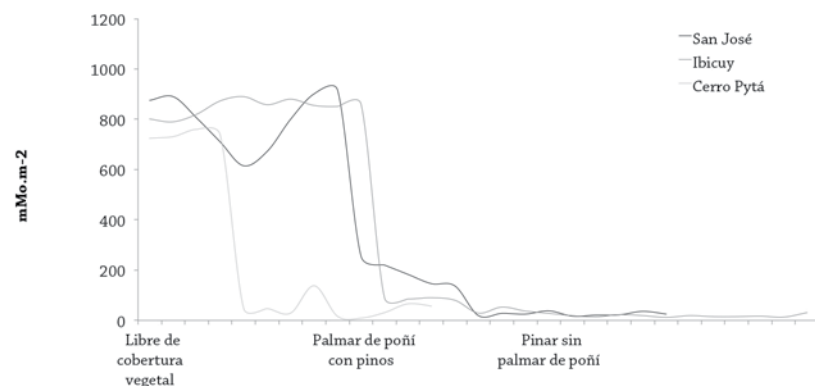


Figura 6. Radiación incidente recibida en las palmas poñí que crecen en distintas condiciones (con o sin pinos) en campos de Corrientes, Argentina. El origen de la abscisa corresponde a palmares libres de forestaciones.

mecanismos fisiológicos de tolerancia de los palmares de poñí todavía no han sido dilucidados.

Hay indicios que hacen pensar claros mecanismos de adaptación. Por ejemplo, las hojas de la palma poñí tienen 40 a 60% de agua de constitución, por lo que el volumen de agua de la parte aérea es mucho menor que el de otras plantas nativas y cultivadas de los ecosistemas adyacentes. Otro ejemplo de adaptación es notable cuando se produce la quema de pastizales para favorecer el rebrote de pastos palatables al ganado. Los palmares sufren el efecto del fuego, a menudo de corta duración, pero pueden recuperarse luego de una quema en término menor que un año.

El sistema radical es muy abundante, de tipo fasciculado y las raíces pueden ocupar un volumen semejante a un cilindro de 1,5 m de diámetro, distribuidas hasta 1,5 m de profundidad. Esta característica le permite a la planta buen aprovechamiento de la humedad del suelo. La mayor

concentración de raíces se encuentra entre 0,5 y 1,0 m de profundidad, en el estrato del suelo donde se retiene la humedad por más tiempo.

Otra característica importante para valorar la tolerancia de la planta es el amplio rango de energía incidente que recibe. En abras de pastizales donde las palmas constituyen el estrato más alto, reciben cerca de 2.000 μmoles de fotones. m^{-2} en un día diáfano de verano. Sin embargo, en sitios donde se forestó con pinos, sin derribar el palmar de poñí, el dosel de un pinar cubrió 70-80% de la canopia (plantación de 12-13 años en el momento de la medición), donde las palmas sólo reciben radiación directa del sol al mediodía y durante unas horas (Figura 6).

En pinares cercanos a su turno de corte, donde los niveles de radiación que llegan al suelo son muy bajos, se ha observado la germinación de la palma poñí. Esto último tiene una gran relevancia en la

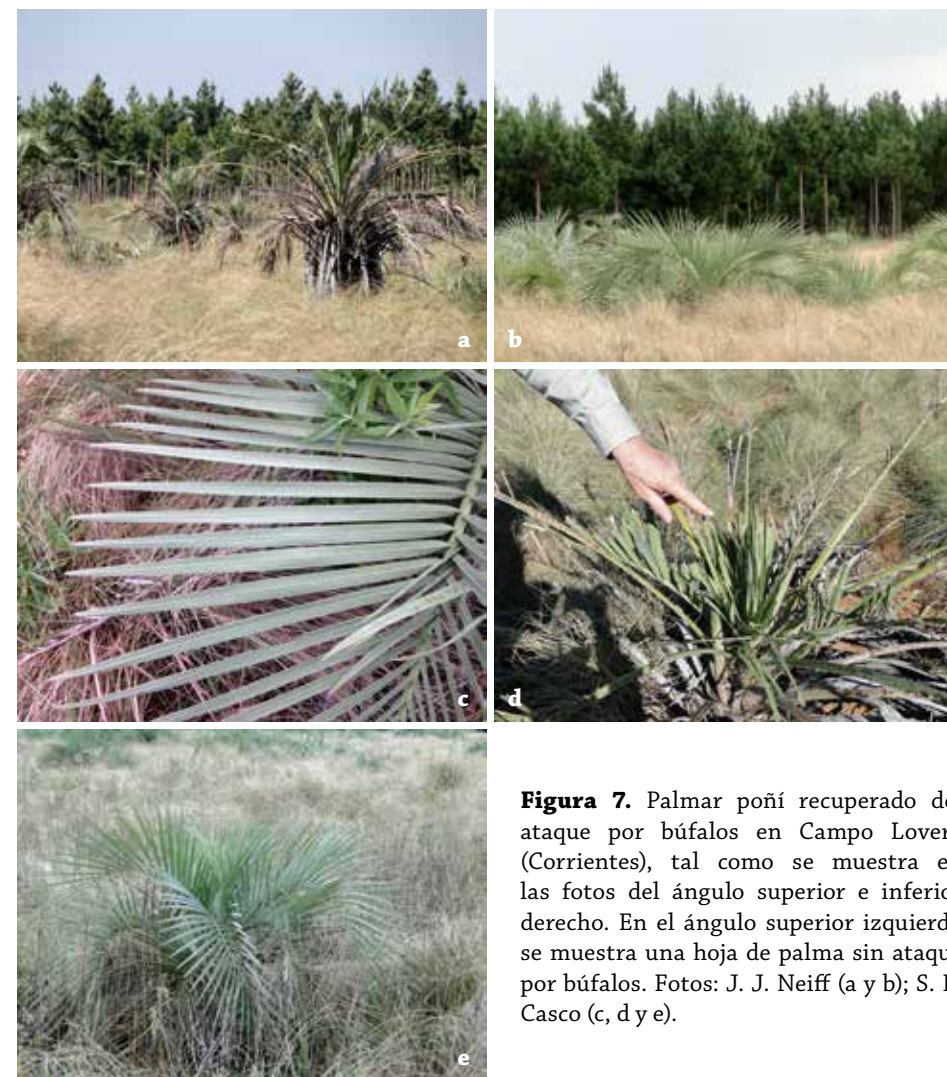


Figura 7. Palmar poñí recuperado del ataque por búfalos en Campo Lovera (Corrientes), tal como se muestra en las fotos del ángulo superior e inferior derecho. En el ángulo superior izquierdo se muestra una hoja de palma sin ataque por búfalos. Fotos: J. J. Neiff (a y b); S. L. Casco (c, d y e).

colonización del palmar luego del turno de corte de la forestación.

Se observó también que el pastoreo por búfalos produce un fuerte impacto sobre las plantas de palma, ya que estos animales consumen preferentemente los segmentos

de las hojas de palma, con poca presión de pastoreo en el tapiz cespitoso bajo (Figura 7). El 90% de las plantas fueron ramoneadas por estos animales y el 20% de las hojas resultaron quebradas por su raquis. Para evaluar la recuperación de las plantas de poñí se retiraron los animales y se



L. M. Mesa-S

TERCERA PARTE



L. M. Mesa-S

reservó el área atacada mediante clausura. Pudo constatarse una activa fase de recuperación en el lapso de un año, observándose que el porcentaje de plantas muertas fue menor que 2% (EVASA 2015).

Manejo sostenible de los palmares de poñí remanentes

En términos del manejo sostenible el mantenimiento de las áreas de poñí en sus condiciones prístinas, no debiera significar lucro cesante para los propietarios de los campos, toda vez que es viable el desarrollo del *turismo natural* dentro de un circuito que permita mostrar, además otros ecosistemas valiosos como lo son los bosques hidrófilos y los humedales que han sido declarados Áreas de Alto Valor de Conservación (AAVCs) en algunos emprendimientos forestales (EVASA 2009).

Actualmente se han propuesto varios emprendimientos relacionados a los palmares de *Butia*, una de ellas con el fin de obtener la materia prima necesaria para la producción de biodiesel. Otro proyecto, propone usar el fruto del que ancestralmente se obtiene un licor artesanal, representa una opción más viable ambientalmente y de mayor interés para las comunidades locales. Para evitar daños irreversibles en los palmares de poñí ha de tenerse presente formas alternativas de manejo como la comercialización de frutas provenientes de especies nativas, las cuales deberían ser consideradas con mayor profundidad.

Los frutos de estas especies son en general bien conocidos por la población rural, muchos de ellos muy apetecidos, aunque de escasa comercialización en ámbitos urbanos, también son utilizados como materia prima para la elaboración de otros

productos como dulces, mermeladas, bebidas (<http://www.desarrolloregional.org.uy/portal/dmdocumentos/bosquenativo.pdf>).

En cualquier caso, ha de tenerse presente que los palmares de poñí han sido reconocidos como ecosistemas valiosos en el ámbito internacional y por tanto deben ser cuidados y restaurados en la medida posible. Por las características de la especie, existen opciones de manejo sostenible que determinan que su permanencia no constituya un lucro cesante para los propietarios de los campos donde existen estos ecosistemas.

Posibilidades de restauración o recuperación

En Corrientes, se encuentra el epicentro de distribución de *Butia paraguayensis*, endémica de Suramérica (Cabral y Castro 2007). Esta circunstancia sería suficiente para sugerir su preservación, especialmente por encontrarse en ecosistemas de borde, en toda la margen occidental y norte del Sitio Ramsar Reserva del Iberá. Es una planta socialmente emblemática en el área cálida de Argentina, al punto que fue declarada Monumento Natural por ley, en la Provincia de Misiones, y que tiene el máximo estatus de conservación en el Parque Natural Sierras de Mbaracayú, en Paraguay.

Por ser el poñí una planta anfítolerante, de nicho amplio, por haber evolucionado en estos suelos arenosos durante miles de años, en clima de condiciones semejantes a las actuales, o más restrictivas aún y, por su potencial biótico, se estima que la recuperación de los palmares de poñí en sitios que han sido forestados, tiene alta probabilidad de éxito.

Los sitios hoy forestados con pinos, sobre palmares de poñí, tienen un banco de semillas que se conservan viables aún doce años después de la plantación. Una vez cosechados los árboles, cuando la radiación recupere los valores de cielo abierto y luego de la estación lluviosa, se producirá la emergencia de las plantas de poñí a partir del banco de semillas del suelo.

La existencia de un grueso manto de hojarasca, de más de 5 cm de espesor, formado por acículas en los pinares más antiguos, puede ser un impedimento para la emergencia de las plántulas. Sin embargo, esta restricción puede ser fácilmente gestionada, con bajo costo mediante el rastillado del suelo. A pesar de lo expresado, queda la duda respecto al tiempo que puede transcurrir hasta que el ecosistema de poñí pierda su capacidad de recuperación. Dicho en otras palabras, cuántos turnos de plantación aguantaría el banco de semillas del suelo en condiciones de viabilidad, lo que merece estudios futuros.

Bibliografía

- Bauermann, S. G., A. C. P. Evaldt, J. R. Zanchin y S. A. L. Bordignon. 2010. Diferenciação polínica de *Butia*, *Euterpe*, *Geonoma*, *Syagrus* e *Thrillerinax* e implicações paleoecológicas de Arecaceae para o Rio Grande do Sul. *Iheringia, Série Botânica* 65: 35-46.
- Bilenca, D. y F. Miñarro. 2004. Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVP) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil, Buenos Aires, Fundación Vida Silvestre Argentina. 323 pp.
- Cabral, E. L. y M. Castro. 2007. Palmeras Argentinas, Guía para el reconocimiento. Ed. L.O.L.A., Buenos Aires. 88 pp.
- Carnevali, R. 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes - I.N.T.A., Argentina. 324 pp.
- Chebataroff, J. 1974. Palmares del Uruguay. Facultad de Humanidades y Ciencias. Montevideo. Uruguay. 31 pp.
- Dransfield, J. y N. Uhl. 1998. *Palmae*. Pp. 306-389. En: Kubitzki, K. (Ed.), *Families and genera of vascular plants. Flowering plants: monocotyledons*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- EVASA. Empresas Verdes Argentinas, S.A. 2009. Áreas de Alto Valor de Conservación en el Proyecto Forestal de EVASA (Corrientes, Argentina). 100 pp.
- EVASA. Empresas Verdes Argentinas, S.A. 2015. Monitoreo ambiental. Humedales. Predios San José, Ibicuy, Santa Julia. 27 pp.
- Herbst, R. 1971. Esquema estratigráfico de la Provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista Asociación Geológica Argentina XXVI*: 221-243.
- Iriondo, M. H. 1980. El Cuaternario de Entre Ríos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 11: 125-141.
- Jones, D. L. 1999. Palmeras del Mundo. Omega. Barcelona. 410 pp.
- Lutz, A. I. 1980. *Palmoxylon concordense* n. sp. del Plioceno de la provincia de Entre Ríos, República Argentina. En: 2º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, Argentina. 2 al 6 de abril de 1978, p. 129-140.
- Moore, H. E., Jr. y N. W. Uhl. 1982. Major trends of evolution in palms. *The Botanical Review* 48: 1-69.
- Morello, J., S. D. Matteucci, A. F. Rodríguez y M. E. Silva. 2012. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. Editorial Orientación Gráfica Argentina. Buenos Aires. 752 pp.
- Neiff, J. J. 1986. Las grandes unidades de vegetación y ambiente insular del río Paraná en el tramo Candelaria-Itá Ibaté. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 17: 7-30.
- Neiff, J. J. 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South America. Pp. 1-60. En: Gopal, W., J. Junk y J. A. Davis (Eds.), *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, Holanda.

TERCERA PARTE

- Neiff, J. J. 2004. El Iberá...¿en peligro? Ed. Fundación Vida Silvestre de Argentina. 136 pp.
- Orfeo, O. y J. J. Neiff. 2008. Esteros del Iberá: un enorme laboratorio a cielo abierto. Pp. 415-425. En: CSIGA (Ed.), *Sitios de interés geológico de la República Argentina*. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires.
- Santos Biloni, J. 1990. Árboles autóctonos argentinos. Tipográfica Editora Argentina, Buenos Aires. 335 pp.
- Schinini, A. y E. Ciotti. 2008. Los palmares del Nordeste Argentino. Pp. 261-271. En: Bastera, N. I., J. J. Neiff y S. L. Casco. (Comps.), *Manual de Biodiversidad de Chaco, Corrientes, Formosa*. Editorial Universitaria de la Universidad Nacional del Nordeste.
- Taylor-Golder-Consular-Connal. (TGCC). 1996. Evaluación del impacto ambiental del mejoramiento de la hidrovía Paraguay-Paraná. Módulo B2. Diagnóstico Integrado preliminar. Volumen 5.





Aguajal, Amazonia boliviana. Foto: M. Moraes R.

L. M. Mesa-S.



15. VERTEBRADOS DE ESPÍRITU, LLANOS DE MOXOS: UN PALMAR ESTACIONALMENTE INUNDABLE DE BOLIVIA

Jaime Sarmiento, Mónica Moraes R., Luis F. Aguirre y Rudolf Specht

Resumen

Las sabanas estacionalmente inundables de Moxos, ocupan una superficie importante del norte de Bolivia que representa cerca del 25% del país. Se caracterizan por una rica biodiversidad asociada a pulsos estacionales de inundación, que influyen a nivel regional. En el presente trabajo, se realizó un análisis preliminar de la composición y observaciones preliminares de la dinámica de vertebrados en los palmares inundables. La información proviene de estudios realizados en la localidad de Espíritu (Depto. Beni, Prov. Ballivián), localizada en la porción sudoeste de los Llanos de Moxos en las tierras bajas de la Amazonia boliviana, donde se encuentran paisajes de palmares inundados de *Copernicia alba* y de *Bactris* spp. Se reportan 53 especies de peces, 63 especies de aves y cerca de una veintena de mamíferos, principalmente murciélagos, asociados a estos palmares estacionalmente inundados. Observaciones preliminares de la dinámica de los vertebrados muestran una importante influencia de los procesos estacionales de inundación que determinan la presencia de variaciones marcadas en el uso del espacio y composición de las comunidades animales.

Palabras clave. Aves. *Bactris* spp. *Copernicia alba*. Peces. Mamíferos.

Introducción

Las sabanas inundables amazónicas de Bolivia ocupan llanuras extensas de la cuenca amazónica, tienen una distribución discontinua y presentan influencia predominante de la biota amazónica. Están representadas en los departamentos de Beni, Cochabamba, La Paz y oeste de Santa Cruz y corresponden a los Llanos de Moxos, que representan uno de los humedales más importantes de Bolivia (Beck y Moraes 1997, Moraes 2016). Pertenecen asimismo a la cuenca del río Mamoré, uno de los principales afluentes de la cuenca alta del río Madeira en Bolivia (Hanagarth y Sarmiento 1990). En el área de influencia de esta zona se estableció Espíritu, una estancia ganadera privada (Hnos. Elsner) con 70.000 ha de extensión, ubicada a orillas del río Yacuma y donde se realizaron varias investigaciones biológicas desde los 80's.

En base a investigaciones realizadas en este sitio, el objetivo de este trabajo

TERCERA PARTE

es resumir la presencia de vertebrados (peces, aves y mamíferos) y documentar las dinámicas poblacionales en palmares inundados de régimen estacional de la Reserva Privada de Vida Silvestre Espíritu (Depto. Beni, Bolivia).

Espíritu y sus palmares

Espíritu se encuentra en el centro-oeste del departamento del Beni (14°08'S, 66°24'O, 170 m s.n.m.) (Figura 1).

Geomorfológicamente corresponde a una continuación del subandino geológico por debajo de sedimentos cuaternarios (Navarro 2002), que se extiende entre las

sabanas o pampas del sur beniano, al sur de la línea "Bala – Rogagua", que constituye la división geotectónica entre el norte y sur del Beni (Hanagarth 1993). Hidrográficamente está influenciado por el río Yacuma, afluente del río Mamoré, que presenta un cauce que supera los 8 m de profundidad y un ancho mayor a 40 m durante la época de inundaciones, con profundidad de 1 m o menos durante la época seca (Hanagarth y Sarmiento 1990). Presenta un clima estacional con una precipitación promedio anual de 1.866 mm y temperatura promedio anual de 24-28°C; la época lluviosa ocurre de noviembre a mayo (máximos en enero a febrero). La estación

seca de junio a octubre (con la influencia de vientos del sur o surazos secos o lluviosos) con 100-200 mm de lluvia (Hanagarth y Sarmiento 1990, Moraes 1991). Inundaciones extensas se presentan entre enero a mayo. En el caso de las semialturas (terrenos más elevados), los palmares de

Copernicia alba están sometidos a 1-3 (-4) meses de inundación con 40-80 cm de profundidad, mientras que en las islas de bosque - que representan la mayor altitud en este relieve - la inundación dura hasta un mes (0-10 cm) (Hanagarth y Sarmiento 1990, Moraes 2016).

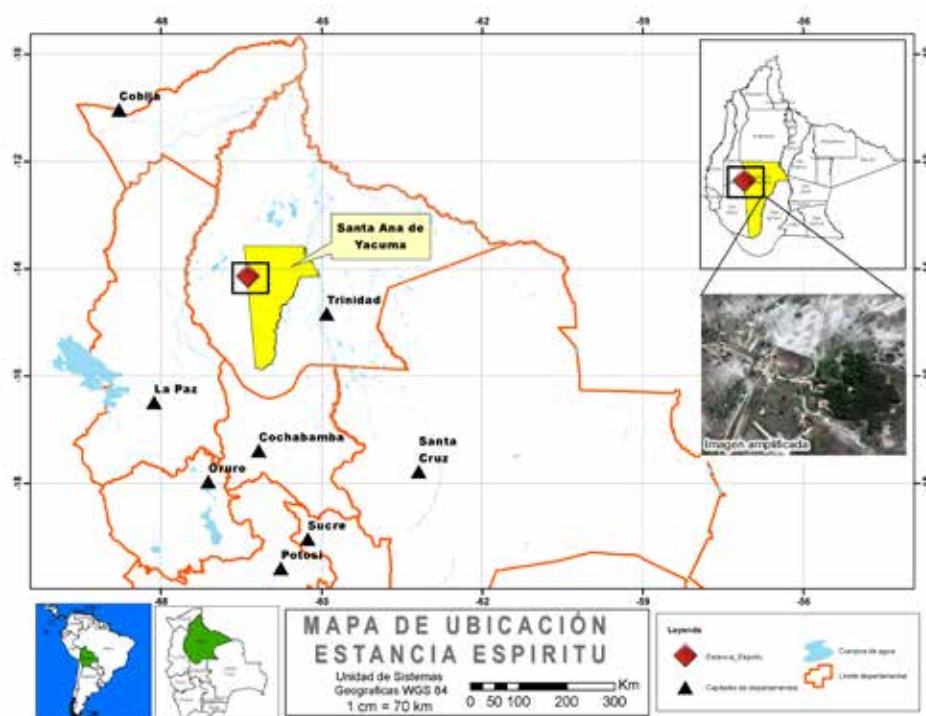


Figura 1. Mapa de ubicación del Refugio de Vida Silvestre Estancias Espíritu (Mapa elaborado por Noel Ortuño).



Figura 2. Paisajes de vegetación de Espíritu. a) *Copernicia alba*; b) *Bactris glaucescens*; c) Pantanos permanentes (yomomos o curiches); d) Pastizales inundados estacionalmente; e) Pastizales durante la época seca; f) Vista aérea con presencia de los distintos tipos de vegetación. Fotos: M. Moraes R. (a-e), L. Aguirre (f).



M. Moraes R.

TERCERA PARTE



M. Moraes R.

En Espiritu predominan paisajes de humedales y pastizales, alternados con semialturas, donde se desarrollan matorrales, humedales, bosques e islas de bosque, bajo una zonación desde las semialturas, pampa-bajío hasta los bosques de galería (Beck 1984, Hanagarth 1993) (Figura 2 y Tabla 1). Beck (1984) evaluó fitosociológicamente más de 30 comunidades vegetales. Las formaciones de vegetación donde se desarrollan palmares inundados corresponden a diferentes relieves en la sabana: las semialturas en transición a las pampas-bajío – con palmares de la palma blanca (*Copernicia alba*) – y en los bosques de galería con colonias monotípicas de

individuos cespitosos de *Bactris glaucescens* y *B. riparia* (chontilla). Finalmente en diferentes islas de bosque de la semialtura se encuentran también dos especies de palmeras pero menos influenciadas por la inundación: motacú (*Attalea princeps*) y sumuqué (*Syagrus sancona*).

La palma blanca (o carandaí) (*Copernicia alba*) se presenta como parte de la vegetación en tusecales (matorrales espinosos de *Machaerium isadelphum*) y tajibales (bosques abiertos de *Tabebuia heptaphylla*) y forma extensos palmares en el borde de las semialturas o en elevaciones de bajíos, que permanecen inundados durante 3-4

meses (20-80 cm de profundidad) (Hanagarth 1993). No solo representa a la vegetación de los Llanos de Moxos, sino al Pantanal boliviano (Moraes 2016).

La ictiofauna

Se conocen pocos trabajos sobre los peces de las sabanas de Moxos en el departamento del Beni. Recientemente, un reconocimiento preliminar realizado por Hablützel (2012), reportó 101 especies, y anteriormente colecciones ocasionales por R. Geisler en 1971, incluyeron una treintena de especies de Characiformes. Estudios más completos se conocen en la Estación Biológica del Beni (EBB), situada hacia el sur de Espiritu, donde se registraron 211 especies (Sarmiento 2000).

Producto de estos inventarios, aproximadamente 155 especies de peces, incluidas en diez órdenes y 37 familias, fueron registradas en las sabanas de Espiritu (Figura 3). Como ocurre en el Neotrópico, la ictiofauna se caracteriza por el predominio, mayor al 79%, de Characiformes y Siluriformes; otros grupos (6%) pertenecen a

seis familias en seis órdenes diferentes, incluyendo especies como la raya (*Potamotrygon motoro* –Potamotrygonidae) y el pez pulmonado, *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi: Lepidosirenidae).

Distribución y uso de macrohábitats

La diversidad de sistemas acuáticos de Espiritu favorece la presencia de comunidades diversas de peces asociadas a sistemas fluviales, lagos y pantanos. Según observaciones preliminares, la mayor riqueza de especies se encuentra en lagos, incluyendo una comunidad diversa que ocupa toda la columna de agua. Pequeños Characiformes, como *Carnegiella myersi*, *Thoracocharax stellatus* y *Gasteropelecus sternicla* (Gasteropelecidae), están en la parte superior de la columna, asociados a dieta de material alóctono (insectos provenientes de los bosques adyacentes). Asimismo las bogas (*Leporinus* spp o *Schizodon fasciatus*), palometas o pirañas (*Serrasalmus spilopleura*, *Pygocentrus nattereri*), se encuentran a media altura de la columna de agua, y varios bagres (Pimelodidae, Loricariidae) en el fondo.

Tabla 1. Características, especies indicadoras y formaciones de palmeras de Espiritu (Beck 1984, Hanagarth y Sarmiento 1990, Moraes 1991, Moraes y Sarmiento 1992).

Mesorelieves (cobertura)	Características de anegación	Especies indicadoras	Formaciones de palmeras
Humedales (30%)	Permanentemente anegados, forman pantanos (curiches, yomomos).	<i>Thalia geniculata</i> , <i>Eleocharis interstincta</i> , <i>Eichhornia azurea</i> , <i>Cyperus giganteus</i> , <i>Pontederia subovata</i> ; <i>Victoria amazonica</i> .	
Semialtura (20%)	Inundación leve, corta (0-5 meses); suelos sódicos; pastizales, matorrales e islas de bosque.	<i>Eleusine tristachya</i> , <i>Sida ciliaris</i> , <i>Bromelia serra</i> , <i>Machaerium isadelphum</i> , <i>Tabebuia heptaphylla</i> , <i>Curatella americana</i> .	<i>Copernicia alba</i> (sabana), <i>Attalea princeps</i> , <i>Syagrus sancona</i> (islas de bosque).
Pampa-bajío (40%)	Inundación intensa, periódica y de hasta cuatro meses.	<i>Paspalum</i> spp, <i>Eleocharis</i> spp, <i>Panicum tricholaenoides</i> , <i>Luziola peruviana</i> , <i>Paratheria prostrata</i> , <i>Utricularia</i> spp, <i>Hymenachne amplexicaulis</i> .	
Bosque de galería (10%)	Inundación estacional en terrazas aluviales.	<i>Licania parvifolia</i> , <i>Eschweilera ovalifolia</i> , <i>Pithecellobium acutiflorum</i> , <i>Ruprechtia brachysepala</i> , <i>Trichilia appendiculata</i> , <i>Cecropia</i> spp, <i>Ficus</i> spp, <i>Xylopia ligustrifolia</i> , <i>Combretum lanceolatum</i> , <i>Mouriri guianensis</i> , <i>Cupania castanaefolia</i> .	<i>Bactris glaucescens</i> , <i>B. riparia</i> .

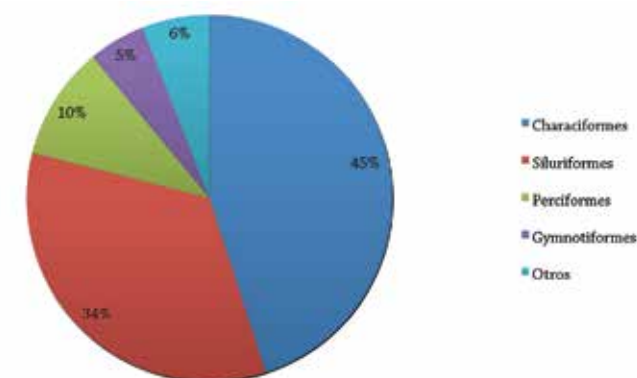


Figura 3. Distribución de especies según órdenes de la ictiofauna representada en Espiritu.

TERCERA PARTE

Igualmente, se registraron 53 especies asociadas a sistemas palustres permanentes y estacionales (Anexo 1), incluyendo a los Beloniformes *Potamorhaphis eigenmanni* y *Pseudotylotus angusticeps*, y varias especies de Perciformes, principalmente *Apistogramma* spp, *Laetacara dorsigera* o *Cichlasoma boliviense*. Muchas veces asociados a sistemas estacionales con condiciones anóxicas, se encuentran especies como los simbaos (*Callichthys*, *Hoplosternum*, *Lepthoplosternum* o *Megalechis*) o especies de Erythrinidae, como el bentón (*Hoplias malabaricus*) o el yeyú (*Hoplerythrinus unitaeniatus*). Otras especies pequeñas son frecuentes y abundantes en estos hábitats: *Odontotilbe dierythura*, *Serrapinnus micropterus*, *Hyphessobrycon megalopterus*, *Aphyocharax nattereri*, *Corydoras hastatus*, entre otras.

Al menos tres especies de Cyprinodontiformes de la familia Rivulidae, conocidas por una historia de vida estacional, en estos sistemas palustres, se caracterizan por un crecimiento y maduración sexual rápidos. Desovan al final de la época de lluvias y sus huevos permanecen enterrados en el sustrato hasta que ocurren nuevamente condiciones favorables, usualmente en la próxima estación de lluvias. Son las especies más abundantes en “pozas” que permanecen secas durante el período de sequía.

Peces asociados a palmares inundados

Cincuenta y tres especies de peces se registraron en estos hábitats, la gran mayoría pertenece al orden Characiformes (49%) y a la familia Characidae (32%) (Anexo 1). En menor proporción se encuentran Siluriformes que representan sólo el 15%

de las especies, y Gymnotiformes y Perciformes, con cerca del 11% de las especies cada uno.

El período de inundación permite el desarrollo estacional de comunidades de plantas flotantes que, junto a las palmeras, configuran un escenario favorable para la presencia estacional de varias especies de Characidae como *Moenkhausia sanctaefilomenae*, *Markiana nigripinnis*, *Hemigrammus lunatus* y Rivulidae, como *Anablepsoides beniensis* (Figura 4a) que ocupan la parte superior de la columna de agua. Refugios formados por las hojas caídas de *Copernicia* y vegetación flotante y enraizada son utilizados por de predadores, como el bentón (*Hoplias malabaricus*) para acechar a sus presas. Estos microhábitats son utilizados también por especies territoriales como los Cichlidae: *Laetacara dorsigera*, *Apistogramma* spp, *Cichlasoma boliviense* y *Mesonauta festivus*, para áreas de alimentación y protección de los juveniles. La vegetación sumergida y restos vegetales proporcionan refugio a especies, como *Eigenmannia virescens*, *Brachyhypopomus brevirostris*, *Trachelyopterus galeatus*, *Callichthys callichtys*, *Synbranchus marmoratus* y *Corydoras hastatus*; una especie anual de Rivulidae (*Trigonectes rogoaguae*, Figura 4b), fue frecuentemente registrada en este tipo de hábitats.

Entre los palmares, se encuentran pozos excavados para abrevaderos o para extracción de tierra que se usa en la elevación de plataformas de caminos. La presencia de estas estructuras, que usualmente no superan los 50 m² de superficie y tienen profundidades menores a 1 m, favorecen la presencia de una importante comunidad permanente de especies de peces incluyendo *E. virescens*, *H. malabaricus*, *A. beniensis*, *C. boliviense*, *Hoplosternum*

littorale, *Lepthoplosternum beni*, *Serrapinnus micropterus* o *Pyrrhulina australis*.

Por otro lado, especies de palmeras como *Bactris glaucescens* se encuentran formando rodales de superficies reducidas, asociadas a áreas de inundación

en bosques de galería de ríos y arroyos. Durante el pico de las inundaciones (fines de febrero a abril), la población de *B. glaucescens* está sometida a condiciones de anegación permanente que coincide con la finalización de su ciclo reproductor y con la fase de fructificación (Moraes y Sarmiento

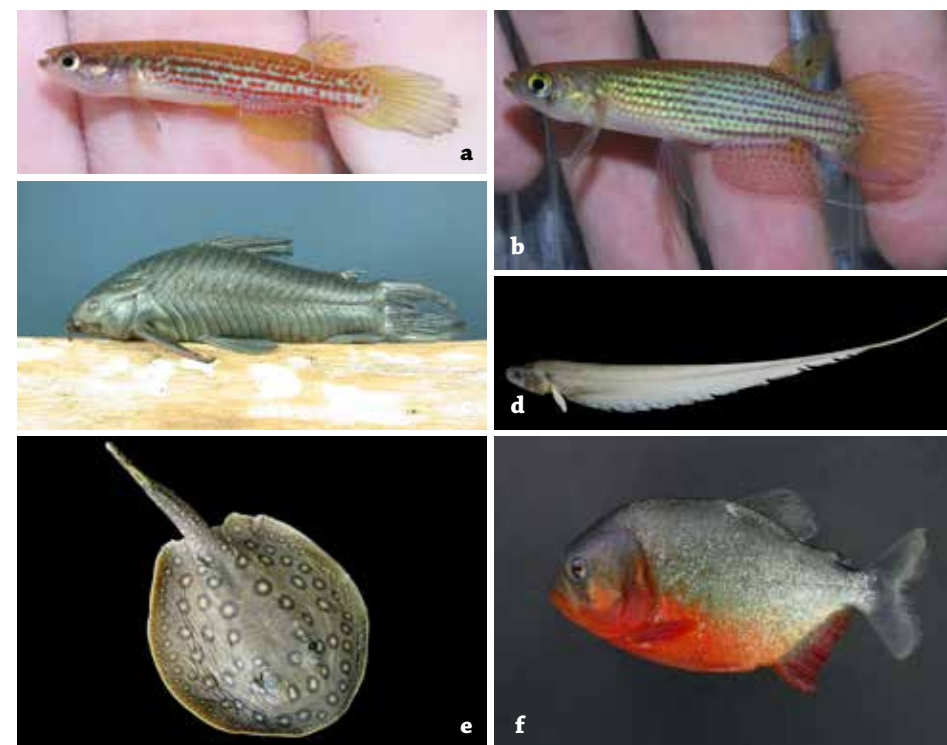


Figura 4. Especies de peces registradas en palmares inundables de Espíritu. a) *Anablepsoides beniensis*, macho, que no presenta estrategia de historia de vida anual, abundante en estanques artificiales asociados a palmares de *Copernicia*. b) *Trigonectes rogoaguae*, macho, especie de pez anual que se encuentra en áreas de inundación estacional. c) *Hoplosternum littorale*, especie adaptada a condiciones hipóxicas, capaz de desplazarse por tierra buscando condiciones apropiadas. d) *Eigenmannia virescens*, especie que es capaz de emitir descargas eléctricas para orientación y captura de presas. e) individuo juvenil de *Potamotrygon motoro*, capturado en llanuras de inundación estacional. f) *Pygocentrus nattereri*, uno de los depredadores más importantes de los sistemas acuáticos de la zona. Fotos: P. Hablützel (a y b), M. Jégu (c y f), S. Barrera (d y e).



M. Moraes R.

TERCERA PARTE

1992). Los frutos que caen al agua son un alimento de gran importancia para especies como el pacú (*Colossoma macropomum*) y tambaqui (*Piaractus brachipomus*), que penetran en los arroyos y sistemas fluviales menores durante la inundación, y se alimentan preferentemente de frutos de *B. glaucescens*, dispersando las semillas. Estas especies tienen las características anatómicas (longitud del tubo digestivo) y de comportamiento, relacionados a la frugivoría e ictiocoria (Correa *et al.* 2007). Registros de semillas intactas de palmeras en el tubo digestivo de grandes Serrasalmidae, implican la posibilidad de su acción como dispersores, en algunos casos por distancias considerables (Galetti *et al.* 2008, Sório *et al.* 2015).

Aves de Espiritu

Se registraron 282 especies de aves en Espiritu: 148 son no-Paseriformes y 134 Paseriformes (Hanagarth y Specht 2000). Siguiendo tendencias tropicales, el mayor número de especies corresponde a las familias Tyrannidae (43 especies), Emberizinae (15) e Icteridae (13). Entre los no-Paseriformes, las familias con más especies son Accipitridae (águilas) y Ardeidae (garzas), ambas con 11. Las aves acuáticas (incluyendo las especies de martines pescadores, familia Alcedinidae) incluyen 56 especies (38%). Treinta y seis especies se consideran migratorias (Hanagarth y Specht 2000): catorce migran del norte y se las observa en Espiritu entre septiembre y abril; la mayoría pertenece a la familia Scolopacidae e incluye al menos dos golondrinas (*Hirundo rustica* y *Riparia riparia*). Hay 22 especies que proceden del sur: nueve son Tyrannidae y cinco especies, como la tijereta sabanera (*Tyrannus savana*), se presentan solo durante la estación húmeda; finalmente el hijo del sol (*Pyrocephalus rubinus*) o el chalchalero

(*Turdus amaurochalinus*), se observan en los períodos secos (entre abril-mayo y octubre-noviembre).

Aves y palmares inundados

Existe muy poca información sobre la ecología de las aves de Espiritu, particularmente de las especies asociadas a macrohábitats de pastizales con palmares. Los trabajos más importantes, que incluyen parcialmente algunas especies registradas en pastizales con *Copernicia alba*, fueron realizados por Ribera (1987) sobre la ecología de algunos Tyrannidae, y Urioste (1994) sobre los Caprimulgidae. Sesenta y tres especies, pertenecientes a 13 órdenes y 26 familias fueron registradas, aunque no exclusivamente, en pastizales con la palma blanca (*Copernicia alba*) (Anexo 2) (Hanagarth y Specht 2000), de estas 38 son no-Paseriformes y 25 Paseriformes. Los órdenes con mayor número de especies son (Figura 5): Passeriformes (25 en nueve familias), Pelecaniformes (7, que incluyen garzas e ibices) y Charadriiformes (7, incluye especies migratorias de playeros).

La familia con mayor número de especies es Hirundinidae (7) que incluye algunas golondrinas migratorias del norte. Tres familias: Ardeidae, Anatidae y Scolopacidae, incluyen cinco especies cada una. Catorce familias están representadas por una sola especie, entre las que se encuentran el ñandú o piyo (*Rhea americana*, Rheidae), el chajá (*Chauna torquata*, Anhimidae), un halcón (*Caracara plancus*, Falconidae) y el pájaro carpintero (*Colaptes campestris*, Picidae) (Anexo 2).

Aunque no existen trabajos específicos sobre la ecología alimenticia del piyo (*Rhea americana*, Figura 6), se ha observado a individuos de esta especie omnívora

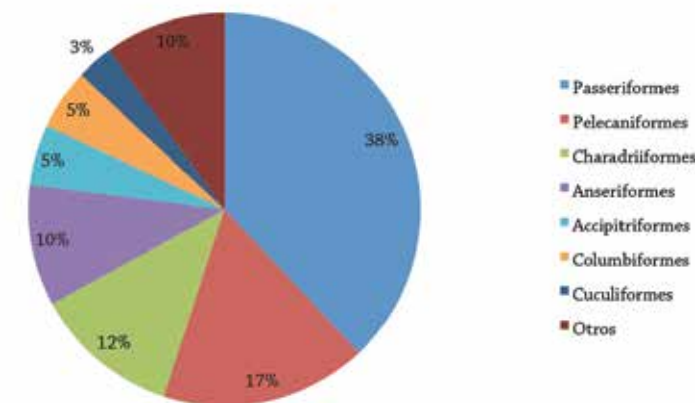


Figura 5. Distribución de especies de aves según órdenes en Espiritu (Hanagarth y Specht 2000).

saltando a las infrutescencias colgantes de la palma blanca (*Copernicia alba*) para extraer frutos maduros (Moraes 1991) e incluir en su dieta a las semillas, que componen entre el 70-80% en las heces (Hanagarth y Weick 1988). Las semillas

son excretadas casi sin daño por lo que el piyo, podría considerarse dispersor legítimo para esta palma. Además, entre otras especies que se alimentan de los frutos de *Copernicia alba* y que podrían considerarse dispersores potenciales, se encuentra la



Figura 6. El piyo (*Rhea americana*) en la sabana inundable de palmares de *Copernicia alba*. Foto: M. Moraes R.



M. Moraes R.

TERCERA PARTE

paloma *Zenaida auriculata*, que es migratoria y ocasionalmente puede presentar alta densidad (Puechagut *et al.* 2012).

Varias especies de aves forrajean en el follaje de *Copernicia alba*, particularmente el benteveo (*Pitangus sulphuratus*), pero también para buscar insectos en las inflorescencias. Según Aguirre *et al.* (2003a), algunas especies de murciélagos Molossidae y *Noctilio albiventris* utilizan el follaje de las palmeras de *Copernicia* como sitios de percheo. En una ocasión, cerca del mediodía y con altas temperaturas, se observaron ataques de *Pitangus* sobre murciélagos refugiados entre las hojas de *Copernicia*; 1-2 murciélagos fueron tomados con el grueso pico y triturados contra ramas de árboles circundantes, para después engullirlos (M. Moraes, obs. pers.).

Otras aves fueron observadas frecuentemente percheando en individuos de *Copernicia*, como el pájaro carpintero (*Colaptes campestris*) o halcones como el carancho (*Caracara plancus*). El carpintero (*C. campestris*) es esencialmente terrestre, sin embargo, utiliza individuos de la palma blanca para percheo, formando a veces grupos numerosos; ocasionalmente se han observado individuos en cavidades anidando o refugiados en cavidades excavadas en los troncos.

Finalmente se registraron grupos numerosos del pirincho (*Guira guira*, Cuculidae) en las colonias cespitosas de *Bactris glaucescens*, entre la pampa y los bosques ribereños (M. Moraes, obs. pers.). Pero su presencia solo debió ser temporal y oportunística por sombra y/o forrajeo de insectos, porque la dieta es totalmente basada en presas animales. Mientras que los grupos del garrapatero (*Crotophaga ani*,

Cuculidae), con dieta que incluye no solo insectos sino también semillas, podrían cosechar los frutos de esta palma espinosa (M. Moraes, obs. pers.).

En las islas de bosque de la semialtura con palmas motacú (*Attalea princeps*) y sumuqué (*Syagrus sancona*) – donde no exceden los 10 cm de inundación durante un mes – hay pocas especies de aves de bosque (*Campylorhynchus turdinus*, *Cacicus solitarius* e *Icterus icterus*) que forrajean en el follaje de las palmeras (Specht 1994). Sólo *C. turdinus* utiliza las hojas hasta el ápice debido a su gran agilidad para colgarse; *Pseudoseisura cristata* a veces forrajea en hojas secas de palmeras ya que son más estables que las vivas, mientras que *Xiphorhynchus picus* y *Campylorhynchus trochilirostris* forrajean en las bases foliares remanentes en el tronco. *Taraba major* forrajea artrópodos en el suelo entre hojas secas de palmera.

El número de especies registradas en los palmares de *Copernicia alba* de las sabanas de Espíritu (63) es notablemente inferior respecto a la riqueza registrada en palmares de *Mauritia flexuosa* (morichales) de Venezuela (245) (Malavé-Moreno *et al.* 2016). Esta diferencia probablemente está relacionada con una mayor estructuración de la vegetación, la presencia de una mayor oferta de recursos, y la presencia permanente de agua en los morichales.

Mamíferos de la sabana de Espíritu

La fauna de mamíferos de la sabana de Espíritu ha sido estudiada principalmente por Aguirre *et al.* (1996), quienes registraron 68 especies. Posteriormente se adicionaron 14 especies de murciélagos, aumentando el número a 82 (Anexo 3) (Aguirre 2002, Kalko y Aguirre 2007, Barboza 2010). La mayor proporción

de mamíferos (74%) se encuentra en ambientes boscosos, que incluyen islas de bosque (de diversos tamaños y complejidad), bosques de galería, tajibales y tusecales. Las islas de bosque albergan a 50 especies (62,5%) de los mamíferos registrados, seguidas por 40 especies (49,4%) que explotan de los bosques de galería. En los palmares de *Copernicia alba* se registraron nueve especies de mamíferos (11,1%). Los hábitats con menos especies son arroyos y ríos, que albergan al bufeo o delfín de río, *Inia boliviensis*.

El orden con mayor número de especies corresponde a los murciélagos (51

especies), que presenta cinco de las nueve familias reconocidas para Bolivia por Aguirre *et al.* (2010). Aunque es posible que en la EBB, se encuentre al menos una familia más (Thyropteridae), registrada en ambientes boscosos de sabana (Wilson y Salazar 1989). La familia con mayor cantidad de especies es Phyllostomidae (24), que incluye una diversidad muy amplia de estrategias de vida, hábitos alimenticios y uso de hábitat (Aguirre *et al.* 2002). Comprende carnívoros como *Vampyrus spectrum*, considerada vulnerable para Bolivia (Tarifa y Aguirre 2009), carnívoras especializadas como *Trachops cirrhosus*, o generalistas como *Chrotopterus*



M. Moraes R.



Figura 7. El murciélago dorado de las sabanas (*Myotis midastactus*) frecuenta las semialturas con *Tabebuia heptaphylla*. Foto: O. Jiménez R.

TERCERA PARTE



M. Moraes R.

auritus o especies nectarívoras (*Anoura geoffroyi* y *Glossophaga soricina*) encontradas en islas de bosque y tusecales. La mayoría corresponde a especies frugívoras que dependen de recursos en sistemas boscosos, como frutos de *Ficus*, *Solanum* y *Piper*. Por otro lado, frecuentes en la sabana son los vampiros (*Desmodus rotundus*) que se encuentran como especies sinantrópicas relacionadas a la presencia de ganado o aves de corral (*D. youngi*).

Las otras familias encontradas en la sabana pueden explotar ambientes abiertos o los bordes exteriores de las islas de bosque y bosques de galería. Entre estas familias, los murciélagos de cola libre (Molossidae) son los que tienen mayor número de especies (14) seguidos de Vespertilionidae y Noctilionidae (6 y 2, respectivamente). En Espiritu se encuentra el murciélago dorado (*Myotis midastactus*, Figura 7) especie insectívora endémica de las sabanas de Bolivia, Paraguay y Brasil (Moratelli y Wilson 2014).

Las sabanas de Espiritu, además, contienen una rica fauna de mamíferos, en su mayoría medianos a grandes. Los carnívoros (orden Carnivora; 10 sp.) y los monos (orden Primates; 2), están bien representados en bosques de galería e islas de bosque, usando lugares abiertos como sitios de paso. El tapir (*Tapirus terrestris*: Perissodactyla) está asociado con exclusividad a los bosques de galería, mientras que los artiodáctilos (4) están más bien asociados a áreas abiertas. Dos especies comunes de armadillos (*Dasypus novemcinctus* y *Euphractus sexcinctus*, orden Cingulata) se consideran generalistas y son frecuentes en todos los ambientes de sabana, lo mismo que el oso hormiguero (*Myrmecophaga tridactyla*) y el tamandúa (*Tamandua tetradactyla*). Hay muy poca

información sobre roedores y marsupiales, y los pocos registros disponibles corresponden a áreas abiertas y algunas formaciones boscosas.

Asociación de los mamíferos con los palmares

Dentro de la sabana, los palmares constituyen lugares importantes para la fauna de mamíferos, debido a que proveen lugares de refugio, sitios de alimentación y lugares de paso entre las distintas formaciones vegetales. El uso de los palmares por los mamíferos puede variar considerablemente, desde su uso de manera ocasional hasta un uso permanente. Las especies que usan los palmares de manera ocasional como rutas de movimientos locales son en general de porte grande, como los carnívoros (felinos y cánidos) y osos hormigueros. Igualmente, se ha podido observar al oso bandera (*Myrmecophaga tridactyla*) en varias oportunidades descansando a la sombra de las palmas y usando brácteas caídas como camuflaje.

Los mamíferos de porte grande que usan los palmares de manera más permanente son los ciervos de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*) y los huasos (*Mazama americana*), que ramonean pastos frescos y vegetación acuática al borde de los palmares. La capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) puede ser vista con cierta regularidad en los palmares que están más asociados a los bajíos. Se ha podido evidenciar que al pie de algunas palmeras se encuentran madrigueras de tatúes (*Dasypus novemcinctus*) y del peji (*Euphractus sexcinctus*).

Los mamíferos que estarían explotando de manera más intensa los palmares son los murciélagos (Aguirre *et al.* 2003a), se ha podido comprobar que varias especies utilizan las hojas y brácteas de la palma

blanca como guaridas. Entre las especies más comunes están el murciélago pescador mayor (*Noctilio leporinus*) y especialmente el murciélago pescador menor (*Noctilio albiventris*), que es el más abundante en la zona (Aguirre *et al.* 2003b). Se ha podido evidenciar la presencia de varios molósidos (*Eumops perotis*, *Molossops temminckii*, *Molossus molossus*) ocupando cavidades en los troncos y es posible que otras especies puedan hacerlo. Además los palmares pueden ser explotados como sitio de forrajeo. La mayoría de los molósidos de la zona y algunos vespertilionidos (*Eptesicus furinalis*, *Lasiurus ega*), explotan estas áreas para cazar insectos (Barboza 2010).

Ocasionalmente se han encontrado bajo las palmas de *Copernicia alba* (cercanas a las islas de bosque), semillas de almendrillo (*Terminalia catappa*), las cuales son dispersadas por murciélagos frugívoros del género *Artibeus*. Esto demuestra que las palmas pueden jugar un rol clave dentro de la dinámica de dispersión de semillas promovida por los murciélagos y por lo tanto ser un eslabón de los servicios ambientales en las sabanas de la región.

Es importante hacer notar que existen algunas diferencias de las sabanas bolivianas con otras similares en la región (Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego 2016; Trujillo y Mosquera-Guerra 2016). El número alto de especies en las sabanas inundadas de Espiritu se debe principalmente a la alta representatividad del orden Chiroptera (51 especies), que en los otros trabajos no fueron considerados. Sin embargo, esta riqueza sigue siendo aún alta al quitar a los murciélagos de la riqueza total (31 especies), proviniendo la diferencia, entonces, por la presencia de un número alto de especies de roedores (6

especies) y cetáceas (1 especie). Una diferencia notable es el número muy alto de primates en el canaguchal de la Amazonia colombiana (8 especies), debida, probablemente a una mayor extensión de bosque en su área de estudio (Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego 2016).

Conclusiones

La dinámica estacional de los vertebrados relacionada con los pulsos de la inundación ha sido poco estudiada en Espiritu, particularmente en el caso de especies asociadas a palmares inundados de *Copernicia alba* y de *Bactris* spp. La información disponible se refiere principalmente a la composición de comunidades de peces, aves y mamíferos. No existen especies migrantes de mamíferos, como las aves, que procedan desde latitudes externas a la región, o especies de peces [Curimatidae (*Potamorhina*, *Psectrogaster*), Loricariidae (*Hypoptopoma*) y otros], que realizan migraciones entre ríos mayores (como el Mamoré) a sistemas fluviales de menor orden, durante el período de aguas altas. Se requieren más trabajos sobre el pulso y la influencia de las inundaciones en las comunidades de vertebrados (e invertebrados) y eventuales variaciones interanuales. Con seguridad ocurren movimientos periódicos debidos a las inundaciones estacionales, especialmente en peces que los usan como por ejemplo de inundación estacional como áreas de alimentación, refugio y crecimiento. Muchas especies de mamíferos, especialmente los terrestres o semi-fosoriales (Dasypodidae), se desplazarían a mayores alturas de manera temporal. Además en algunos grupos, como los murciélagos, existe una dinámica interanual de las tasas de recambio de especies que puede llegar a ser completa para algunos grupos tróficos (Aguirre *et al.* 2003b).

TERCERA PARTE



M. Moraes R.

Bibliografía

- Acevedo-Quintero, J. F. y J. G. Zamora-Abrego. 2016. Mamíferos medianos y grandes asociados a un cananguchal de la Amazonia colombiana. **Pp. ¿?**. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Aguirre, L. F. 2002. Structure of a Neotropical savanna bat community. *Journal of Mammalogy* 83: 775-784.
- Aguirre, L. F., W. Hanagarth y R. J. de Urioste. 1996. Mamíferos del Refugio de Vida Silvestre Espíritu, Dpto. Beni, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 28: 29-44.
- Aguirre, L. F., A. Herrel, R. Van Damme y E. Mathysen. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savanna bat community. *Proceedings Royal Society London. Series B, Biological Sciences* 269: 1271-1278.
- Aguirre, L. F., L. Lens y E. Mathysen. 2003a. Patterns of roost use by bats in a Neotropical savanna: implications for conservation. *Biological Conservation* 111: 435-443.
- Aguirre, L. F., L. Lens, R. Van Damme y E. Mathysen. 2003b. Consistency and variation in the bat assemblages inhabiting two forest islands within a Neotropical savanna in Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 367-374.
- Aguirre, L. F., C. J. Mamani S., K. Barboza-Márquez y H. Mantilla-Meluk. 2010. Lista actualizada de los murciélagos de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 27: 1-7.
- Barboza, K. 2010. Sistematización y análisis del ensamblaje de murciélagos insectívoros de la sabana de Espíritu. Informe final del proyecto "Ecología y uso del espacio por murciélagos insectívoros en una sabana neotropical de Bolivia (DICyT-ASDI-FC15)". Centro de Biodiversidad y Genética, Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba, Bolivia. 18 pp.
- Beck, S. G. 1984. Comunidades vegetales de las sabanas inundables en el NE de Bolivia. *Phytocoenologia* 12: 321-350.
- Beck, S. G. y M. Moraes R. 1997. Llanos de Mojos region, Bolivia. Pp. 421-425. En: Davis, S. D., V. H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos y A. C. Hamilton (Eds.), *Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for their Conservation*. Vol. 3, The Americas, WWF/UICN, Oxford.
- Correa, S. B., K. O. Winemiller, H. López-Fernández y M. Galetti. 2007. Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *BioScience* 57(9): 748-756.
- Díaz, M. M., S. Solari, L. F. Aguirre, L. Aguiar y R. M. Báñez. 2016. Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica. Publicación Especial Nro 2 PCMA (Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina). Editorial Magna Publicaciones. 160 pp.
- Galetti, M., C. I. Donatti, M. A. Pizo y H. C. Giacomini. 2008. Big Fish are the Best: Seed Dispersal of *Bactris glaucescens* by the Pacu Fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. *Biotropica* 40 (3): 386-389.
- Gill, F. y D. Donsker (Eds.). 2016. IOC world bird list (v 6.1).
- Hablützel, P. I. 2012. A preliminary survey of the fish fauna in the vicinity of Santa Ana del Yacuma in Bolivia (río Mamoré drainage). *Biota Neotropical* 12 (4): 1-10.
- Hanagarth, W. y F. Weick. 1988. Fauna boliviana 2: Los avestruces de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 12: 1-8.
- Hanagarth, W. 1993. Acerca de la geoecología de las sabanas del Beni en el noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia. 186 pp.
- Hanagarth, W. y J. Sarmiento. 1990. Reporte preliminar sobre la geoecología de la sabana de Espíritu y sus alrededores (Llanos de Moxos, Departamento del Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 16: 47-75.
- Hanagarth, W. y R. Specht. 2000. The birds of the savanna of Espíritu (Beni Department, Bolivia). Pp. 203-233. En: Herrera-MacBryde, O., F. Dallmeier, B. MacBryde, J. A. Comiskey y C. Miranda (Eds.), *Biodiversidad, Conservación y Manejo en la Región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia*. SI/MAB Series No. 4, Smithsonian Institution, Washington DC.
- Kalko, E. K. V. y L. F. Aguirre. 2007. Comportamiento de ecolocación para la identificación de especies y evaluación de la estructura de comunidades de murciélagos insectívoros en Bolivia. Pp. 41-52. En: Aguirre, L. F. (ed.), *Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia*. Fundación Simón I. Patiño, Santa Cruz, Bolivia.
- Malavé-Moreno, V. C., M. Lentino, O. Herrera-Trujillo, A. Ferrer y H. Cabrera. 2016. Aves y mamíferos asociados a ecosistemas de morichal en Venezuela. **Pp. ¿?**. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Moraes R., M. 1991. Contribución al conocimiento del ciclo biológico de la palma *Copernicia alba* en un área ganadera (Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 18: 1-20.
- Moraes R., M. y J. Sarmiento. 1992. Contribución al estudio de biología reproductiva de una especie de *Bactris* (Palmae) en el bosque de galería (Dpto. Beni, Bolivia). *Bulletin Institute française études andines* 21: 685-698.
- Moraes R., M. 2016. Palmares asociados a los llanos inundados en Bolivia: ecorregiones de Heath, Moxos, Pantanal y Chaco. **Pp. ¿?**. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- tituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Moratelli, R. y D. E. Wilson. A new species of *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) from Bolivia. *Journal of Mammalogy* 97:17-25.
- Navarro, G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas. Pp. 41-91. En: Navarro, G. y M. Maldonado (Eds.). 2002. Geografía ecológica de Bolivia, vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño-Departamento de Difusión, Cochabamba.
- Puechagut, P. B., N. Politi, L. M. Bellis y L. O. Rivera. 2012. A disappearing oasis in the semi-arid Chaco: Deficient palm regeneration and establishment. *Journal for Nature Conservation* <http://dx.doi.org/10.1016/j.jnc.2012.09.001>.
- Ribera, M. O. 1987. Ecoetología de los tiránidos de la sabana estacionalmente inundable de Espíritu, río Yacuma - Beni. Tesis de licenciatura en biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 169 pp.
- Salazar-Bravo, J., T. Tarifa, L. F. Aguirre, E. Yensen y T. L. Yates. 2003. Revised checklist of Bolivian mammals. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University* (220): 1-27.
- Sarmiento, J. 2000. Observaciones preliminares sobre la composición y distribución de la ictiofauna de la Estación Biológica del Beni, Bolivia. Pp. 129-150. En: Herrera-MacBryde, O., F. Dallmeier, B. MacBryde, J. A. Comiskey y C. Miranda (Eds.), *Biodiversidad, Conservación y Manejo en la Región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia*. SI/MAB Series No. 4, Smithsonian Institution, Washington DC.
- Sório, V. F., G. A. Damasceno-Junior y P. Parolin. 2015. Dispersal of palm seeds (*Bactris glaucescens* Drude) by the fish *Piaractus mesopotamicus* in the Brazilian Pantanal. *Ecotropica* 20: 15-22.
- Specht, R. 1994. Zu Verbreitung, Ausbreitungsverhalten und Ökologie von Waldvögeln einer Überschwemmungssavanne

TERCERA PARTE



M. Moraes R.

Ost-Boliviens, unter besonderer Berücksichtigung inesktivorer Arten. Tesis doctoral, Universidad de Munich, Alemania. 166 pp.

- Tarifa, T. y L. F. Aguirre. 2009. Mamíferos. Pp. 419-572. En: Ministerio de Medio Ambiente y Agua, Libro rojo de la fauna de vertebrados de Bolivia, La Paz, Bolivia.
- Trujillo, F. y F. Mosquera-Guerra. 2016. Caracterización, uso y manejo de la mastofauna asociada a los morichales de los Llanos Orientales colombianos. Pp. ¿?. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de

Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.

- Urioste, R. J. de. 1994. Estudio de la ecología y las interacciones competitivas entre caprimúlidos y con los quirópteros insectívoros de vuelo rápido en Espíritu, Beni - Bolivia. Tesis de licenciatura en biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 98 pp.
- Wallace, R. B., H. Gómez, Z. R. Porcel y D. I. Rumiz (Eds). 2010. Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia. Centro de Ecología Difusión, Fundación Simón I. Patiño, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 906 pp.
- Wilson, D. E. y J. A. Salazar 1989. Los murciélagos de la Reserva de la Biósfera "Estación Biológica del Beni", Bolivia. *Ecología en Bolivia* 13: 47-56.

Anexo 1. Lista de las especies de peces registradas (mediante colecciones científicas) y residentes permanentes en sistemas palustres: pantanos y palmares inundados.

No.	Orden	Familia	Especie
1	Milyobatiformes	Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon motoro</i>
2	Characiformes	Curimatidae	<i>Cyphocharax plumbeus</i>
3			<i>Cyphocharax spiluroopsis</i>
4			<i>Steindachnerina dobula</i>
5		Crenuchidae	<i>Characidium cf. zebra</i>
6		Characidae	<i>Aphyocharacidium bolivianum</i>
7			<i>Aphyocharax nattereri</i>
8			<i>Prionobrama filigera</i>
9			<i>Tyttobrycon dorsimaculatus</i>
10			<i>Tyttobrycon spinosus</i>
11			<i>Astyanax bimaculatus</i>
12			<i>Ctenobrycon hauxwellianus</i>
13			<i>Odontostilbe dierythrura</i>
14			<i>Serrapinnus micropterus</i>
15			<i>Hemigrammus lunatus</i>
16			<i>Hemigrammus cf. bellottii</i>
17			<i>Hyphessobrycon cf. eques</i>
18			<i>Moenkhausia cotinho</i>
19			<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>
20			<i>Gymnocorymbus ternetzi</i>
21			<i>Gymnocorymbus thayeri</i>
22			<i>Markiana nigripinnis</i>
23		Serrasalminidae	<i>Serrasalmus spilopleura</i>
24		Erythrinidae	<i>Erythrinus erythrinus</i>
25			<i>Hoplerethrinus unitaeniatus</i>
26		Lebiasinidae	<i>Hoplias malabaricus</i>
27			<i>Pyrrhulina australis</i>
28	Siluriformes	Aspredinidae	<i>Pseudobunocephalus amazonicus</i>
29		Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i>
30			<i>Hoplosternum littorale</i>
31			<i>Lepthoplosternum beni</i>
32			<i>Megalechis thoracata</i>

TERCERA PARTE



M. Moraes R.

Anexo 1. Continuación.

No.	Orden	Familia	Especie
33	Siluriformes	Callichthyidae	<i>Corydoras hastatus</i>
34		Doradidae	<i>Anadoras grypus</i>
35			<i>Anadoras weddellii</i>
36	Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus carapo</i>
37		Sternopygidae	<i>Eigenmannia humboldtii</i>
38			<i>Eigenmannia virescens</i>
39			<i>Sternopygus macrurus</i>
40		Hypopomidae	<i>Brachyhypopomus brevirostris</i>
41		Apterodontidae	<i>Apterodontus albifrons</i>
42	Cyprinodontiformes	Rivulidae	<i>Anablepsoides beniensis</i>
43			<i>Pterolebias longipinnis</i>
44			<i>Trigonectes rogoaguae</i>
45	Beloniformes	Belonidae	<i>Potamorhaphis eigenmanni</i>
46	Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i>
47	Perciformes	Cichlidae	<i>Apistogramma inconspicua</i>
48			<i>Apistogramma linkei</i>
49			<i>Cichlasoma boliviense</i>
50			<i>Crenicichla lepidota</i>
51			<i>Laetacara dorsigera</i>
52			<i>Mesonauta festivus</i>
53	Lepidosireniformes	Lepidosirenidae	<i>Lepidosiren paradoxa</i>

Anexo 2. Aves relacionadas con pastizales y palmares de Espíritu (adaptado de Hanagarth y Specht 2000). Nomenclatura según Gill y Donsker (2016). Leyenda hábitats: Yo: yomomo, pantano permanente; Cu: curiche, pantano permanente; Ba: Bajíos, pastizales bajos inundados de 6-9 meses; Ta: Tacuarillares, pastizales altos de *Panicum tricholaenoides*; Pa: Pastizales con *Copernicia alba*; Ta: Tajibales, bosques abiertos de *Tabebuia heptaphylla*; Tu: Tusecales, matorrales de *Machaerium isadelphum*; Gf: Bosque de galería; Fi: Islas de bosque, Ai: Espacio abierto; Ri: Ríos y márgenes de ríos; Po: Estanques. PE: Presencia estacional; R: residente; V: estado indefinido; NT: en tránsito del norte; PM: Migratoria potencial; PD: Migratoria sureña; D: migratoria sureña durante la época seca; ST: en tránsito del sur.

No.	Orden	Familia	Especie	PE	Hábitats
1	Rheiformes	Rheidae	<i>Rhea americana</i>	R	Ba, Pa, Ta, Tac
2	Tinamiformes	Tinamidae	<i>Rhynchotus rufescens</i>	V	Pa, Tac
3	Pelecaniformes	Ardeidae	<i>Syrigma sibilatrix</i>	R	Pa, Ba, Cu, Po, Fi
4	Pelecaniformes	Ardeidae	<i>Ardea alba</i>	R	Pa, Cu, Yo, Ba, Ri, Gf, Po
5	Pelecaniformes	Ardeidae	<i>Bubulcus ibis</i>	R	Ai, Ba, Tac, Cu, Pa
6	Pelecaniformes	Ardeidae	<i>Egretta thula</i>	R	Ba, Cu, Yo, Po, Pa
7	Pelecaniformes	Ardeidae	<i>Butorides striata</i>	R	Pa, Yo, Cu, Ri, Ba, Po, Gf
8	Pelecaniformes	Threskiornithidae	<i>Theristicus caudatus</i>	R	Pa, Ba, Cu, Tac, Yo
9	Pelecaniformes	Threskiornithidae	<i>Theristicus caerulescens</i>	R	Pa, Ba, Cu, Yo
10	Ciconiiformes	Ciconiidae	<i>Mycteria americana</i>	R	Cu, Ba, Po, Yo, Pa, Tac, Ta, Ri, Gf
11	Ciconiiformes	Ciconiidae	<i>Ciconia maguari</i>	R	Pa, Cu, Ba, Yo
12	Ciconiiformes	Ciconiidae	<i>Jabiru mycteria</i>	R	Ai, Po, Yo, Cu, Ba, Ri, Pa, Gf, Fi
13	Accipitriformes	Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>	R	Ai, Pa, Ba, Tac, Cu, Yo, Fi
14	Accipitriformes	Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>	R	Ai, Pa, Ba, Fi
15	Accipitriformes	Cathartidae	<i>Cathartes burrovianus</i>	R	Ai, Fi, Pa, Ba, Yo
16	Anseriformes	Anhimidae	<i>Chauna torquata</i>	R	Cu, Ba, Yo, Pa, Ai, Po, Gf
17	Anseriformes	Anatidae	<i>Dendrocygna viduata</i>	R	Pa, Ba, Cu, Yo, Ta, Po
18	Anseriformes	Anatidae	<i>Dendrocygna autumnalis</i>	R	Pa, Ba, Po, Ta, Yo, Cu

TERCERA PARTE

Anexo 2. Continuación.

No.	Orden	Familia	Especie	PE	Habitats
19	Anseriformes	Anatidae	<i>Oressochen jubata</i>	R	Pa, Ba, Yo, Ta, Po, Ri, Gf
20	Anseriformes	Anatidae	<i>Cairina moschata</i>	R	Ba, Cu, Yo, Pa, Ri, Gf
21	Anseriformes	Anatidae	<i>Amazonetta brasiliensis</i>	R	Ba, Cu, Yo, Pa, Ri
22	Falconiformes	Falconidae	<i>Caracara plancus</i>	R	Ai, Pa, Fi, Ba, Ta, Ri
23	Charadriiformes	Charadriidae	<i>Vanellus chilensis</i>	R	Ba, Pa, Cu, Yo
24	Charadriiformes	Jacaniidae	<i>Jacana jacana</i>	R	Yo, Cu, Ba, Tac, Pa
25	Charadriiformes	Scolopacidae	<i>Bartramia longicauda</i>	NT	Pa, Ba
26	Charadriiformes	Scolopacidae	<i>Tringa flavipes</i>	NT	Po, Ba, Pa
27	Charadriiformes	Scolopacidae	<i>Tringa solitaria</i>	NT	Po, Ba, Pa
28	Charadriiformes	Scolopacidae	<i>Actitis macularia</i>	NT	Po, Pa
29	Charadriiformes	Scolopacidae	<i>Gallinago paraguayana</i>	R	Ba, Tac, Pa
30	Columbiformes	Columbidae	<i>Zenaidura macroura</i>	PM	Pa, Tu, Fi
31	Columbiformes	Columbidae	<i>Columba palumbus</i>	R	Gf, Fi, Ba, Pa
32	Columbiformes	Columbidae	<i>Columba palumbus</i>	PD	Tu, Pa, Ta, Tac, Ba, Fi
33	Psittaciformes	Psittacidae	<i>Forpus xanthopterygius</i>	R	Fi, Pa, Tu, Ta, Ba, Tac
34	Cuculiformes	Cuculidae	<i>Crotophaga ani</i>	R	Tac, Pa, Fi, Gf, Cu, Ba
35	Cuculiformes	Cuculidae	<i>Guiraca guiraca</i>	R	Ta, Tu, Pa, Tac, Fi
36	Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Chordeiles acutipennis</i>	PM	Tu, Pa, Ta
37	Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Chordeiles maculosa</i>	R	Ai, Ba, Pa
38	Piciformes	Picidae	<i>Colaptes campestris</i>	R	Pa, Tu, Ta
39	Passeriformes	Furnariidae	<i>Furnarius rufus</i>	R	Ta, Tu, Pa, Fi, Tac, Ba, Cu, Yo
40	Passeriformes	Tyrannidae	<i>Machetornis rixosa</i>	R	Tu, Pa, Ba, Ta, Fi
41	Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pitangus sulphuratus</i>	R	Cu, Ba, Pa, Ta, Tu, Fi, Ri, Po, Gf

Anexo 2. Continuación.

No.	Orden	Familia	Especie	PE	Habitats
42	Passeriformes	Tyrannidae	<i>Tyrannus melancholicus</i>	R	Ta, Tu, Fi, Pa, Ba, Tac, Cu, Gf, Ri
43	Passeriformes	Hirundinidae	<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	D?	Ta, Pa
44	Passeriformes	Hirundinidae	<i>Progne subis</i>	D?	Ta, Pa, Tu, Tac, Ba, Cu
45	Passeriformes	Hirundinidae	<i>Progne subis/modesta</i>	ST	Pa, Ai
46	Passeriformes	Hirundinidae	<i>Progne subis/modesta</i>	V	Pa
47	Passeriformes	Hirundinidae	<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	PM	Ba, Tac, Cu, Pa, Ai
48	Passeriformes	Hirundinidae	<i>Riparia riparia</i>	NT	Ai, Pa, Ba, Tac
49	Passeriformes	Hirundinidae	<i>Hirundo rustica</i>	NT	Ai, Pa, Ba, Cu, Tac
50	Passeriformes	Mimidae	<i>Mimus triurus</i>	V	Pa, Tu
51	Passeriformes	Motacillidae	<i>Anthus lutescens</i>	R	Ba, Pa, Tac
52	Passeriformes	Emberizidae	<i>Ammodramus humeralis</i>	PM	Ba, Pa, Tac, Ta
53	Passeriformes	Thraupidae	<i>Sicalis flaveola</i>	R	Ta, Tu, Pa, Ba, Tac
54	Passeriformes	Thraupidae	<i>Embernagra platensis</i>	PM	Tac, Pa
55	Passeriformes	Thraupidae	<i>Volatinia jacarina</i>	PM	Tac, Pa
56	Passeriformes	Thraupidae	<i>Paroaria coronata</i>	R	Ta, Tu, Fi, Pa, Ba
57	Passeriformes	Thraupidae	<i>Paroaria gularis</i>	R	Ri, Ba, Tu, Pa, Cu, Yo, Gf, Fi
58	Passeriformes	Icteridae	<i>Sturnella superciliosa</i>	PD	Tac, Ba, Pa
59	Passeriformes	Icteridae	<i>Gnorimopsar chopi</i>	R	Ta, Tu, Ba, Pa, Tac, Fi
60	Passeriformes	Icteridae	<i>Agelaius badius</i>	R	Ba, Ta, Pa, Tu, Fi
61	Passeriformes	Icteridae	<i>Molothrus bonariensis</i>	R	Ba, Pa, Tac, Ta, Tu, Cu
62	Passeriformes	Icteridae	<i>Dolichonyx oryzivorus</i>	NT	Tu, Pa
63	Passeriformes	Passeridae	<i>Passer domesticus</i>	R	Pa

M. Moraes R.



TERCERA PARTE

Anexo 3. Mamíferos de la sabana de Espíritu. Nomenclatura según Salazar-Bravo *et al.* (2003), Wallace *et al.* (2010) y Díaz *et al.* (2016). Leyenda: PN: Pantanos; IB: Islas de bosque; ZA: Zona antrópica; T: Tajibales; TU: Tusecales; PA: Palmar; P: Pastizal; BG: Bosques de galería; R/A: Ríos y Arroyos. Evidencia: V: visto; C: capturado; A: grabación acústica.

No.	Orden	Familia	Especie	Hábitat	Evidencia
1	Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	IB, ZA	V
2	Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Philander opossum</i>	IB, ZA	C
3	Cingulata	Dasypodidae	<i>Dasypus novemcinctus</i>	IB, T, ZA, TU, P	C
4	Cingulata	Dasypodidae	<i>Euphractus sexcinctus</i>	IB, T, ZA, TU, P, PA	C
5	Pilosa	Myrmecophagidae	<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	BG, IB, ZA, P, PA	V
6	Pilosa	Myrmecophagidae	<i>Tamandua tetradactyla</i>	BG, IB, ZA, P	V
7	Primates	Cebidae	<i>Sapajus apella</i>	BG	V
8	Primates	Atelidae	<i>Alouatta caraya</i>	BG, IB	V
9	Rodentia	Cricetidae	<i>Calomys callosus</i>	P	C
10	Rodentia	Cricetidae	<i>Holochilus brasiliensis</i>	P	C
11	Rodentia	Cricetidae	<i>Oligoryzomys microtis</i>	P	C
12	Rodentia	Erethizontidae	<i>Coendou bicolor</i>	IB	V
13	Rodentia	Caviidae	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	BG, PN	C, V
14	Rodentia	Dasyproctidae	<i>Dasyprocta punctata</i>	BG, IB, T, P, PN	C, V
15	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Lophostoma silvicolum</i>	IB	C
16	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Micronycteris minuta</i>	IB	C
17	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Chrotopterus auritus</i>	BG	C
18	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Mimon crenulatum</i>	IB	C
19	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Phyllostomus elongatus</i>	BG, IB	C
20	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Phyllostomus hastatus</i>	IB	C
21	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Phyllostomus discolor</i>	IB, T	C

Anexo 3. Continuación.

No.	Orden	Familia	Especie	Hábitat	Evidencia
22	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Trachops cirrhosus</i>	BG	C
23	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Vampyrus spectrum</i>	IB	C
24	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Artibeus planirostris</i>	IB, T	C
25	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Artibeus obscurus</i>	BG	C
26	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Artibeus lituratus</i>	BG	C
27	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Dermanura anderseni</i>	BG	C
28	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Chiroderma salvini</i>	ZA	C
29	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Platyrrhinus nigellus</i>	BG, IB, T, TU, P, ZA	C
30	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Uroderma bilobatum</i>	IB	C
31	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Uroderma magnirostrum</i>	BG	C
32	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Vampyroides caraccioli</i>	IB	C
33	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Sturnira lilium</i>	BG, IB, T, TU	C
34	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Desmodus rotundus</i>	BG, IB	C
35	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Diaemus youngi</i>	ZA, IB	C
36	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Anoura geoffroyi</i>	TU	C
37	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Glossophaga soricina</i>	IB, TU	C
38	Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Carollia perspicillata</i>	BG, IB, T	C
39	Chiroptera	Emballonuridae	<i>Peropteryx kappleri</i>	IB	C
40	Chiroptera	Emballonuridae	<i>Peropteryx macrotis</i>	IB	C
41	Chiroptera	Emballonuridae	<i>Rhynchonycteris naso</i>	BG	C, V, A
42	Chiroptera	Emballonuridae	<i>Saccopteryx leptura</i>	IB	V
43	Chiroptera	Emballonuridae	<i>Saccopteryx bilineata</i>	IB	C
44	Chiroptera	Molossidae	<i>Cynomops abrasus</i>	BG	C



M. Moraes R.

TERCERA PARTE

Anexo 3. Continuación.

No.	Orden	Familia	Especie	Hábitat	Evidencia
45	Chiroptera	Molossidae	<i>Cynomops planirostris</i>	IB, BG, T, PA	C, A
46	Chiroptera	Molossidae	<i>Eumops glaucinus</i>	IB, T, PA	C
47	Chiroptera	Molossidae	<i>Eumops hansae</i>	T, PA	C
48	Chiroptera	Molossidae	<i>Eumops patagonicus</i>	IB, T, PA	C
49	Chiroptera	Molossidae	<i>Eumops perotis</i>	ZA	C
50	Chiroptera	Molossidae	<i>Eumops auripendulus</i>	ZA, IB, T, BG, P, PA	C, A
51	Chiroptera	Molossidae	<i>Molossops temminckii</i>	IB, TU TA, BG, ZA, P, PA	C, A
52	Chiroptera	Molossidae	<i>Molossus currentium</i>	ZA, IB BG	C, A
53	Chiroptera	Molossidae	<i>Molossus rufus</i>	BG, IB, T, ZA, PA	C
54	Chiroptera	Molossidae	<i>Molossus molossus</i>	IB, T, ZA, PA	C
55	Chiroptera	Molossidae	<i>Molossus pretiosus</i>	IB, T	C, A
56	Chiroptera	Molossidae	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	ZA	C
57	Chiroptera	Molossidae	<i>Promops centralis</i>	ZA, IB, BG, P, PA	C, A
58	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Eptesicus furiinalis</i>	IB, T	C
59	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Lasiurus ega</i>	ZA, IB, BG	A
60	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Myotis nigricans</i>	IB, TU, TA	C, A
61	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Myotis midastactus</i>	IB, T	C, A
62	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Myotis riparius</i>	ZA, IB	C, A
63	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Myotis albescent</i>	BG, ZA	C
64	Chiroptera	Noctilionidae	<i>Noctilio leporinus</i>	BG, IB, ZA, T, P, PA	C, V, A
65	Chiroptera	Noctilionidae	<i>Noctilio albiventris</i>	BG, IB, T, TU, P, ZA, PA	C, V, A
66	Carnivora	Felidae	<i>Leopardus pardalis</i>	BG, IB	C
67	Carnivora	Felidae	<i>Puma yagouaroundi</i>	BG, IB	V

Anexo 3. Continuación.

No.	Orden	Familia	Especie	Hábitat	Evidencia
68	Carnivora	Felidae	<i>Puma concolor</i>	BG	V
69	Carnivora	Felidae	<i>Panthera onca</i>	BG	V
70	Carnivora	Canidae	<i>Cerdocyon thous</i>	BG, IB, T, ZA, P, PN	V
71	Carnivora	Canidae	<i>Chrysocyon brachyurus</i>	BG	V
72	Carnivora	Mustelidae	<i>Lontra longicaudis</i>	BG	V
73	Carnivora	Mustelidae	<i>Pteronura brasiliensis</i>	BG	V
74	Carnivora	Procyonidae	<i>Nasua nasua</i>	BG, ZA, TU, P	V
75	Carnivora	Procyonidae	<i>Procyon cancrivorus</i>	IB, ZA, T	V
76	Perissodactyla	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	BG	V
77	Artiodactyla	Suidae	<i>Sus scrofa</i>	ZA, PN	V
78	Artiodactyla	Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i>	IB	V
79	Artiodactyla	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	PN	V
80	Artiodactyla	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	IB, T, TU, PN, PA	V
81	Artiodactyla	Cervidae	<i>Blastocerus dichotomus</i>	PN, PA	V
82	Cetacea	Iniidae	<i>Inia boliviensis</i>	R/A	V

M. Moraes R.



TERCERA PARTE: BOLIVIA



M. Moraes R.



16. PALMARES ASOCIADOS A LOS LLANOS INUNDADOS EN BOLIVIA: ECORREGIONES DE HEATH, MOXOS, PANTANAL Y CHACO

Mónica Moraes R.

Resumen

En las tierras bajas del este de Bolivia hay cuatro ecorregiones con palmares inundados: Pampas del Heath, Llanos de Moxos, Pantanal (permanentemente inundada) y Chaco. Se pretende ilustrar la presencia de comunidades de especies de palmeras en relación a estas ecorregiones y las características edáficas, bajo regímenes de inundación estacional a permanente. Las formaciones mayormente representadas son las de *Copernicia alba* y *Mauritia flexuosa* en tres ecorregiones, mientras que *Trithrinax schizophylla* en dos. También se encuentran *Mauritiella armata* y *Bactris* spp, entre las 17 especies encontradas en diferentes formaciones de vegetación de ecorregiones inundadas. Ocupan un gradiente amplio de suelos arcillosos y limos, pobres en minerales con baja a mediana capacidad de intercambio catiónico, permeables a impermeables, drenados a mal drenados. La relación de estos palmares inundados con las dinámicas de la inundación y los tipos de suelos establece características distintivas en una amplia superficie de paisajes mayormente abiertos.

Palabras clave. Arecaceae. *Copernicia alba*. *Mauritia flexuosa*. Paisajes inundados bolivianos. *Trithrinax schizophylla*.

Introducción

En los extensos paisajes abiertos de tierras bajas de Bolivia predomina la vegetación de sabanas inundables que intercala con islas de bosque, bosques de galería y parches de bosque continuo, con influencias fitogeográficas amazónicas, del Cerrado, andinas y chaqueñas (Moraes 1999, 2007, Moraes *et al.* 2014). En un análisis sobre la riqueza potencial de palmeras nativas de Bolivia, se observó que las sabanas inundables de los Llanos de Moxos, coinciden con áreas donde la concentración de especies es menor a siete (Moraes *et al.* 2014) y que este número se incrementa cuando se encuentra asociado con suelos húmedos bien drenados, en contraste a aquellos inundados a lo largo del año (Moraes 2007).

En estos paisajes están presentes cuatro ecorregiones –según la clasificación en Ibisch y Mérida (2003) a una escala de 1:1.000.000–, con las cuales se asocian palmares inundados: Pampas

TERCERA PARTE

del Heath, Llanos de Moxos, Pantanal y Chaco (Figuras 1 y 2) en un área total de 37.419.600 ha, que presentan distintas características hídricas (Tabla 1). Las dos primeras forman parte de la cuenca amazónica, mientras que las dos últimas se encuentran en la cuenca Paraná-Paraguay; presentando relieves topográficos bajos de 2-5 m, excepto en las del Heath que según Hanagarth (1993) llegan a 10 m. Moxos corresponde únicamente a Bolivia, Heath está compartido entre Bolivia y Perú, el Pantanal es compartido con Brasil y Paraguay y el Chaco con Argentina, Paraguay y Brasil. La influencia biogeográfica deriva de cinco provincias según el sistema de Navarro (2002): Acre-Madre de Dios (amazónica suroccidental), Beni (Llanos de Moxos y norte beniano), Cerrado, Pantanal y Chaco Boreal (Beck y Moraes 2004).

Las Pampas del Heath situadas en el NO de Bolivia tienen una superficie aproximada de 88.100 ha y presentan sistemas dendríticos de ríos, con cauces profundos y poco amplios. Esas sabanas se inundan estacionalmente en una extensión de 5-50%, siendo el anegamiento mayor (17-50%) durante cinco meses en la época lluviosa (noviembre a abril) (Hanagarth 1993). En el caso de los Llanos de Moxos (21.356.000 ha), la inundación puede alcanzar el 50% de su extensión durante la época lluviosa y es un área influenciada por ríos de las subcuencas del Beni y Mamoré que forman parte de la cuenca amazónica. En el relieve persisten los sistemas agrícolas de camellones de cultivo de culturas prehispánicas, que construyeron montículos en las sabanas para asentamientos humanos y manejo integral de recursos, y la conformación de 375 lagunas cuadradas (Erickson 2000), como el complejo Rogagua-Rogaguado hacia el O-N de estos

Llanos. La extensa cantidad de lagunas geométricas en Moxos son geoformas únicas en la Amazonia y su persistencia seguramente se debe las características de sus suelos impermeables, compuestos principalmente de arcillas y limos, muy estables, con una capacidad de absorción muy baja, lo que ha permitido su permanencia hasta el día de hoy (Saavedra 2009). Se encuentran, en la región, dos áreas protegidas del Sistema Nacional: Refugio de Vida Silvestre Espíritu y la Estación Biológica Beni – Reserva de la Biosfera.

El Pantanal pertenece a un paisaje permanentemente inundado a lo largo del año y está representado en el este de Bolivia mediante únicamente por parches fragmentados (Figura 1), con una superficie en el lado boliviano de 3.200.000 ha. En las comunidades naturales presenta mezcla de elementos amazónicos y del Cerrado. Actualmente cuenta con dos unidades de conservación a nivel nacional: Área Natural de Manejo Integrado San Matías y Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Otuquis. Finalmente, la región del Chaco (con 12.775.500 ha en Bolivia) presenta características climáticas extremas con una precipitación promedio anual de 400–2.000 mm y 3-10 meses secos, por lo que las lluvias en una corta estación húmeda, generan dinámicas ecológicas muy intensas. Predominan paisajes de vegetación xerofítica con parches dispersos de áreas abiertas o de matorrales. El Área Natural de Manejo Integrado Kaa-Iya constituye la unidad de conservación en estas formaciones del Chaco.

En este trabajo se presenta una relación de las especies nativas de la familia Arecaceae de Bolivia que están asociadas a los llanos inundados (situados a menos



F. Wittman

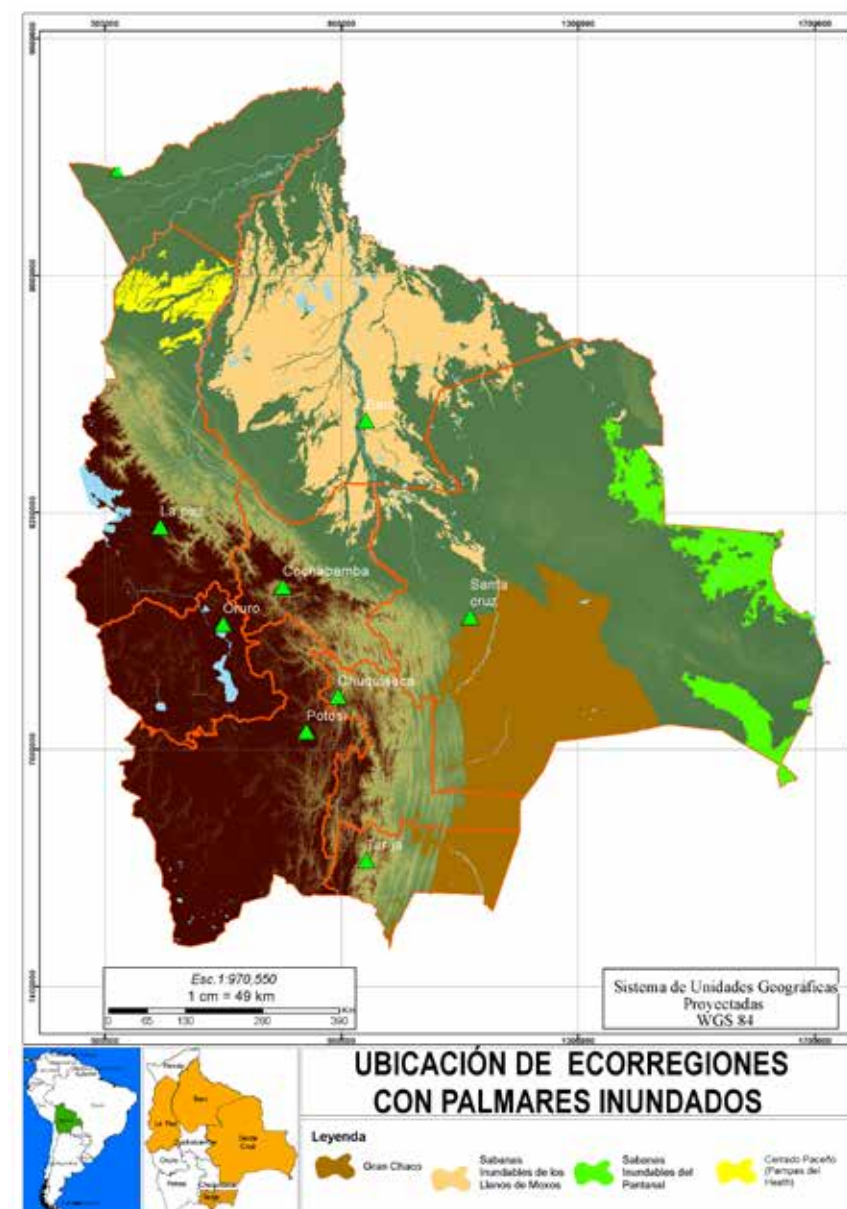


Figura 1. Ubicación de las sub-ecorregiones de Bolivia con palmares inundados en base a Ibisich y Mérida (2003), desde el centro al este del país en la zona aluvial desde el subandino hasta el Precámbrico y de norte a sur. Elaborado por Noel Ortuño.

TERCERA PARTE

Tabla 1. Palmeras en ecorregiones inundadas de Bolivia, condiciones edáficas y de inundación. Especies de Arecaceae basado en Moraes (1999, 2007, 2015), condiciones edáficas y condiciones de inundación (Hanagarth 1993).

Ecorregión	Vegetación y presencia de palmeras	Condiciones edáficas (Hanagarth 1993)	Dinámica de la inundación
Pampas del Heath (ca. 88.100 ha)	Islas de bosque y bosque de galería: <i>Astrocaryum huaimi</i> , bosque de galería: <i>Bactris glaucescens</i> , <i>B. riparia</i> , <i>Desmoncus mitis</i> , bosque inundado: <i>Socratea exorrhiza</i> ; pantanos: <i>Mauritia flexuosa</i> , <i>Mauritiella armata</i> .	Suelos predominantemente arcillosos, pobres en sodio; pantanos con mayor contenido en cationes; baja capacidad de intercambio.	Suelos saturados durante varios meses (estacional); cerca de ríos o en pequeñas depresiones.
Llanos de Moxos (21.356.000 ha)	Pantanos: <i>Mauritia flexuosa</i> , <i>Mauritiella armata</i> , sabanas inundadas estacionalmente; <i>Acrocomia totai</i> , <i>Copernicia alba</i> , islas de bosque: <i>Attalea princeps</i> , <i>Desmoncus polyacanthos</i> , <i>Syagrus sancona</i> , bosque inundado: <i>Astrocaryum gratum</i> , <i>Bactris major</i> , <i>Euterpe precatoria</i> , <i>Socratea exorrhiza</i> ; bosque de galería: <i>Bactris riparia</i> , <i>B. glaucescens</i> .	Suelos impermeables, arcillas y limos; en el caso de los pantanos con <i>Mauritia</i> son pobres en minerales y en proceso de gleyización; capacidad de intercambio mediana.	Estacionalmente inundado a permanentemente inundado (pantanos eutrofizados); palmares de <i>Copernicia</i> inundados 3-5 meses con 30-80 cm de profundidad.
Pantanal boliviano (ca. 3.200.000 ha)	Pantanos: <i>Mauritia flexuosa</i> , pampas termitero: <i>Mauritiella armata</i> ; bosques inundados estacionalmente: <i>Attalea phalerata</i> , <i>Copernicia alba</i> .	Suelos poco permeables; arcillas y limos; poca infiltración de agua superficial.	Anegación permanente por año y en menor extensión, inundación estacional.
Chaco boliviano (12.775.500 ha)	<i>Acrocomia totai</i> , <i>Copernicia alba</i> , <i>Trithrinax schizophylla</i> .	Alta relación con nivel freático y suelos salinos.	Inundación corta, pero se mantienen húmedos todo el año.
37.419.600 ha			

de 400 m de altitud), en base a datos sobre las formaciones de vegetación y las ecorregiones que ocupan, así como a información resumida sobre las condiciones edáficas y niveles de la inundación de los paisajes en que se encuentran representadas. También se incluye un resumen de los tres tipos de palmares característicos de las tierras aluviales del país.

Palmares asociados a los llanos inundados

En las cuatro ecorregiones que presentan palmares inundados en Bolivia (Tabla 1), algunas especies se repiten, tanto en formaciones de vegetación como ecorregiones y se distinguen por los regímenes e intensidad de la inundación (Tabla 2). En las Pampas del Heath – con menor

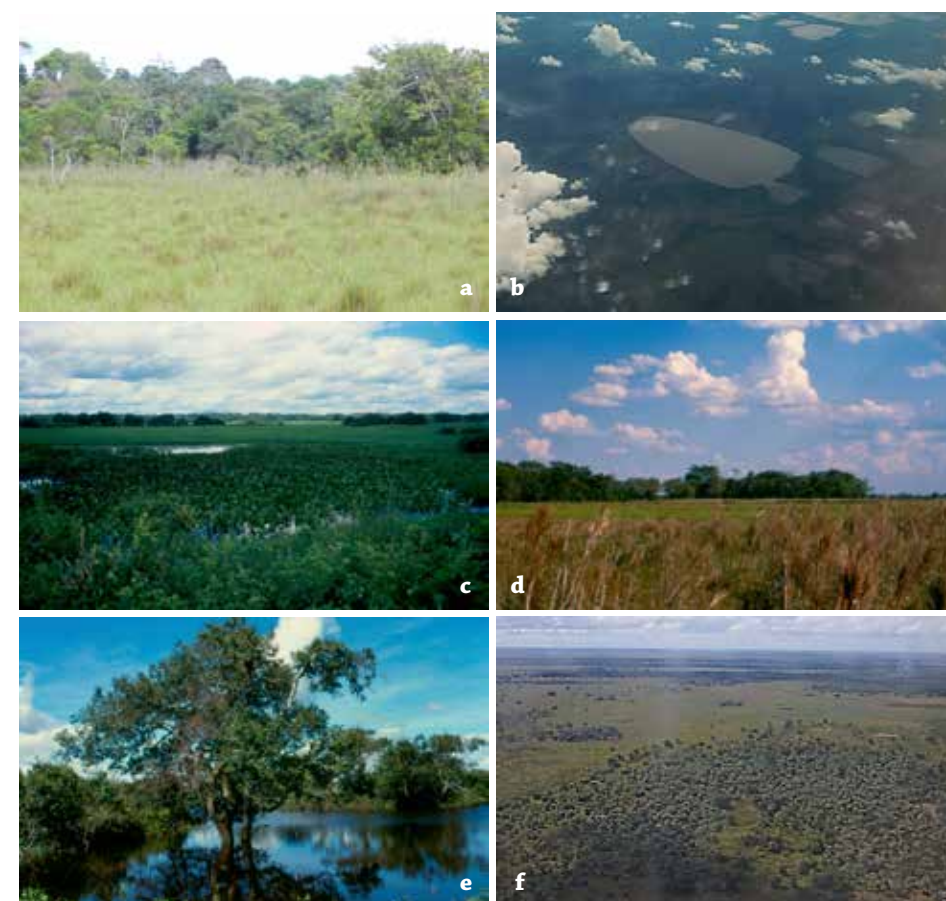


Figura 2. Vistas panorámicas de ecorregiones inundadas de Bolivia. a) Pampas del Heath. b) Lagunas rectangulares en Llanos de Moxos. c) Pantanos. d) Islas de bosque. e) Bosques inundados y f) Palmares de *Copernicia alba*. Fotos: M. Moraes R.

TERCERA PARTE



F. Wittman

nivel de inundación que en los Llanos de Moxos – son representativas las comunidades de *Mauritiella armata* (Figura 3a) y de *Mauritia flexuosa* (palma real) en ambientes pantanosos de las sabanas, sin embargo, existen formaciones de relieve más elevado, colonizadas por especies de *Bactris*, entre otras. Como el relieve es más pronunciado, generalmente los palmares inundados se relacionan con depresiones arcillosas.

En el caso de los Llanos de Moxos hay mayor diversidad de formaciones de vegetación

(pantanos y varios tipos de bosques) con un gradiente de inundación, así como la presencia de diferentes grupos de especies de palmeras. Sin embargo, se destacan por su extensión las sabanas estacionalmente inundadas en suelos impermeables con intercambio catiónico mediano y la napa freática al sur es más alta (2-3,5 m) que al sur (Hanagarth 1993). Los palmares en las semialturas de estos Llanos predominan en un 75% en una cobertura aproximada de 7.000 km² (Larrea *et al.* 2010). Estas pampas están predominantemente colonizadas por palmares de *Copernicia alba*; que

en áreas de bosques abiertos se mezclan con *Acrocomia totai* (antes conocida como *A. aculeata* pero ésta se restringe solo al norte de Suramérica, Moraes 2015). En bosques inundados se encuentran comunidades de *Astrocaryum gratum* (chonta), *Euterpe precatoria* (asaí), *Socratea exorrhiza* (pachiuba) y *Bactris major* (marayaú), mientras que en bosques de galería se encuentran colonias densas de las chontillas: *Bactris riparia* (Figura 3b) y *B. glaucescens*. En islas de bosque con un nivel reducido de inundación a nivel estacional, se encuentra *Attalea princeps* (motacú), *Desmoncus polyacanthos* y *Syagrus sancona* (sumuqué). Finalmente, en zonas pantanosas se desarrollan palmares densos de *Mauritia flexuosa*, mientras que en el norte de los Llanos de Moxos se encuentran palmares abiertos de *Mauritiella armata*.

En el paisaje del Pantanal se reduce sustancialmente la variedad de formaciones mayores de vegetación, y depende de los desbordes del río Paraguay a lo largo del año. Los suelos son variables: planosoles estagnos, mal drenados y poco permeables, arcillosos alcalinos, calcimagnésicos, arcillosos húmicos no alcalinos y ricos en potasio (Navarro 2011). En cuanto a especies de palmeras, está claramente representado por parches pantanosos de *Mauritia flexuosa* con distribución azonal (Figura 4). Normalmente *Attalea phalerata* coloniza sitios de terrazas altas y únicamente en la época lluviosa es que se encuentra en bosques inundados. En cambio predominan en casi toda la extensión del Pantanal los palmares inundados de *Copernicia alba* (palma blanca, caranday) a lo largo del año (Figura 5).

Tabla 2. Palmeras según formación de vegetación, ecorregión y niveles de inundación. Ecorregión = PH: Pampas del Heath; LM: Llanos de Moxos; P: Pantanal; Ch: Chaco. Inundación = P: permanente (a lo largo del año); E: estacional (época lluviosa); Intensidad = B: baja (menor a 10 cm); M: mediana (20-100 cm); A: alta (más de 100 cm).

Especie	Formación de vegetación	Ecorregión	Inundación/intensidad
<i>Acrocomia totai</i>	Sabanas, matorrales abiertos	LM, P, Ch	E/B
<i>Astrocaryum gratum</i>	Islas de bosque, bosque inundado	LM	P-E/B-M
<i>Astrocaryum huaimi</i>	Islas de bosque, bosque de galería	PH	E/B
<i>Attalea phalerata</i>	Islas de bosque	P	P/A
<i>Attalea princeps</i>	Islas de bosque, bosque de galería	LM, P	E/B
<i>Bactris glaucescens</i>	Bosque de galería	PH, LM	P/M
<i>Bactris major</i>	Bosque de galería	PH, LM	E/B
<i>Bactris riparia</i>	Bosque de galería	PH, LM	P/M
<i>Copernicia alba</i>	Sabanas	LM, P, Ch	E/B-M
<i>Desmoncus mitis</i>	Islas de bosque, bosque de galería	PH	E/B
<i>Desmoncus polyacanthos</i>	Islas de bosque, bosque de galería	LM	E/B
<i>Euterpe precatoria</i>	Bosque inundado	LM	E/B-M
<i>Mauritia flexuosa</i>	Pantano	PH, LM, P	P/A
<i>Mauritiella armata</i>	Pantano	PH, LM	P/M
<i>Socratea exorrhiza</i>	Bosque inundado	PH, LM	E/B-M
<i>Syagrus sancona</i>	Isla de bosque	LM	E/B
<i>Trithrinax schizophylla</i>	Sabanas, matorrales xéricos	Ch	E/B



Figura 3. a) Formación de *Mauritiella armata* en las pampas del Heath. b) Colonias de *Bactris riparia* en bosques de galería de los Llanos de Moxos. Fotos: M. Moraes R.

TERCERA PARTE



F. Wittman



Figura 4. La palma real (*Mauritia flexuosa*) en pantanos azonales. Foto: M. Moraes R.



Figura 5. *Copernicia alba* en sitios inundados de Otuquis, Pantanal (Santa Cruz, Bolivia) con *Thalia geniculata*. Foto: D. Villarroel.



Figura 6. Palmares de *Trithrinax schizophylla* – en matorrales xéricos estacionalmente inundados – en el Pauro (Santa Cruz, Bolivia). Foto: M. Moraes R.

Los bosques del Chaco boliviano muestran un patrón discontinuo de formaciones ampliamente sometidas a condiciones xéricas y de amplitud térmica diaria, especialmente hacia el sur de Bolivia. En suelos con napa freática casi superficial y suelos salinos, se desarrollan comunidades de *Trithrinax schizophylla* (palma de saó) (Figura 6) que soportan breves inundaciones estacionales durante la época lluviosa. Eventualmente estas formaciones se intercalan con palmares de *Copernicia alba* e individuos dispersos de *Acrocomia totai* (totái). En el Chaco, tanto en las zonas de llanura como en el Chaco montano, la presencia de *Copernicia alba* está asociada a zonas con una napa freática alta que permanecen inundadas la mayor parte del año, mucho más que *Trithrinax schizophylla*; algo parecido se puede ver

en el Chaco argentino y paraguayo. En el camino entre Villamontes y Yacuiba, hay palmares de *Copernicia*, que se encuentran en zonas de inundación permanente (J. Sarmiento, obs. pers. 2016).

En síntesis, en estos paisajes de tierras bajas menores a 400 m de altitud, se encuentran tres formaciones mayores de palmares inundados, que se describen a continuación.

Palmares de *Mauritia flexuosa* (Palma real)

Se los reconoce porque están permanentemente inundados y se relacionan con histosoles y gleysos; las aguas son negras o claras, ácidas y poco mineralizadas (Navarro 2011). Son formaciones pantanosas con un patrón denso de la

TERCERA PARTE

palmera dioica *Mauritia flexuosa*. Estos palmares se desarrollan en depresiones del mesorelieve o en meandros abandonados de ríos que se rellenan con aguas estancadas oligotrófico-distróficas que no transportan sedimentos en suspensión. Se alimentan del desborde de ríos (aguas claras y negras) de la cuenca amazónica o por aguas de lluvias en la época húmeda (Navarro op. cit.).

Estos palmares tienden a ser monotípicos y eventualmente se asocian con otras especies de plantas indicadoras, como *Lueheopsis hoehnei* y *Thalia geniculata* (Navarro op. cit.) en las Pampas del Heath, los Llanos de Moxos (como los sistemas lacustres Rogagua-Rogaguado) y el Pantanal, aunque su distribución esazonal y estrictamente relacionada a aguas eutrofizadas, pantanosas. En total cubre unos 30 km² de extensión (Moraes 2009).

Palmares de *Copernicia alba* (palma blanca o negra, caranday)

Estos palmares se desarrollan en suelos mesotróficos, ácidos hasta alcalinos con concentraciones medianas o elevadas en sodio y calcio (Navarro 2011). Siendo un elemento del Chaco, *Copernicia alba* presenta individuos solitarios agregados en diferente estado de desarrollo y en formaciones densas. Es característico de las sabanas estacionalmente inundadas de los Llanos de Moxos, Pantanal (Moraes 1999, 2007) y del Chaco. En Bolivia está relacionada con áreas abiertas estacionalmente inundadas durante la época lluviosa (Moraes 1991) – que luego se extiende al sur hacia Argentina y Paraguay – y presenta una amplia extensión en parches y fajas de hasta 50 km² (Moraes 2009). En los Llanos de Moxos soportan

inundaciones de 40-80 cm de profundidad durante las lluvias (Hanagarth 1993).

Matorrales xéricos con *Trithrinax schizopylla* (saó)

La palma de saó (*Trithrinax schizopylla*) se encuentra en sitios estacionalmente inundados y bajo condiciones extremas de sequía, dependiendo de la estacionalidad. Generalmente se adapta a áreas de matorrales xéricos del Chaco con una inundación leve durante menos de dos meses de duración y a una altitud menor a los 400 m, aunque también se encuentran poblaciones muy dispersas en el subandino hasta 1.500 de altitud. Soporta variaciones térmicas estacionales amplias en un día: la temperatura a medio día llega hasta 45°C y puede bajar en invierno a -10°C. También se mezcla con individuos de *Copernicia alba* en bosques estacionales semidecíduos (Moraes 1999), así como con *Acrocomia totai*. Estos palmares se establecen en dos tipos de suelos: vertisoles y estagnosoles, bien drenados (franco arenosos) y salinos, o en suelos mal drenados, arcillosos o arcillo limosos (Navarro 2011).

Otros palmares

Mauritiella armata se encuentra en las Pampas del Heath y al norte de los Llanos de Moxos, y sus formaciones son menos densas y extensas que las de *Mauritia flexuosa*. Ocasionalmente se asocia con *Mauritia flexuosa* y *Astrocaryum huaimi* (Haase 1990). *Astrocaryum huaimi* y *Desmoncus mitis* se encuentran en bordes de bosque y sabana afectados por la inundación estacional (Couvreur 2011).

Dos especies forman colonias a lo largo de bosques riparios en los Llanos de Moxos: *Bactris riparia* (chontilla) y *B. glaucescens* (Moraes 2007). Ambas se distribuyen

en los bosques de galería de la sabana y son dispersadas por peces (ver capítulo en este libro sobre “Vertebrados de Espíritu, Bolivia”). *Bactris glaucescens* también se establece en sabanas inundables, mediante dos tipos de colonias en diferente estado de desarrollo en sitios cercanos a los bosques de galería, estanques estacionales y en antiguos meandros; están adaptadas a inundaciones medianas o extremas (Moraes y Sarmiento 1992).

Acrocomia totai (totai, Figura 7) soporta inundaciones estacionales y es típica en paisajes de bosques húmedos, especialmente en bordes de bosque y bosques secundarios. Pese a que generalmente no conforma palmares continuos, se encuentra mezclada ocasionalmente con *Trithrinax schizopylla* y *Copernicia alba*.

Es una especie característica de bosques abiertos heliófilos o que queda como remanente a determinación de los dueños de tierras para habilitar sombra y alimento para el ganado, después de la quema del bosque para habilitar campos ganaderos. Soporta inundaciones bajas con intensidad menor a 10 cm de profundidad.

Conclusiones

En Bolivia, cuatro ecorregiones relacionadas con la presencia de palmares inundados muestran características fisionómicas, de inundación, edáficas y patrones florísticos particulares. Se distinguen formaciones pantanosas, permanentemente anegadas a lo largo del año, así como otras con inundación leve durante la época de lluvias. *Mauritia flexuosa* y *Mauritiella armata* colonizan áreas pantanosas



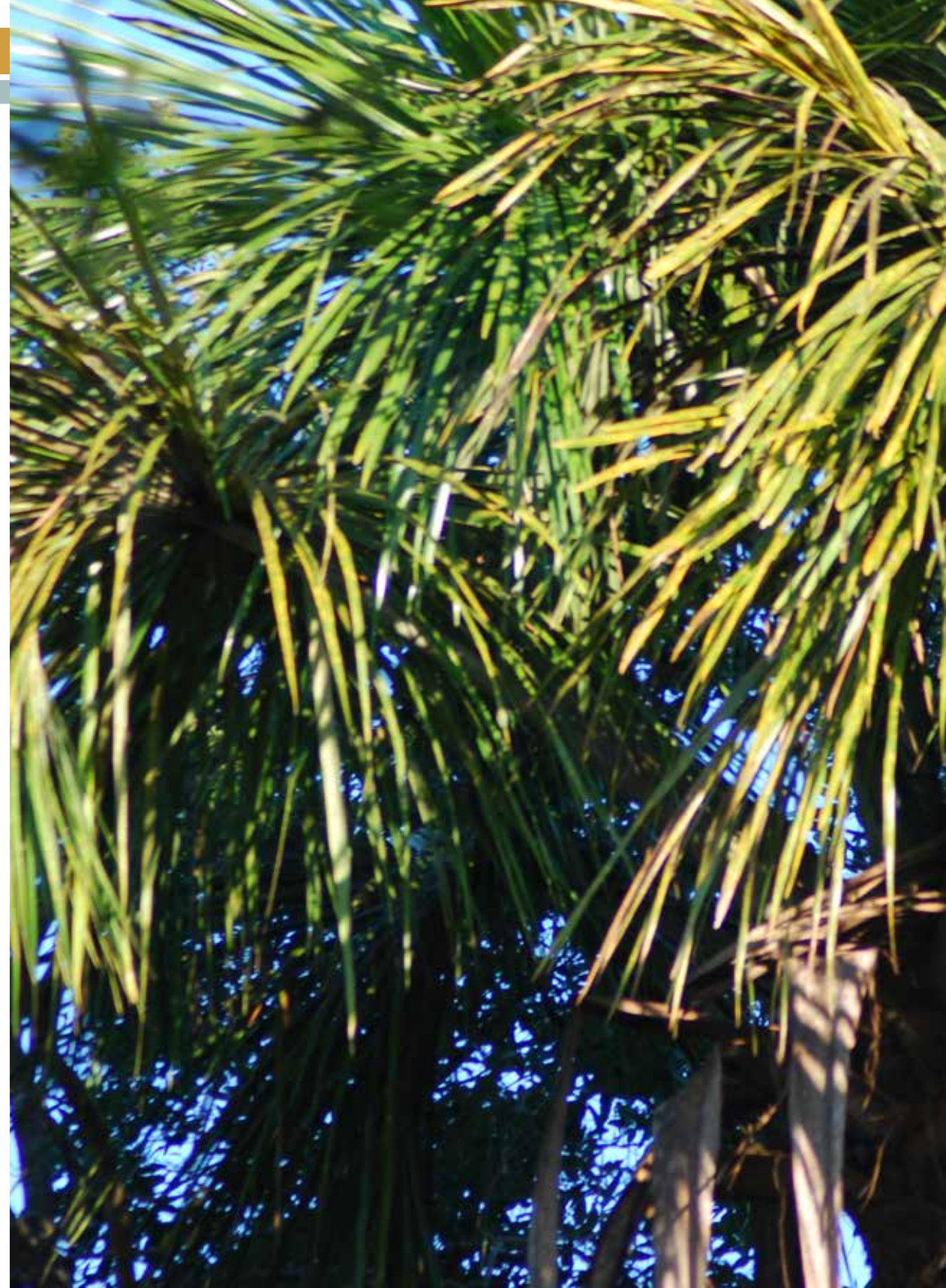
Figura 7. Palmar de totai (*Acrocomia totai*) en Santa Cruz. Foto: M. Moraes R.

TERCERA PARTE

de distribución azonal en tres de las cuatro ecorregiones. Se destaca a *Copernicia alba* como la especie mayormente representada en tres ecorregiones con suelos impermeables: Llanos de Moxos, Pantanal y Chaco. *Trithrinax schizophylla* se adapta especialmente a inundaciones estacionales, dependiendo de condiciones edáficas en suelos salinos drenados o mal drenados. La relación de estos palmares inundados con las dinámicas de la inundación y los tipos de suelos establece características distintivas en una amplia superficie de paisajes mayormente abiertos.

Bibliografía

- Beck, S. G. y M. Moraes R. 2004. Características biológicas generales de la llanura del Beni. Pp. 27-75. En: Pouilly, M., S. G. Beck, M. Moraes R. y C. Ibañez (Eds.), *Diversidad Biológica en la Llanura de Inundación del Río Mamoré. Importancia Ecológica de la Dinámica Fluvial*. Fundación Simón I. Patiño, Santa Cruz.
- Couvreur, T. L. P. 2011. Palms of the lower Madidi river in northern Bolivia. *Palms* 55 (1): 37-45.
- Erickson, C. L. 2000. Lomas de ocupación en los Llanos de Moxos. Pp. 207-226. En: Durán C., A. y R. Bracco B. (Eds.), *Arqueología de las Tierras Bajas*. Comisión Nacional de Arqueología, Montevideo, Uruguay.
- Haase, R. 1990. Plant communities of a savanna in northern Bolivia. II. Palm swamps, dry grassland, and shrubland. *Phytocoenologia* 18: 343-370.
- Hanagarth, W. 1993. Acerca de la geoecología de las sabanas del Beni en el noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia. 186 pp.
- Ibisich, P. L. y G. Mérida (Eds.) 2003. Biodiversidad: La riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación. Ministerio de Desarrollo Sostenible. Editorial FAN, Santa Cruz. 638 pp.
- Larrea-Alcázar, D. M., R. P. López, M. Quintanilla y A. Vargas. 2010. Gap analysis of two savanna-type ecoregions: a two-scale floristic approach applied to the Llanos de Moxos and Beni Cerrado, Bolivia. *Biodiversity and Conservation*. doi:10.1007/s10531-010-9802-4.
- Moraes R., M. 1991. Contribución al conocimiento del ciclo biológico de la palma *Copernicia alba* en un área ganadera (Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 18: 1-20.
- Moraes R., M. 1999. Fitogeografía de palmeras en las tierras bajas de Bolivia. *Acta Botanica Venezuelica* 22: 127-140.
- Moraes R., M. 2007. Phytogeographical patterns of Bolivian palms. *Palms* 51 (4): 177-186.
- Moraes R., M. 2009. Conocimiento actual de la riqueza de palmeras de Bolivia en un contexto geográfico. *Revista GAB* 4: 11-16.
- Moraes R., M. 2015. Actualización de la lista de especies de Arecaceae para Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 5 (1): 19-28.
- Moraes R., M. y J. Sarmiento. 1992. Contribución al estudio de biología reproductiva de una especie de *Bactris* (Palmae) en el bosque de galería (Depto. Beni, Bolivia). *Bulletin de l'Institut français d'études andines* 21: 685-698.
- Moraes R., M., B. Rios-Uzeda, L. R. Moreno, G. Huanca-Huarachi y D. Larrea-Alcázar. 2014. Using potential distribution models for patterns of species richness, endemism, and phytogeography of palm species in Bolivia. *Tropical Conservation Science Journal* 7 (1): 45-60.
- Navarro, G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas. Pp. 1-500. En: Navarro, G. y M. Maldonado (Eds.), *Geografía Ecológica de Bolivia. Vegetación y Ambientes Acuáticos*. Centro de Ecología Simón Patiño, Cochabamba, Bolivia.
- Navarro, G. 2011. Clasificación de la vegetación de Bolivia. Fundación Simón I. Patiño, Departamento de Difusión. Santa Cruz, Bolivia. 713 pp.
- Saavedra A., O. 2009. Culturas hidráulicas de la Amazonia boliviana. Ecología cultural sofisticada y manejo del paisaje. Ensayo sobre filosofía, ciencia y desarrollo para la construcción de la perspectiva histórica. AC Publicaciones, La Paz, Bolivia. 265 pp.



Morichales en San Martín, Meta. Foto: M. Portocarrero-Aya.



Tejedora tradicional de canastos con fibras de palma, Bolivia. Foto: M. Moraes R.

M. Moraes R.



17. PALMERAS UTILIZADAS EN TIERRAS BAJAS DE BOLIVIA: CASOS DE ESTUDIO

Mónica Moraes R., Rosember Hurtado U., Viviana Choque T., Sofía Míguez G., Gabriel Toledo Villarroel y Fabiola Montoya

Resumen

El uso de palmeras nativas en Bolivia deriva de costumbres y tradiciones que varios pueblos indígenas desarrollaron en sus culturas. En base a estudios etnobotánicos realizados en el país con aproximadamente 20 pueblos indígenas, se documentó el uso de palmeras. Se incluyen 47 palmas representadas en las tierras bajas de Bolivia (150-400 m de altitud) en ocho categorías y 14 subcategorías de uso. Destacan los materiales de construcción con el 22%, alimento humano (19%), alimento para fauna (14%) y otros (%). Los recursos utilizados varían según la especie, aunque el 65% de las cosechas son hojas y troncos. Las categorías de materiales de construcción, alimento humano, alimento para la fauna y artesanías reúnen el 56% del total. Las especies que se destacan como multipropósito (5-8 categorías) son *Attalea princeps*, *A. speciosa*, *Bactris gasipaes*, *Mauritia flexuosa* y *Euterpe precatoria*, mientras que con 1-3 categorías están *Geonoma deversa* y *Wettinia augusta*. Los productos que se utilizan por los pueblos no solo destacan las habilidades de los artesanos, sino el rescate y visibilización

de sus conocimientos culturales. Además, la relación de palmeras y animales que las incluyen en sus dietas, son parte de dinámicas evolutivas y de adaptación relevantes para su conservación.

Palabras clave. Arecaceae. Alimento. Artesanías. Categorías de uso. Materiales de construcción.

Introducción

Los productos cosechados de palmeras – clasificados como Productos Forestales No Maderables (PFNM) – son considerados importantes para varias poblaciones humanas. Después de las familias de plantas Poaceae y Leguminosae, las Arecaceae ofrecen varias opciones de aprovechamiento con categorías de uso que van desde los alimentos, bebidas, materiales de construcción, productos químicos e industriales, cosméticos, fertilizantes, forrajes, combustible, artesanías, medicinales, rituales, ornamentales, utensilios domésticos, instrumentos musicales, joyería, juguetes y muebles, entre otros (Bernal y Galeano 2013, Macía *et al.* 2015, Moraes *et al.* 2015). Aunque son pocas las

TERCERA PARTE

especies suramericanas que reúnen condiciones económicas significativas, aún es incipiente la relación de sistemas productivos que aseguren su procesamiento e industrialización (Kahn 1988, Coomes 2004, Macía *et al.* 2015).

En Suramérica se cuenta con 457 especies de palmas nativas, de las cuales 194-224 son consideradas útiles y la mayoría de esas palmas útiles (96%), se encuentra en tierras bajas (Moraes *et al.* 2015). Los grupos indígenas del oeste suramericano que fueron respaldados con información etnobotánica reciente son 54 en total (Macía *et al.* 2015). Las palmeras de los Andes fueron agrupadas por Borchsenius y Moraes (2006) en 80 especies, de las cuales 42 (52%) cuentan con las categorías más comunes de alimento (frutos, palmito y aceite vegetal), medicinas, material de construcción y materia prima para artesanías. En el caso de la Amazonia, se conocen 150 especies de palmas (Kristiansen *et al.* 2011) y fueron mencionados por Smith (2015) los usos de 56 de ellas, ampliamente distribuidas en la cuenca amazónica.

En el caso de Bolivia y para la segunda edición de la “Flora de Arecaceae de Bolivia”, se ha documentado que la riqueza de especies nativas es de 97 (Moraes en prep.), cuya distribución geográfica está enriquecida por elementos fitogeográficos amazónicos, andinos, del Cerrado y Chaco (Moraes 2007). Varios estudios evaluaron las categorías de uso bajo las cuales los pueblos destacan el aprovechamiento de especies de palmeras (Boom 1987, Vargas 1994, Moraes *et al.* 1995, Moraes 1998, 2004, Moraes *et al.* 1996, Moraes y Sarmiento 1999, Toledo *et al.* 1999, Moraes y Paniagua-Zambrana 2006, Paniagua-Zambrana *et*

al. 2007, Paniagua-Zambrana y Moraes 2009, Balslev *et al.* 2012, Hurtado 2013, Montoya y Moraes 2014, Moraes 2014a, Blacutt-Rivero *et al.* 2016). Mientras que en una primera aproximación a nivel de país, Moraes (2004) inventarió al 30% de especies útiles de Arecaceae, más recientemente se incluyó la lista de 58 especies (que representan el 60%, Moraes 2014b). De acuerdo a más de 250 registros obtenidos en inventarios etnobotánicos, en primer lugar se tiene a la categoría de uso destinadas a alimento humano (59% del total) y para la fauna (45%), materiales de construcción (59%), artesanías (24%), medicinales (16,5%), entre otros (Moraes 2014b).

Bolivia- país conformado por varias naciones – cuenta con 36 pueblos indígenas que después del último censo realizado en 2012, suman alrededor del 40% de la población nacional: 11 millones de personas (INE 2011). En total son 31 pueblos (que significan el 86%), que se encuentran en territorios amazónicos (24 pueblos) y de la región del Gran Chaco (compartida con Paraguay y Argentina), en su mayoría que derivan de la familia lingüística Guaraní, con algo menos de medio millón de personas en total (Diez-Astete 2011).

A continuación se actualiza la lista de palmeras útiles de tierras bajas de Bolivia (150-400 m de altitud) desde la Amazonia (centro hacia el norte de Bolivia) hasta la región del Chaco (al sureste) y subandino (en una franja a lo largo de la base de los Andes, desde el sur al noroeste, así como zonas influenciadas por las inundaciones aluviales amazónicas y de la cuenca del río Paraná-Paraguay. Se reconocen tres categorías de uso: alimento (frutos, palmito, bebidas), materiales de construcción

(estructura y techado) y productos artesanales, con base a la revisión bibliográfica e información no publicada.

Palmeras útiles de tierras bajas de Bolivia

En total se registran 47 especies de palmeras útiles en tierras bajas, asignadas a 14 subcategorías (Anexo 1 y Figura 1), donde las más importantes son las que tienen frutos comestibles y materiales para techado de viviendas, pues cada una cuenta con 28 especies (60%). El total de categorías son ocho. Si se tiene en cuenta por ejemplo a la categoría alimenticia, se consideran las especies que tienen frutos comestibles, frutos destinados a la preparación de bebidas y la producción de palmito.

Para el caso de los materiales de construcción de viviendas se incluye a los de la estructura, techado y parket, como alimento para la fauna están los frutos y forraje y finalmente, entre los productos artesanales, están las artesanías y joyería. La categoría con mayor representación

entre las palmeras de tierras bajas corresponde a los materiales para construcción con el 22% (35 especies), seguida por el 19% de alimentación humana (30 especies) y el 14% del alimento para la fauna silvestre y doméstica (23 especies) (Figura 2). Si se suman las categorías de materiales de construcción, alimento humano, alimento para la fauna y artesanías, suman el 52% de importancia.

Entre las especies multipropósito – es decir aquellas que tienen mayor número de subcategorías y categorías – está *Attalea princeps* (motacú) (Figura 3a) con 12 y 8, respectivamente; con siete categorías está *Attalea speciosa* (cusi) (Figura 3b) y con seis, *Bactris gasipaes* (chima, chonta de castilla) (Figura 3c) y *Mauritia flexuosa* (palma real) (Figura 3d) (Anexo 1). También hay un grupo destacado en base a 1-7 subcategorías y a 1-3 categorías, como *Geonoma deversa* (jatata) (Figura 3e) y *Wettinia augusta* (ajipa) (Figura 3f), con el uso de las hojas para techado de viviendas y troncos para construcción de la estructura, respectivamente.

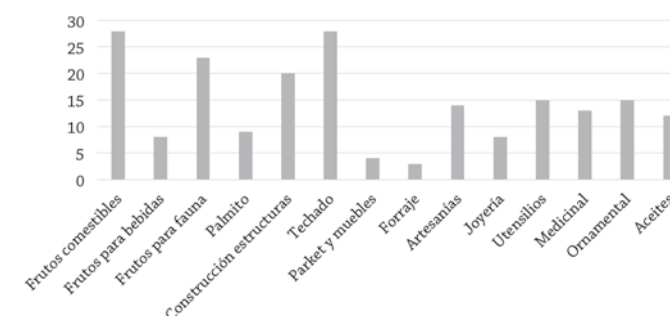


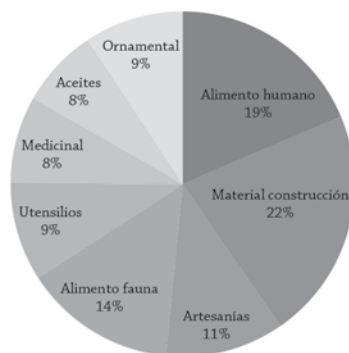
Figura 1. Importancia en número de palmeras útiles por subcategoría de uso agrupadas por categoría, primero las alimenticias, luego materiales de construcción y otros.



M. Moraes R.

TERCERA PARTE

CATEGORÍAS DE USO - PALMERAS

**Figura 2.** Distribución de las especies de palmeras según las ocho categorías de uso.

Las partes de las palmeras que son cosechadas para ser utilizadas son el tronco (*Astrocaryum* spp, *Bactris gasipaes*, *Copernicia alba*, *Euterpe precatoria*, *Iriarte deltoidea*, *Wettinia augusta*); hojas (*Attalea* spp, *Chelyocarpus chuco*, *Euterpe precatoria*, *Geonoma deversa*, *Phytelephas tenuicaulis*); frutos (*Acrocomia totai*, *Attalea* spp, *Euterpe precatoria*, *Mauritia flexuosa*, *Oenocarpus* spp, *Phytelephas* spp); raíces (*Bactris gasipaes*, *Euterpe precatoria*, *Socratea exorrhiza*) e inflorescencias (*Attalea* spp, *Chamaedorea angustisecta*, *Oenocarpus bataua*). Las hojas son usadas mayormente en un 33%, seguida por los frutos (32%), tronco (24%), raíces (7%) e inflorescencias (4%).

Palmeras usadas para materiales de construcción

Son 35 especies de palmeras que son usadas como materiales de construcción y que implican el 22% de las 47 palmeras útiles de las tierras bajas de Bolivia. En esta categoría se incluyen las subcategorías de materiales para la estructura de viviendas (horcones, dinteles, cumbreras

y otros), techado y revestimiento (paredes, vallas, parket). Los techos son elaborados con hojas de jatata (*Geonoma deversa*) (Figura 4a) que son los más durables, de marfil vegetal (*Phytelephas macrocarpa*), de asaí (*Euterpe precatoria*) (Figura 4b), de chonta (*Astrocaryum chonta*) (Figura 4c), de *Attalea princeps* (Figura 4d) y de copa (*Iriarte deltoidea*) (Figura 4e). Según Hurtado (2013) y según el sitio, los techos de la jatata duran 20-25 años, del marfil vegetal con 15-20, de *Mauritia flexuosa* (10-20 años), de *Iriarte deltoidea* de 11-15 y de asaí con 12-18. Los menos durables son del majo (*Oenocarpus bataua*) que aguantan hasta un año, 2-4 años para techos de la hoja redonda (*Chelyocarpus chuco*) y de varias especies de *Attalea* con 4-7 años, excepto de *A. speciosa* que duran 9-12.

Los materiales utilizados para la estructura de la vivienda son cosechados de los troncos de varias especies. Por ejemplo, se cosechan para el tallado de tablas de *Mauritia flexuosa*, horcones del tronco de

sumuqué (*Syagrus sancona*), *Astrocaryum gratum* y del totaí (*Acrocomia totai*), así como paredes o vallas de *Iriarte deltoidea*,

Euterpe precatoria, *Copernicia alba* (palma blanca o caranday) o de *Socratea exorrhiza* (pachiuba).

**Figura 3.** Palmeras útiles de las tierras bajas de Bolivia. Multipropósito (6-8 categorías de uso): a) *Attalea princeps*, b) *Attalea speciosa*, c) *Bactris gasipaes*, d) *Mauritia flexuosa*. Con 1-3 categorías: e) *Geonoma deversa* y f) *Wettinia augusta*. Fotos: M. Moraes R.

TERCERA PARTE



Figura 4. Palmeras utilizadas para materiales de construcción de viviendas. a) Techo de *Geonoma deversa*, b) preparación de techo de *Euterpe precatoria*, c) de *Astrocaryum chonta*, d) de *Attalea princeps* y e) vivienda temporal con techo y vallas de *Iriarte deltoidea*. Fotos: M. Moraes R.

Palmeras usadas como alimentos

Unas 30 especies son aprovechadas por las comunidades locales como fuente de alimento, entendido este por la cosecha

de frutos maduros con mesocarpo comestible (crudo o cocido), semillas comestibles, pulpa del fruto para elaboración de bebidas, refrescos y fermentados, palmito

(crudo o cocido). Reúnen la segunda categoría más importante y significan el 19% del total. Entre los ejemplos más

representativos están a los frutos de *Attalea princeps* (Figura 5a), *Bactris gasipaes* (5b), de la hoja redonda (*Chelyocarpus*



Figura 5. Palmeras alimenticias con frutos comestibles, bebidas elaboradas y palmito. a) Fruto pelado de *Attalea princeps* con el mesocarpo dulce, b) frutos cocidos de *Bactris gasipaes*, c) frutos frescos y maduros de *Chelyocarpus chuco*, d) bebida de *Euterpe precatoria* y e) bebida de *Oenocarpus bataua*. Fotos: M. Moraes R.

TERCERA PARTE

chuco) (Figura 5c), motacu-chí (*Allagoptera leucocalyx*) y varias especies de *Syagrus*, mientras que otros son menos apetecidos, como los del totaí (*Acrocomia totaí*). En lugar de aprovechar el mesocarpo, en otras especies más bien se extraen las semillas, como es el caso de *Attalea speciosa* y varias especies de *Bactris* y *Astrocaryum*. En el caso de los frutos de los cuales se elaboran refrescos, se tiene al marayaú (*Bactris major*) y a *Mauritia flexuosa*, la pulpa de asaí (*Euterpe precatoria*) (Figura 5e) y frutos hervidos para elaborar la “leche de majo” (*Oenocarpus bataua*) (Figura 5f). Finalmente hay un grupo de especies de las cuales se cosecha el palmito, como *Attalea* spp, *Bactris gasipaes* y *Euterpe precatoria*, entre las principales.

Palmeras para fines artesanales

Con el 11% del total y 18 especies, las artesanías son elaboradas laboriosamente por las comunidades y luego comercializadas en ferias o mercados. Se incluyen las subcategorías de los productos artesanales, también la joyería (collares, aretes, pulseras, anillos) y otros (llaveros). Las hojas tiernas, secciones de frutos, frutos, raquillas de las infrutescencias y flores femeninas de algunas especies, son elaboradas en varios tipos de artesanías, joyerías y productos tallados. Entre las especies más utilizadas para elaborar productos artesanales se tiene a *Attalea princeps* (Figura 6a y 6b), *Mauritia flexuosa* (Figura 6c), *Oenocarpus bataua* (Figura 6d), así como tipos de sombreros de *Trithrinax schizophylla* (Figura 6e) y *Copernicia alba* (Figura 6f).

Las joyerías también son llamativas, las cuales son elaboradas con frutos y semillas, como los anillos de la chonta (*Astrocaryum gratum*) (Figura 7a), anillos tallados en frutos de *Phytelephas*

tenuicaulis, aretes y llaveros de *Trithrinax schizophylla* (Figura 7b), pulseras y collares de *Euterpe precatoria*, cinturones de *Attalea speciosa* (Figura 7c), aretes de raquillas de *Oenocarpus bataua*, de flores femeninas de *Attalea speciosa* y de semillas de *Phytelephas tenuicaulis* (Figura 7d). Finalmente, los utensilios tallados de secciones de troncos y destinados para la venta, como recuerdos y artesanías en ferias incluye a cubiertos de palo, ceniceros y otros adornos de *Astrocaryum gratum* (Figura 8a y 8b), así como arcos y flechas de *Bactris gasipaes* (Figura 8c) y portalápices de *Attalea speciosa* (Figura 8d), entre otros.

Palmeras consumidas por la fauna

Según Henderson (2002), tanto los frutos como las semillas de palmeras constituyen recursos alimenticios para vertebrados e invertebrados: loros, tucanes, murciélagos, primates, roedores e insectos. Sin embargo, también una sola especie de palmera puede ser favorecida en su dispersión por varias especies de la fauna. Como Aliaga-Rossel y Moraes (2014) resumieron para el caso de *Astrocaryum gratum* que interactúa con 21 especies de mamíferos terrestres: marsupiales (*Didelphis* spp, *Monodelphis* sp.), ardillas (*Sciurus* sp.), cinco roedores y tres especies de monos arborícolas (*Ateles chamek*, *Sapajus apella* y *Saimiri boliviensis*), entre otros.

Con 23 especies que significan el 14% del total, son varias especies de palmeras que son buscadas por un gremio muy amplio de animales, tanto silvestres como domésticos. Son típicos los casos de forraje de *Attalea princeps* y de *Acrocomia totaí* para alimentar chanchos o cerdos y caballos, respectivamente. La mayor parte de las especies de *Attalea*, *Astrocaryum*, *Phytelephas* y *Syagrus* son dispersadas



Figura 6. Artesanías elaboradas de palmeras. a) Esteras e individuales de hojas tiernas de *Attalea princeps* y *Euterpe precatoria*, b) abanicos y jasyé (cestos) de *Attalea princeps*, c) cestos y centros de mesa con fibras de *Mauritia flexuosa*, d) individuales y posavasos de *Oenocarpus bataua*, e) sombreros de saó (*Trithrinax schizophylla*) y f) sombrero de palma blanca (*Copernicia alba*). Fotos: M. Moraes R. (a, b, c, d y f), G. Toledo V. (e).

por roedores (p. e. *Agouti paca*) y monos, pero también son depredados por ardillas, chanchos de tropa (*Tayassu pecari*) y por varias especies de loros, así como

por larvas de *Pachymerus* (Coleoptera). De acuerdo al síndrome de dispersión por aves (ornitocoria) de frutos carnosos en infrutescencias de colores vivos (rojo

M. Moraes R.

TERCERA PARTE

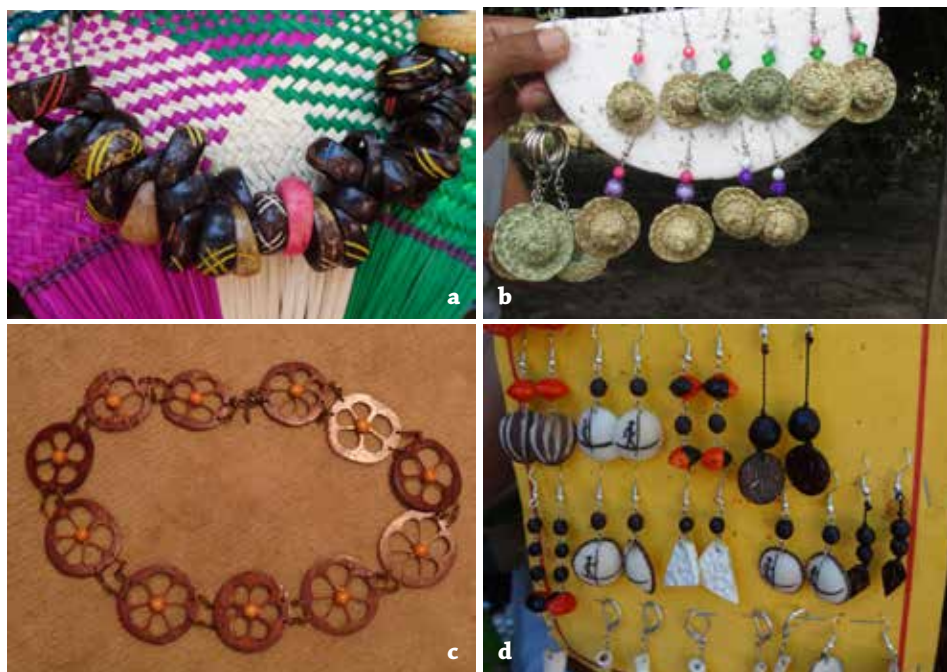


Figura 7. Joyería y otras artesanías de palmas. a) Anillos de chonta (*Astrocaryum gratum*), b) aretes y llaveros de saó (*Trithrinax schizophylla*), c) cinturón de secciones de frutos de cusi (*Attalea speciosa*) y d) aretes con aplicaciones de marfil vegetal (*Phytelephas tenuicaulis*). Fotos: M. Moraes R.

y naranja) para palmeras del sotobosque (Hodel 1992, Pizo y Almeida-Neto 2009), se asume que son los agentes primarios de dispersión para especies de *Chamaedorea*, *Geonoma* y *Bactris*, pero también guácharos (*Steatornis caripensis*) y pavas de monte (n. c.) dispersan frutos de especies de porte arbóreo en el dosel y subdosel (*Euterpe precatoria*, *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*). *Copernicia alba* puede ser dispersada por el ñandú (*Rhea americana*) en las sabanas inundables (ver capítulo sobre Vertebrados de sabanas inundables, este libro). En bosques y áreas inundables, algunas especies de *Bactris* son dispersadas por peces, como

se menciona en Sarmiento *et al.* 2016 (en este libro).

Conclusiones

Se destacan por su importancia en las tierras bajas de Bolivia, las categorías de materiales de construcción, alimentos y artesanías, que además de registrar una parte de las expresiones culturales de los pueblos indígenas de tierras bajas, también son parte del proceso que respalda el rescate, visibilización y reconocimiento de sus habilidades. El desarrollo cultural y la relación etnobotánica con diferentes especies de palmeras nativas también ha consolidado prácticas, técnicas manuales e identidades que son parte intrínseca



M. Moraes R.



Figura 8. Tallado de utensilios artesanales. a) Cucharas de palo de chonta (*Astrocaryum gratum*), b) adornos de chonta, c) arcos y flechas de *Bactris gasipaes* y d) portalápices de *Attalea speciosa*. Fotos: M. Moraes R. (a, b y d), S. Miguez G. (c).

TERCERA PARTE



M. Moraes R.

de esos pueblos. Finalmente, las relaciones ecológicas entre la fauna silvestre y varias especies de palmeras denotan los procesos desarrollados para la dispersión, herbivoría y granivoría, que favorecen o controlan las poblaciones de esta familia de plantas.

Bibliografía

- Aliaga-Rossel, E. y M. Moraes R. 2014. Mamíferos consumidores de frutas y semillas de la chonta (*Astrocaryum gratum*, Arecaceae) en bosques submontanos y aluviales de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 49 (2): 98-103.
- Balslev, H., N. Paniagua-Zambrana, E. Blacutt, M. Moraes R., M. J. Macía, A. Parada, Y. Inturias, Z. Perez, J. Teran, M. Aliaga Arrieta, C. A. Grandez Rios y A. Serralta. 2012. Palmas de los Leco y sus usos. Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, Imprenta Team Graphics, La Paz, Bolivia. 48 pp.
- Bernal, R. y G. Galeano (Eds.). 2013. Cosechar sin destruir. Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Editorial Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 244 pp.
- Blacutt-Rivero, E., M. Moraes R., M. GrUCA y H. Balslev. 2016. Local knowledge about palms (Arecaceae) among children in Bolivia. *The Linnean Society of London, Botanical Journal of the Linnean Society* 178. DOI:10.1111/boj.12441
- Boom, B. M. 1987. Ethnobotany of the Chacobo Indians, Beni, Bolivia. *Advances in Economic Botany* 4: 1-68.
- Borchsenius, F. y M. Moraes R. 2006. Palmeras andinas. Pp. 412-433. En: Moraes R., M., B. Øllgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius y H. Balslev (Eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales*. Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, Plural Editores, La Paz, Bolivia.
- Coomes, O. T. 2004. Rain forest "conservation-through-use"? Chambira palm fibre extraction and handicraft production in a land-constrained community, Peruvian Amazon. *Biodiversity and Conservation* 13: 351-360.
- Diez-Astete, A. 2011. Compendio de etnias indígenas y ecoregiones: Amazonia, Oriente y Chaco. CESA, La Paz, Bolivia. 618 pp.
- Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press, New York, USA. 250 pp.
- Hodel, D. 1992. *Chamaedorea* palms. The species and their cultivation. Allen Press, Lawrence, Kansas, USA. 338 pp.
- Hurtado, R. 2013. Uso de palmas para la construcción por Tacanas y Mojeños de Bolivia. Proyecto PALMS, Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, Plural editores, La Paz, Bolivia. 81 pp.
- INE (Instituto Nacional de Estadística). 2011. Censo de población y vivienda. Población por departamentos, provincias, secciones municipales, localidades y organizaciones comunitarias. <http://www.ine.gob.bo/comunitaria/comunitariaVer.aspx?Depto=02&Prov=15&Seccion=02>
- Kahn, F. 1988. Ecology of economically important palms of Peruvian Amazonia. *Advances in Economic Botany* 6: 42-49.
- Kristiansen, T., J.-C. Svenning, D. Pederesen, W. L. Eiserhardt, C. Grández y H. Balslev. 2011. Local and regional palm (Arecaceae) species richness patterns and their cross-scale determinants in the western Amazon. *Journal of Ecology* 99 (4): 1001-1015.
- Macía, M. J., R. Cámara-Leret y N. Paniagua-Zambrana. 2015. Usos de las palmas por poblaciones rurales. Pp. 57-85. En: Balslev, H., M. J. Macía y H. Navarrete (Eds.), *Cosecha de Palmas en el Noroeste de Suramérica: Bases Científicas para su Manejo y Conservación*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Montoya, F. y M. Moraes R. 2014. Palmeras utilizadas por los indígenas Yuracaré del Territorio Indígena Parque Nacional Isiboro-Sécure (Cochabamba, Bolivia). *Revue Ethnoécologie* 5, doi:10.4000/ethnoecologie.1697.
- Moraes R., M. 1996. Bases para el plan de manejo de las palmeras nativas de Bolivia. Tratado de Cooperación Amazónica, Ministerio de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente, La Paz, Bolivia. 89 pp.
- Moraes R., M. 1998. Richness and utilization of palms in Bolivia - some essential criteria for their management. Pp. 269-288. En: Barthlott, W. y M. Winiger (Eds.), *Biodiversity - A Challenge for Development Research and Policy*. Springer Verlag, Heidelberg, Alemania.
- Moraes R., M. 2004. Evaluación de palmeras nativas de Bolivia en relación a sus categorías de utilización. *Revista Boliviana de Educación Superior en Ciencias - FCPN* (3): 63-70.
- Moraes R., M. 2007. Phytogeographical patterns of Bolivian palms. *Palms* 51 (4): 177-186.
- Moraes R., M. (Ed.). 2014a. Palmeras de Tumupasa en La Paz, Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Carrera de Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 105 pp.
- Moraes R., M. (Ed.). 2014b. Palmeras útiles de Bolivia - Las especies mayormente aprovechadas para diferentes fines y aplicaciones. Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, Plural editores, La Paz, Bolivia. 148 pp.
- Moraes R., M., J. Sarmiento y E. Oviedo. 1995. Richness and uses in a diverse palm site in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 4: 719-727
- Moraes R., M., F. Borchsenius y U. Blicher-Mathiesen. 1996. Notes on the biology and uses of the motacú palm (*Attalea phalerata*, Arecaceae) from Bolivia. *Economic Botany* 50: 423-428.
- Moraes R., M. y J. Sarmiento. 1999. La jatata (*Geonoma deversa* (Poit.) Kunth, Palmae) - un ejemplo de producto forestal no maderable en Bolivia: uso tradicional en el este del departamento de La Paz. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 2: 183-196.
- Moraes R., M. y N. Paniagua-Zambrana. 2006. Biología y ecología de la jatata (*Geonoma deversa*). Pp. 57-72. En: Ergueta S. P., M. Otterburg C. y S. Estenssoro C. (Eds.), *Jatata: Un Recurso Valioso para los Habitantes del Bosque Tropical*. MacArthur Foundation - Tropico, La Paz, Bolivia.
- Moraes R., M., N. Paniagua Zambrana, R. Cámara-Leret, H. Balslev y M. J. Macía. 2015. Palmas útiles de Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú. Pp. 87-102. En: Balslev, H., M. J. Macía y H. Navarrete (Eds.), *Cosecha de Palmas en el Noroeste de Suramérica: Bases Científicas para su Manejo y Conservación*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Paniagua-Zambrana, N. Y., A. Byg, J. C. Svenning, M. Moraes R., C. Grandez y H. Balslev. 2007. Diversity of palm uses in the western Amazon. *Biodiversity and Conservation* 16: 2771-2787.
- Paniagua-Zambrana, N. Y. y M. Moraes R. 2009. Hacia el manejo del motacú (*Attalea phalerata*, Arecaceae) bajo diferente tipo de cosecha (Riberalta, Depto. Beni, NE Bolivia): Estructura y densidad poblacional. *Revista Grupo de Apoyo a la Biología* 4: 17-23.
- Pizo, M. A. y M. Almeida-Neto. 2009. Determinants of fruit removal in *Geonoma pauciflora*, an understory palm of neotropical forests. *Ecological Research* 24: 1179-1186.
- Sarmiento, J., M. Moraes R., L. F. Aguirre y R. Specht. 2016. Vertebrados de Espiritu, Llanos de Moxos: un palmar estacionalmente inundable de Bolivia. Pp. ¿?. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Smith, N. 2015. Palms people in the Amazon. Geobotany Studies, Springer International Publishing Switzerland. doi:10.1007/978-3-319-05509-1_1
- Toledo, M., J. Balcázar y T. Ruiz de Centurión. 1999. Usos de la palmera de cusi (*Attalea speciosa* Mart. ex Spreng) en Yotái, Santa Cruz, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 2 (2): 176-182.
- Vargas, C., I. 1994. Ecology and uses of *Parajubaea torallyi* in Bolivia. *Principes* 38 (3): 146-152

TERCERA PARTE

Anexo 1. Palmeras nativas de tierras bajas de Bolivia y sus categorías de uso. Modificado de Moraes (2014b). Leyenda: Fc = frutos comestibles, Fb = frutos para bebidas, Ff = alimento para fauna, P = palmito, M = material de construcción para estructuras, T = techado, PM = parquet y muebles, F = forraje, Ar = artesanías, Jy = joyería, U = utensilios domésticos, Md = medicinal, O = ornamental, Ac = aceites, T = total.

Especie	Fc	Fb	Ff	P	M	T	PM	F	Ar	Jy	U	Md	O	A	T
<i>Acrocomia totai</i>	+	+	+	+				+	+			+	+	+	9
<i>Aiphanes horrida</i>	+	+		+							+				4
<i>Allagoptera leucocalyx</i>	+		+								+		+		4
<i>Astrocaryum aculeatum</i>	+		+		+				+	+		+		+	7
<i>Astrocaryum chonta</i>			+	+	+	+									3
<i>Astrocaryum gratum</i>			+	+	+		+			+	+				5
<i>Astrocaryum huaimi</i>	+		+	+	+		+		+	+	+	+			9
<i>Astrocaryum ulei</i>	+				+	+					+				4
<i>Attalea bassleriana</i>			+			+									2
<i>Attalea blepharopus</i>	+		+			+								+	4
<i>Attalea eichleri</i>	+		+	+		+									4
<i>Attalea maripa</i>	+	+	+	+		+								+	6
<i>Attalea peruviana</i>			+			+									2
<i>Attalea phalerata</i>	+		+		+	+								+	5
<i>Attalea princeps</i>	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	12
<i>Attalea speciosa</i>	+		+		+	+			+	+		+	+	+	9
<i>Bactris concinna</i>	+					+					+				3
<i>Bactris corosilla</i>	+										+				2
<i>Bactris gasipaes</i>	+	+	+	+				+			+	+	+	+	9
<i>Bactris hirta</i>	+								+						2

Anexo 1. Continuación.

Especie	Fc	Fb	Ff	P	M	T	PM	F	Ar	Jy	U	Md	O	A	T
<i>Bactris major</i>	+	+								+	+		+		5
<i>Bactris maraja</i>	+														1
<i>Chamaedorea angustisecta</i>						+				+		+	+		4
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>												+	+		2
<i>Chelyocarpus chuco</i>	+				+	+			+						4
<i>Copernicia alba</i>			+		+				+			+	+		5
<i>Desmoncus mitis</i>											+				1
<i>Euterpe precatoria</i>		+	+	+	+	+				+		+	+	+	9
<i>Geonoma brongniartii</i>						+									
<i>Geonoma deversa</i>						+			+		+				3
<i>Geonoma euspatha</i>						+									1
<i>Geonoma macrostachys</i>						+									1
<i>Geonoma maxima</i>						+									1
<i>Geonoma occidentalis</i>						+									1
<i>Hyospathe elegans</i>	+					+									2
<i>Iriartea deltoidea</i>			+		+	+	+				+	+			6
<i>Mauritia flexuosa</i>	+	+	+		+	+			+			+	+	+	9
<i>Oenocarpus bataua</i>	+	+			+	+			+	+	+			+	9
<i>Oenocarpus distichus</i>	+				+	+									3
<i>Oenocarpus minor</i>	+				+	+					+		+	+	6
<i>Phytelephas macrocarpa</i>	+								+						2
<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	+		+			+			+						4
<i>Socratea exorrhiza</i>			+	+	+	+						+			5



M. Moraes R.

TERCERA PARTE

Anexo 1. Continuación.

Especie	Fc	Fb	Ff	P	M	T	PM	F	Ar	Jy	U	Md	O	A	T
<i>Syagrus cardenasii</i>	+		+										+		3
<i>Syagrus sancona</i>	+		+		+								+		4
<i>Trithrinax schizophylla</i>					+				+				+		3
<i>Wettinia augusta</i>					+										1
Total	28	8	23	9	20	28	4	3	14	8	15	13	15	12	



Tejedora tradicional de canastos con fibras de palma, Bolivia. Foto: M. Moraes R.



18. DINÂMICA DE POPULAÇÕES, ECOLOGIA E ESTRATÉGIAS DE DISPERSÃO DE *Astrocaryum jauari* NO RIO NEGRO, AMAZÔNIA CENTRAL, BRASIL

Maria Teresa Fernandez Piedade, Wolfgang J. Junk, Florian Wittmann, Aline Lopes, Bianca Weiss e Jochen Schöngart



TERCERA PARTE: BRASIL

Resumo

Astrocaryum jauari Mart. ocorre em toda a bacia amazônica sendo a palmeira mais frequente nas florestas inundáveis do rio Negro, Brasil. A espécie é comumente cespitosa, em grupos com quatro a seis indivíduos, medindo até 20 m de altura. Plantas adultas produzem até quatro cachos por ano, com 106 frutos em média por cacho. Cada fruto pesa em média 17 g, e a produção anual por palmeira é de 6,60 kg. Os frutos caem no pico e descida das águas podendo se acumular próximo à planta mãe (barocoria) aumentando a densidade local da planta; as sementes encontradas flutuando não estão viáveis, descartando a hidrocoria. Mais de 16 espécies de peixes consomem os frutos de *A. jauari*, 11 das quais são potenciais dispersoras, indicando a ictiocoria como mecanismo para colonizar novos habitats. A palmeira é utilizada para a produção de palmito sem plantios de reposição. Uma gestão sustentável desse recurso é fundamental para evitar os impactos negativos de sua redução para as populações de peixes e limitações à propagação da espécie a longas distâncias.

Palavras chave. Extrativismo. Ictiocoria. Igapós. Produção de frutos.

Resumen

Astrocaryum jauari Mart. ocurre en toda la cuenca amazónica y es la palmera más frecuente en las florestas inundables del río Negro, Brasil. La especie mide hasta 20 m de altura, ocurre raramente aislada y comúnmente cespitosa en grupos con 4 a 6 individuos. Plantas adultas producen frutos, cada tallo 4 racimos por año, con cerca de 106 frutos por racimo. Cada fruto pesa en promedio 17 g, con una producción de 6.60 kg/palma/año. Los frutos caen en el pico y descenso de las aguas y pueden acumularse cerca de la planta-madre (barocoria) aumentando la densidad local de la planta. Semillas encontradas flotando están podridas, descartando la hidrocoria. Más de 16 especies de peces consumen los frutos de *A. jauari*, onze de las cuales potenciales dispersoras, indicando la ictiocoria como mecanismo de dispersión de *A. jauari* para colonizar nuevos habitats. La palmera es utilizada para producción de palmito sin replante. La gestión sostenible de este recurso es

TERCERA PARTE

esencial para evitar los impactos negativos de su reducción para las poblaciones de peces y limitaciones para propagación a largas distancias de la planta.

Palabras claves. Extracción. Ictiocoria. Igapós. Producción de frutos.

Introdução

As florestas ao longo dos cursos dos grandes rios amazônicos são influenciadas por períodos de cheias e vazantes devido ao pulso de inundação (Junk *et al.* 1989). Essa alternância entre uma fase aquática e uma fase terrestre ao longo do ano resulta do somatório da precipitação das grandes áreas de drenagem (Goulding 1980), e contribuiu em tempo geológico para a presença nesses ambientes de uma vegetação adaptada a viver em submersão parcial ou total durante vários meses ao ano (Kubitzki 1989).

A composição florística e a biologia reprodutiva da vegetação das áreas alagáveis também se relacionam ao pulso de inundação (Junk 1993, Piedade *et al.* 2005, Parolin *et al.* 2010). Muitas árvores frutificam durante o período de alagação (Schöngart *et al.* 2002, Ferreira *et al.* 2010) e os frutos ou sementes sofrem abscisão quando as águas atingem sua altura máxima e durante o início de sua descida, podendo flutuar ou afundar favorecendo sua dispersão por hidrocoria e/ou ictiocoria (Kubitzki e Ziburski 1994, Waldhoff e Maia 2000, Piedade *et al.* 2006, Parolin *et al.* 2010, 2013). A dispersão por peixes é um importante aspecto da ecologia desses ambientes, pois permite a distribuição dos diásporos (Gottsberger 1978, Goulding 1980, Howe y Miriti 2004) expandindo a gama de ambientes que podem ser colonizados também rio acima. Isto contribui para a alta diversidade de espécies vegetais

reportadas para as florestas alagáveis amazônicas (Wittmann *et al.* 2006, 2010). *Astrocaryum jauari* Mart. (Arecaceae) é uma palmeira que ocorre no norte da América do Sul, especialmente ao longo das margens de rios e áreas regularmente alagadas de solos arenosos. Ela é típica dos cursos médios dos rios amazônicos de água preta (Martius 1824, Wallace 1853), onde compõe estágios sucessionais que levam às florestas clímax (Moore 1973), não ocorrendo, contudo, nas cabeceiras e baixos cursos (Boer 1965). Dados georeferenciados de distribuição da espécie em nível da Bacia Amazônica, reunidos a partir de materiais dos herbários cadastrados nos sites CRIA (2016) e MOBOT (2016), permitiram elaborar um mapa de distribuição da espécie no Software Arc GIS 10.1 com o total de 29 registros encontrados e padronizados (Figura 1).

Nas margens das florestas alagáveis ao longo do Rio Negro, denominadas no Brasil de “igapós” (Prance 1980), *Astrocaryum jauari* popularmente conhecida como “jauari” é a palmeira mais frequente (Piedade *et al.* 2003), ocupando pontos do relevo submetidos de alagamento anual (Piedade 1985). Raramente ocorre isolada, formando clones a partir de um único rizoma (Boer 1965), com quatro a seis estipes (Figura 2a, b), que podem alcançar até 20 metros de altura. O caule é ornamentado por bandas de acúleos (Figura 2c), com uma pequena e densa cabeça de folhagem, com seis a 14 folhas contemporâneas (Boer op. cit.); as folhas medem em média 4 metros e apresentam coloração verde pálida (Figura 2d). Cada palmeira produz em média quatro cachos por ano, com 106 frutos em média por cacho; os frutos são ovóides, com 3 a 4 cm e coloração de verde a amarelada (Piedade *et al.* 2006).



K. Uchoa

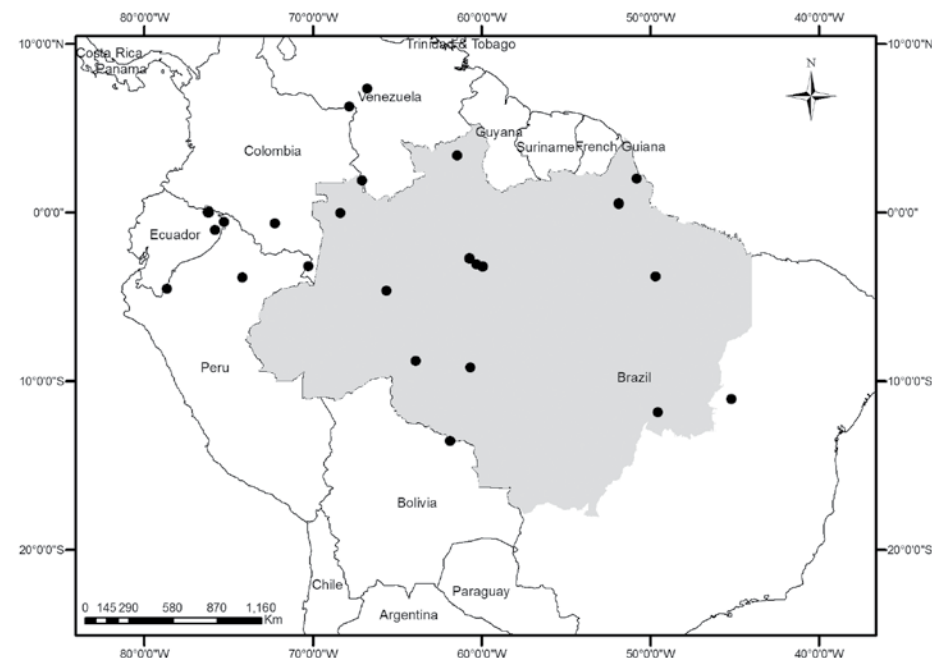


Figura 1. Distribuição de *Astrocaryum jauari* na América do Sul, a partir de registros de herbários cadastrados nos sites CRIA (2016) e MOBOT (2016).

Por serem pesados os frutos de *A. jauari* não flutuam ao caírem na água, mas podem ser arrastados pela correnteza do fundo ou consumidos por diversas espécies de peixes, sendo predados por trituração, ou engolidos inteiros e transportados a outros habitats onde a germinação das sementes pode ocorrer (Piedade *et al.* 2003, 2006). Para peixes da família Characidae de importância comercial na Amazônia, em particular o tambaqui (*Colossoma macropomum*) e a pirapitinga (*Piaractus brachipomus*), os frutos de jauari estão entre os itens dietários preferenciais durante a fase inundada (Goulding 1980). Conhecendo essa preferência os pescadores da região utilizam esses frutos como iscas. Entretanto, o extrativismo de

palmito de jauari vem sendo praticado há algumas décadas sem plantios de reposição (Piedade *et al.* 2006), o que pode colocar em risco as populações da espécie e também as cadeias alimentares ícticas baseadas nesse recurso alimentar.

Este capítulo sumariza e atualiza as informações disponíveis sobre *Astrocaryum jauari*, suas síndromes de dispersão, o consumo e a predação de frutos por peixes, a germinação, o valor nutricional e a biomassa de frutos. Adicionalmente, a distribuição local e em escala de bacia da espécie é apresentada, e é discutido o impacto potencial do extrativismo para a planta e para as populações de peixes que a consomem.

TERCERA PARTE



K. Uchoa



Figura 2. a, b) Grupamentos de *Astrocaryum jauari* no rio Negro, Amazônia Central, Brasil. c) Estipe ornamentado com acúleos. d) Detalhe da copa e folhas de *A. jauari*. Fotos: F. Wittmann (a), L. Demarchi (b e c), K. Uchoa (d).

Áreas de estudo

Foram compiladas coletas e observações sistemáticas e ocasionais realizadas desde 1980 até o presente na Amazônia Central brasileira, a maioria delas no Arquipélago das Anavilhanas (2° 00' a 3° 02'S; 60° 27' a

61° 07'O), no curso inferior do rio Negro, Brasil (Piedade 1985). Foram também utilizados dados da área do Lago Catalão (Weiss 2015), município de Iranduba (3° 10'04"S e 59° 54'45"O) (Figura 3).

A classificação climática da região é Afi de Köppen, com nenhum mês de temperatura inferior a 18 °C e precipitação inferior a 60 mm; a umidade relativa média varia de 77% a 95% (Ribeiro 1976). A temperatura média é de 27,2 °C e a precipitação

média anual é de 2.200 mm (Irmiler 1975). O pH das águas do rio Negro varia entre 3,7 e 4,7 (Sioli 1984) e a flutuação média do nível do rio é de cerca de 10 m (Piedade 1985).

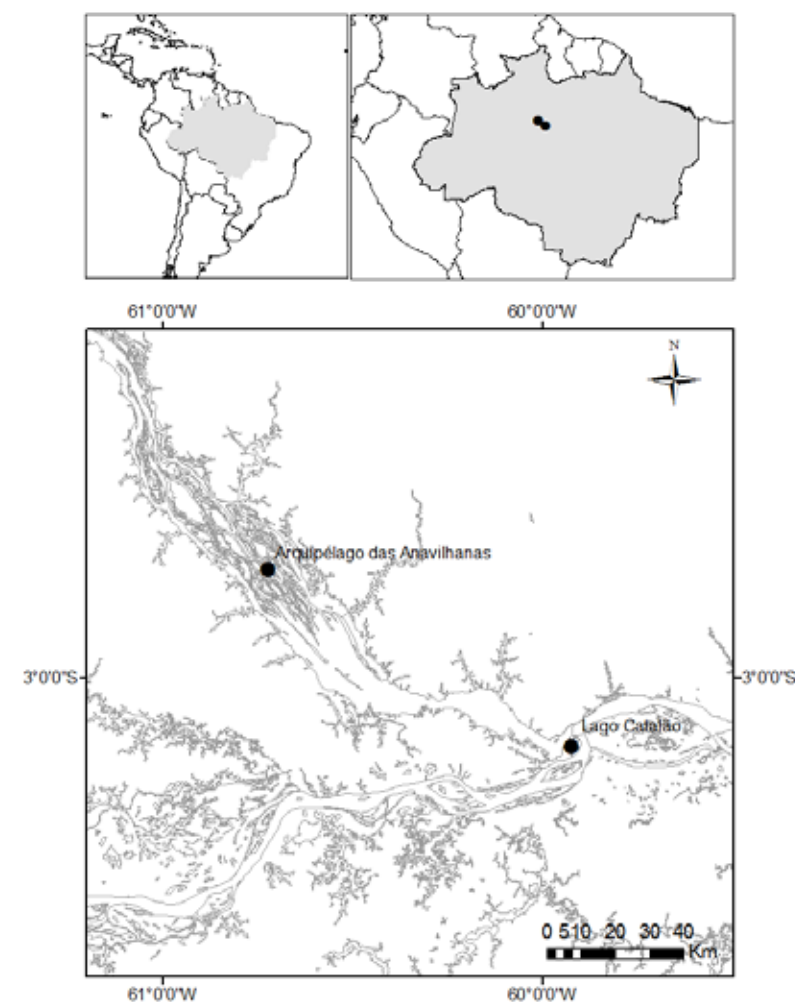


Figura 3. Principais áreas de acompanhamento sistemático de populações de *Astrocaryum jauari* na Amazônia Central.

TERCERA PARTE

Os solos e água pobres em nutrientes limitam a ocorrência e a produtividade de várias espécies de plantas (Schöngart 2010). Apesar disso, cerca de 600 espécies de árvores são reportadas para as florestas de igapó da Amazônia Central (Wittmann *et al.* 2010) e aproximadamente 70 espécies de herbáceas (Lopes *et al.* 2014). Essas comunidades de plantas estão adaptadas a intensificar seu metabolismo e crescimento nas águas baixas e apresentam mecanismos de tolerância à alagação e à hipóxia (Piedade *et al.* 2010).

Fenologia

O registro mensal da fenologia reprodutiva de *Astrocaryum jauari* (Piedade *et al.* 2003, 2006) indicou agosto e setembro como os meses com maior intensidade de floração, maio como o mês de maturação dos frutos e junho, pico da enchente e início da descida das águas, como o mês com maior intensidade de abscisão (Figura 4).

Biologia e ecologia dos frutos de *Astrocaryum jauari*

Biomassa produzida e análise química dos frutos

O fruto de *A. jauari* é uma pequena drupa ovóide com 3,5 a 4 cm de comprimento e 2,5 a 3 cm de largura quando madura. O fruto jovem é verde, passando a amarelado ou amarelo quando maduro (Figura 5a, b, c, d). O pericarpo é fibroso, com cerca de 5 milímetros de espessura; o epicarpo é rijo e o mesocarpo oleoso e com algumas fibras. O endocarpo revestindo a semente é rígido, resistente e ornamentado com fibras pretas quase paralelas. A amêndoa é muito dura e branca (Piedade 1985).

As palmeiras adultas de *A. jauari* expostas à luz produzem em geral quatro cachos por ano, podendo esse número variar entre dois e cinco. Cada cacho mede em torno de 90 cm e tem em média 106 ($105,60 \pm 60,74$) frutos, cada fruto pesa em média

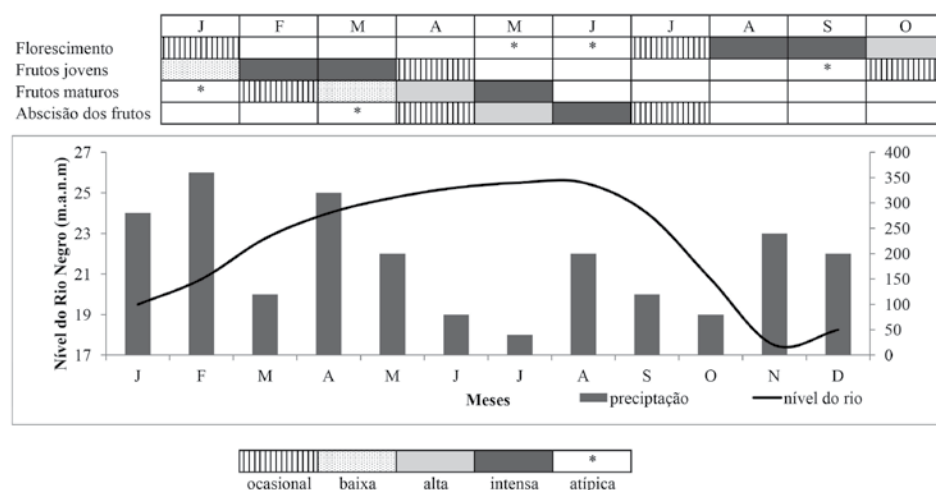


Figura 4. Fenologia de *Astrocaryum jauari* ao longo de um ano. Adaptado de Piedade (1985).



Figura 5. a) Cachos de *A. jauari* em uma palmeira destacando a cor dos frutos de verde a amarela. b) Detalhe dos frutos. c) Cacho destacado com cerca de 1 metro de comprimento. d) Frutos maduros de *A. jauari*. Fotos: J. Schöngart (a), K. Uchoa (b), F. Wittmann (c), B. Weiss (d).

17 g ($17,06 \pm 4,83$ g); a produção anual por palmeira foi calculada em 6,60 kg (Piedade 1985, Piedade *et al.* 2006). As concentrações de carboidratos, gorduras e o conteúdo calórico dos frutos são altos, sobretudo na amêndoa (Tabela 1). O mesocarpo é rico em vitamina A (8.500 U.I/100 g).

- Formas de exploração dos frutos pela fauna do igapó

Observações em mais de 3.000 frutos caídos e 1.000 frutos em cachos de *A. jauari* em busca de marcas de pássaros ou roedores não evidenciaram seu consumo por esses animais nas áreas



TERCERA PARTE

Tabela 1. Análise química dos frutos de *Astrocaryum jauari* (n = 250 frutos). Determinações realizadas no Laboratório de Nutrição do INPA, Manaus. Adaptado de Piedade *et al.* (2006).

Parte do fruto	Água (%)	Proteína (%)	Gorduras (%)	Cinzas (%)	Carboidratos (%)	Calorias (Kcal)	Vitaminas A (U.I/100g)
Polpa	60,0	3,2	3,2	2,2	31,4	167,2	8,5
Semente	42,4	3,2	14,7	0,8	61,1	389,5	Não deter.

estudadas (Piedade *et al.* 2003, 2006). A coleta sistemática de peixes durante as cheias, como parte de outros estudos, permitiu obter sementes de tratos digestórios e informações sobre as espécies explorando os frutos. Estes dados foram complementados por entrevistas com pescadores da região e literatura. A quebra de sementes flutuando na água (n=250) para análise de viabilidade

evidenciou em todas elas o embrião apodrecido (Piedade *et al.* op. cit.).

- **Síndromes de dispersão de *A. jauari***
Por caírem durante as cheias, serem pesados e não boiarem, conforme a topografia do terreno os frutos de jauari podem alcançar locais mais ou menos profundos, podendo ficar submersos e serem arrastados pela correnteza, ou ingeridos inteiros ou

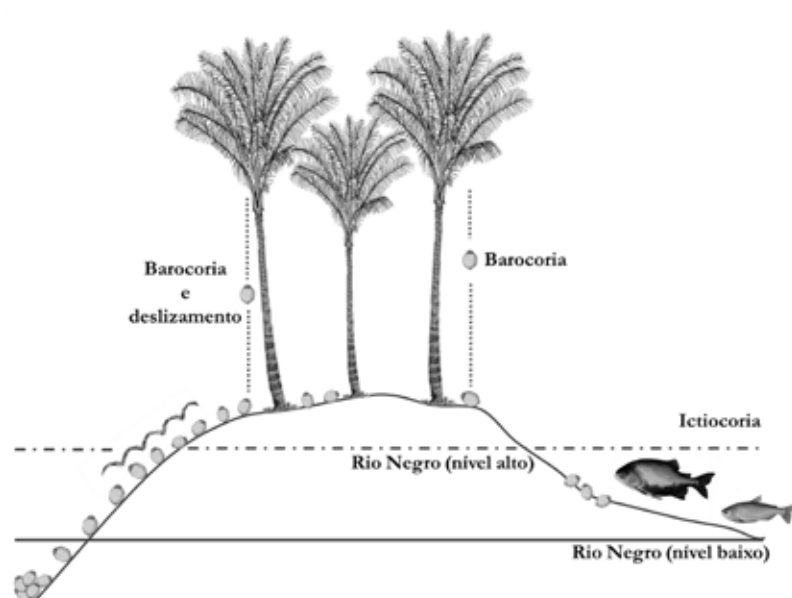


Figura 6. Síndromes de dispersão de *Astrocaryum jauari*. Adaptado de Piedade *et al.* (2006).

quebrados por peixes (Figura 6). O nível de alagamento e a profundidade do local da queda determinarão os mecanismos de dispersão, predação e o sucesso na germinação dos propágulos.

Barocoria. A queda dos frutos sob a ação da gravidade (barocoria) pode levar os frutos a duas situações, conforme a topografia do local: a) Barocoria estrito senso: queda gravitacional dos frutos e seu acúmulo ao redor dos adultos nos pontos mais planos da topografia (Figura 7a); b) Barocoria + deslizamento: queda dos frutos seguida de deslizamento em locais

com declive o que é auxiliado pelo peso dos frutos e a correnteza (Figura 7b).

Ictiocoria. Pelo menos 16 espécies de peixes exploram os frutos de *Astrocaryum jauari*, integrando um total de cinco diferentes famílias, das quais a Characidae é a mais representada (Tabela 2). Os peixes que engolem os frutos inteiros perfizeram um total de onze espécies explorando esse recurso. Três dessas espécies podem atuar também como predadores (*Colossoma macropomum*, *Piaractus brachipomus*, *Phractocephalus hemiliopterus*), e as oito restantes (*Brycon amazonicus*, *Brycon melanopterus*, *Zungaro zungaro*, *Lithodoras*



Figura 7. a) Mancha de plântulas de *Astrocaryum jauari* oriundas de barocoria. b) Bagre com fruto de jauari no trato digestório. c) Barocoria + deslizamento. Fotos: L. Demarchi (a), P. Parolin (b), K. Uchoa (c).



K. Uchoa

TERCERA PARTE



K. Uchoa

dorsalis, *Megalodoras uranoscopus*, *Oxydoras niger*, *Rhamdia* sp., *Pterodoras granulosus*) são aquelas que não promovem impacto visível ao embrião e não fragmentam a amêndoa, podendo atuar exclusivamente como dispersores (Figura 7c).

Peixes de porte pequeno como as sardinhas do gênero *Triportheus* não consomem os frutos de jauari, porque a abertura bucal dos adultos é inferior às dimensões do fruto. Espécies de porte maior, como o tambaqui *Colossoma macropomum*, e representantes dos gêneros *Brycon* e *Serrasalmus* têm sua ação predatória facilitada pelos dentes molariformes e cuspidados.

Germinação. Nenhum fruto germinou em testes realizados durante oito meses no campo, onde frutos coletados em solo alagado (n=10), não alagado (n=10) e retirados do estômago de peixes capturados na área (n=7) foram individualmente colocados para germinar em solo do local (Piedade 1985, Piedade *et al.* 2006). Entretanto, em cinco semanas de acompanhamento de frutos (n=10) colocados no escuro, com saturação de água e temperatura de 25 a 30 °C a germinação ocorreu em apenas 2 frutos (Piedade *et al.* 2006).

Extrativismo. As densidades de *A. jauari* podem ser consideradas modestas nas ilhas Anavilhanas (250 ind. ha⁻¹; Piedade *et al.* 2003) em comparação à região do Município de Barcelos, onde em ilhas bem estruturadas chegam a apresentar até 2.000 ind. ha⁻¹. Devido à alta densidade e à boa qualidade do palmito da espécie a Sharp do Brasil implantou em Barcelos a Fábrica de Palmito Jauari (Piedade *et al.* 2006), que explorou a espécie na região por quase duas décadas. Porém, devido a dificuldades com a extração e a manutenção de uma produção constante, entre

os anos 1998 e 1999 a empresa passou a plantar pupunha (*Bactris gasipaes* Kunth), detendo em 2001 uma plantação de 60 ha dessa espécie em Barcelos, mas a fábrica faliu ainda no ano de 2001 (Clement e Santos 2005). Atualmente há iniciativas comunitárias para retomar a produção de palmito como opção econômica.

Durante o auge do extrativismo de jauari em Barcelos, um coletor bem treinado derrubava e limpava diariamente mais de 90 palmeiras nas águas altas, entre maio e junho, e 25 plantas na fase de águas baixas, entre dezembro e janeiro. Piedade *et al.* (2006) calcularam que 10 trabalhadores na região de Barcelos poderiam derrubar diariamente entre 250 e 900 palmeiras, correspondendo a uma área entre 0,5 e 1 ha.dia⁻¹; uma palmeira produz de 0,5 a 1 lata de palmito. Por outro lado, o número de plântulas nas populações das Anavilhanas é de 6 a 9 ind.m⁻², incluindo várias categorias de tamanho (Piedade 1985). Entretanto, uma massiva eliminação das plântulas nas fases iniciais pela correnteza e competição ocorre, e os jovens acima de 5 m correspondem a apenas 0,02 ind.m⁻² da população regenerante, ou 200 palmeiras que potencialmente alcançarão a fase adulta por hectare. Assim, a despeito da propagação clonal, os limites do extrativismo e a produção industrial sem manejo da espécie devem ser analisados, para evitar dizimar as populações naturais.

Discussão

A floração de *Astrocaryum jauari* nos meses de agosto e setembro é seguida pela produção e maturação dos frutos que leva cerca de nove meses, e culmina com o período de abscisão sincronizada durante as águas altas, nos meses de maio e junho. O período relativamente longo para o desenvolvimento dos frutos é atribuído

a seu elevado conteúdo energético e vitamínico, que demanda um maior tempo para a retenção dos escassos nutrientes dos igapós (Piedade 1985). A eliminação dos frutos nos meses de níveis mais altos do rio sinaliza também para a evolução de mecanismos de sincronia da produção ajustados à dispersão da espécie (Piedade *et al.* 2006). Os frutos que caem próximo às plantas adultas em porções planas do relevo se acumulam no solo ou deslizam se houver declividade (barocoria estrito senso e barocoria + deslizamento, respectivamente; *sensu* Piedade 1985).

A predação dos frutos antes da dispersão não foi observada, mas após sua queda o ataque por fungos e coleópteros é intenso na barocoria estrito senso, o que explica a grande quantidade de sementes mortas encontradas boiando e com perfurações de brocas durante as cheias e início da descida das águas. Apesar do ataque de coleópteros e fungos, as grandes densidades de plântulas próximas aos adultos indicam o sucesso da barocoria como estratégia para o aumento das densidades locais da palmeira, em adição à propagação clonal (Piedade *et al.* 2006). Por outro lado, a hidrocoria pode ser descartada como mecanismo de dispersão efetivo para *Astrocaryum jauari*, sendo apenas “aparente”, como apontado por Corner (1966) para alguns gêneros de palmeiras, como *Acrocomia*, *Phytelephas* e também *Astrocaryum*. Em espécies desses gêneros, assim como observado para *A. jauari*, quando as sementes flutuam os embriões já perderam a viabilidade.

O alto valor nutritivo e energético dos frutos de *Astrocaryum jauari* explica a grande procura desse recurso pelos peixes no igapó. O consumo de itens com elevado conteúdo calórico e de vitamina

A é especialmente vantajoso durante a cheia para estocar gordura para as fases de deslocamento, da desova ou de águas baixas, quando os recursos alimentares são escassos (Piedade *et al.* 2006). Por outro lado, a despeito de seu alto valor nutricional, um baixo consumo dos frutos de jauari por peixes do igapó poderia ser esperado devido a seu peso que impede a flutuação, e suas sementes muito duras. Goulding (1980) listou apenas 6 espécies consumindo *A. jauari*, entre elas principalmente o tambaqui (*Colossoma macropomum*) e a pirapitinga (*Piaractus brachipomus*), dotados de denticões possantes que podem quebrar os frutos da palmeira. Entretanto, apesar de triturarem algumas sementes, por ingerirem vários frutos de uma só vez durante as águas altas, esses peixes podem também atuar como dispersores. Em um só indivíduo de pirapitinga o autor encontrou 1 kg de frutos de jauari, e 52 frutos inteiros em um único tambaqui. Na verdade, *A. jauari* sustenta um número bem mais elevado de peixes durante a inundação do que postulado, com pelo menos 16 espécies explorando esse recurso de diversas formas, 11 delas podendo atuar como dispersoras, o que evidencia sua importância nas cadeias alimentares dos igapós (Piedade *et al.* 2006).

Os testes de germinação com frutos oriundos do trato digestório de peixes não foram positivos, mas o número de frutos utilizado foi pequeno e as condições e o tempo de germinação podem não ter sido adequados, merecendo repetições no futuro. Entretanto, considerando a distribuição das plantas adultas de *Astrocaryum jauari* em pontos do relevo com níveis de inundação aos quais a água não poderia conduzi-los, e o grande número de espécies de peixes explorando seus

TERCERA PARTE



K. Uchoa

frutos, a ictiocoria se mostra como um mecanismo vital para a espécie (Piedade *et al.* 2003). Além de expandir sua distribuição local, ela permite a colonização, inclusive rio acima, de ambientes novos nas áreas alagáveis do rio Negro, como aqueles abertos à colonização por desmatamento ou pela movimentação de sedimentos alterando e expondo substratos. A ictiocoria é um mecanismo de dispersão primitivo, que se mantém em grupos de plantas mais antigos (Pijl 1969, 1972), como as palmeiras das áreas inundáveis da Amazônia. Representantes do gênero *Astrocaryum* foram encontrados em camadas de sedimentos terciários na América Tropical (Corner 1966). A propagação do ruído da queda dos frutos na água atrai os peixes, que se agrupam próximo às plantas eliminando frutos, o que favorece sua captura pelos pescadores da região.

Exploração econômica e suas implicações

Embora *Astrocaryum jauari* também ocorra em áreas alagáveis de maior fertilidade como as várzeas (Sioli 1984), suas densidades e ótimo de crescimento estão relacionados à calha do rio Negro e outros ambientes de igapós, áreas alagáveis menos férteis da Amazônia. Em suas áreas de maior ocorrência jauari ocupa posições com um amplo pulso de inundação e alagamento anual prolongado, de até onze meses ininterruptos (Piedade 1985). À medida que o pulso de inundação sofre redução, outras palmeiras substituem essa espécie, como representantes dos gêneros *Mauritiella* e *Mauritia* (Junk *et al.* 2015).

A produção primária que sustenta as cadeias alimentares aquáticas nos igapós é principalmente alóctone. O extrativismo intensivo de *Astrocaryum jauari*,

acompanhado da remoção de outras espécies arbóreas para facilitar a extração, e a pressão de pesca sobre as espécies de peixes dispersores mais importantes empobrecem as cadeias alimentares desses ambientes. Apenas no Arquipélago das Anavilhanas, com uma área estimada de 50.000 ha, no pico das cheias *A. jauari* coloca à disposição das populações de peixes, insetos ou mesmo para o retorno ao ambiente na forma de nutrientes cerca de 82.500 toneladas de frutos ao ano (Piedade *et al.* 2006). A exploração intensiva e sem plantios de reposição pode levar ao declínio das populações de *Astrocaryum jauari* em curto tempo (Piedade *et al.* 2003, 2006). Ações antrópicas envolvendo a retirada massiva da cobertura vegetal nesses ambientes devem merecer especial atenção e adequado acompanhamento científico.

Referências

- Boer, J. E. W. 1965. Palmae. Pp. 125-141. En: Ianjouw, J. (Ed.), *Flora of Suriname* 5: part 1. Leiden E. J. Brill.
- Clement, C. R. y L. A. Santos. 2005. A situação atual de pupunha no Estado do Amazonas. Apresentação durante a Reunião Técnica do Projeto de ProBio/MMA "Pupunha – raças primitivas e parentes silvestres", Manaus, Amazonas. 7pp.
- Corner, E. J. H. 1966. Debunking the new morphology. *New Phytologist* 65: 398-404. doi:10.1111/j.1469-8137.1966.tb06376.x.
- Ferreira, C. S., M. T. F. Piedade, A. de Oliveira Wittmann y A. C. Franco. 2010. Plant reproduction in the Central Amazonian floodplains: challenges and adaptations. *AOB Plants* 1-10.
- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazônia. *Biotropica* 10 (3): 170-183.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the forest. Explorations in Amazonian Natural History. University of California Press. Berkeley, USA. 280pp.
- Howe, H. F. y M. N. Miriti. 2004. When seed dispersal matters. *Bioscience* 54: 651-660.
- Irmiler, U. 1975. Ecological studies of the aquatic soil invertebrates in three inundation forests of Central Amazonia. *Amazoniana* 3 (3): 337-409.
- Junk, W. J. 1993. Wetlands of tropical South America. Pp. 679-739. En: Whigham D., S. Hejny, D. Dykyjova (Eds.), *Wetlands of the world*. Junk Publications, Dordrecht.
- Junk, W. J., P. B. Bayley y R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.
- Junk, W. J., F. Wittmann, J. Schöngart y M.T.F. Piedade. 2015. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecology and Management* 23: 677-693.
- Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution* 162: 285-304.
- Kubitzki, K. y A. Ziburski. 1994. Seed dispersal in flood plain forest of Amazonia. *Biotropica* 26 (1): 30-43.
- Lopes, A., F. Wittmann, J. Schongart e M. T. F. Piedade. 2014. Herbáceas aquáticas em seis igapós na Amazônia Central: composição e diversidade de gêneros. *Revista Geográfica Acadêmica* 8 (1): 5-17.
- Martius, K. F. von. 1824. *Historia Naturalis Palmarum*. Leipzig: T.O. Weigel. 1-3.
- Moore Jr., H. E. 1973. Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. Pp. 63-88. En: Meggers, D. J., E. S. Ayensu y W. D. Duckworth (Eds.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Washington, Smithsonian Institution Press.
- Parolin, P., D. Waldhoff y M. T. F. Piedade. 2010. Fruit and Seed Chemistry, Biomass and Dispersal. Pp. 233-248. En: Junk, W. J., M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart y P. Parolin (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies)*. Dordrecht: Springer, Heidelberg.
- Parolin, P., F. Wittmann y L. V. Ferreira. 2013. Fruit and seed dispersal in Amazonian floodplain trees - a review. *Ecotropica* 19: 15-32.
- Piedade, M. T. F. 1985. Ecologia e biologia reprodutiva de *Astrocaryum jauari* Mart. (Palmae) como exemplo de população adaptada às áreas inundáveis do rio Negro (igapós). Dissertação de Mestrado Ecologia, INPA, Manaus.
- Piedade, M. T. F., P. Parolin y W. J. Junk. 2003. Estratégias de dispersão, produção de frutos e extrativismo da palmeira *Astrocaryum jauari* Mart. nos igapós do rio Negro: implicações para a ictiofauna. *Ecologia Aplicada* 2 (1): 32-40.
- Piedade, M. T. F., W. J. Junk, J. Adis y P. Parolin. 2005. Ecologia, zonation e colonização da vegetação arbórea das Ilhas Anavilhanas. *Pesquisas Botânicas* 56: 117-144.
- Piedade, M. T. F., P. Parolin y W. J. Junk. 2006. Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black-water floodplains. *Revista de Biologia Tropical* 54: 1171-1178.
- Piedade, M. T. F., C. S. Ferreira, A. O. Wittmann, M. S. Buckeridge y P. Parolin. 2010. Biochemistry of Amazonian Floodplain Trees. Pp. 123-134. En: Junk, W. J., M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart y P. Parolin (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies)*. Dordrecht: Springer, Heidelberg.
- Pijl, L. van der. 1969. Evolutionary action of tropical animals on the reproduction of plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 1:85-96.
- Pijl, L. van der. 1972. Principles of dispersal plants. Berlin, Springer-Verlag. in higher planta. Berlin, Springer-Verlag. 161 pp.
- Prance, G. T. 1980. A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas à inundação. *Acta Amazonica* 10 (3): 495-504.
- Ribeiro, M. N. G. 1976. Aspectos climatológicos de Manaus. *Acta Amazonica* 6 (2): 229-233.
- Schöngart, J. 2010. Growth-Oriented Logging (GOL): The Use of Species-Specific

TERCERA PARTE

Growth Information for Forest Management in Central Amazonian Floodplains. Pp. 437-462. En: Junk, W. J., M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart y P. Parolin (Eds.), *Central Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. Dordrecht: Springer, Heidelberg.

- Schöngart, J., M. T. F. Piedade, S. Ludwigshausen, V. Horna y M. Worbes. 2002. Phenology and stem growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18: 581-597.
- Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses and river types. Pp. 127-165. En: Sioli H (Ed.), *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Waldhoff, D. y L. M. A. Maia. 2000. Production and chemical composition of fruits from trees in floodplain forests of Central Amazonia and their importance for fish production. Pp. 393-41. En: Junk, W. J., J. J. Ohly, M. T. F. Piedade y M. G. Soares (Eds.), *The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Wallace, A. R. 1853. Palm trees of the Amazon and their uses. John van Voorst, London, UK. Reprint 1971. Coronado Press, Lawrence, Kansas. USA.
- Weiss, B. A. 2015. Frugivoria e ictiocoria em uma área de várzea na Amazônia Central brasileira. Dissertação de Mestrado BADPI, INPA, Manaus.
- Wittmann, F., J. Schöngart, J. C. Montero, T. Motzer, W. J. Junk, M. T. F. Piedade, H. L. Queiroz y M. Worbes. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 33 (8): 1334-1347.
- Wittmann, F., J. Schöngart y W. J. Junk. 2010. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of central Amazonian floodplain forests. Pp. 61-102. En: Junk, W. J., M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart e P. Parolin (Eds.), *Central Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Dordrecht: Springer, Heidelberg.



Astrocaryum jauari en el Río Negro, Amazonia central, Brasil. Foto: F. Wittmann



19. BIOLOGÍA POBLACIONAL Y REPRODUCTIVA, USOS Y MANEJO DE LA PALMA CABECINEGRO (*Manicaria saccifera*) EN LOS BOSQUES INUNDABLES DEL CHOCÓ, COLOMBIA

Eva Ledezma Rentería, Juan Carlos Copete, Luis Alberto Núñez Avellaneda, Ingrid Olivares y Gloria Galeano†

Resumen

La palma cabecinegro (*Manicaria saccifera*) es una de las especies más representativas de los palmares inundables del centro del departamento del Chocó. La elaboración de artesanías a partir de las brácteas que cubren sus inflorescencias es una actividad importante para la economía de algunas comunidades locales. En este capítulo se describe el hábitat, aspectos de la estructura demográfica, desarrollo de la inflorescencia, efecto del corte de la bráctea así como los usos y el manejo que se le da a la especie, para finalmente hacer recomendaciones para su uso sostenible.

Palabras clave. Artesanías. Efecto de la cosecha. Fibra vegetal. PFNM. Uso sostenible.

Introducción

Manicaria saccifera Gaertn., conocida como “cabecinegro” o “jicara” en Colombia, forma poblaciones homogéneas en el sotobosque de las llanuras aluviales en las tierras bajas del Pacífico de Colombia, generalmente en zonas inundadas muy localizadas (Galeano y Bernal 2010). En la

región del Pacífico colombiano esta palma constituye un recurso importante para la población nativa, principalmente de afrocolombianos e indígenas (Ledezma y Galeano 2011), quienes utilizan las hojas para el techado de sus viviendas y comercializan artesanías elaboradas con la fibra. *Manicaria saccifera* es también muy importante para otras etnias, como los indígenas Warao del delta del Orinoco en Venezuela, donde se la conoce como “temiche” y se emplea en aproximadamente 11 usos, cuyo valor es relevante en la vida diaria de los indígenas (Wilbert 1976). En Centroamérica se aprecian las hojas para elaborar techos y de los residuos del fruto se produce jabón (Chízmar 2009).

La parte más utilizada de *M. saccifera* en el Pacífico colombiano es la fibra que recubre las inflorescencias o brácteas pedunculares. Antiguamente, los campesinos del departamento del Chocó retiraban estas fibras y las utilizaban a manera de sombrero en las faenas de trabajo. Posteriormente, los sombreros se hicieron más elaborados y en los últimos diez años se ha diversificado el número de objetos

TERCERA PARTE: COLOMBIA

TERCERA PARTE

producidos a partir de tales fibras y a su vez se ha incrementado la demanda en el mercado regional, nacional e internacional.

Las fibras de la bráctea peduncular son extraídas de poblaciones silvestres para ser comercializadas como materia prima (Ledezma y Galeano 2011). En todos los casos la extracción de las fibras implica el corte de la inflorescencia antes de la formación de los frutos. En consecuencia, se interrumpe la formación de frutos, lo cual debería dar lugar a una nueva generación de palmas y garantizar así la supervivencia de la población.

El aprovechamiento de cualquier planta en estado silvestre puede causar un efecto negativo en las poblaciones (Chacoff y Morales 2007), limitando la regeneración de la especie y provocando un impacto en la disponibilidad futura de los recursos que proporciona (Peña-Claros y Zuidema 1999). Dado que *M. saccifera* es un recurso importante en la economía de la gente de la región Pacífica central de Colombia y que su demanda continúa creciendo, se documentó el proceso de extracción de las fibras de la bráctea, su transformación y comercialización. Así mismo, se estudió el impacto de la extracción de la bráctea sobre la estructura de las poblaciones silvestres y el éxito reproductivo de la especie. Se espera que los resultados obtenidos aquí, sirvan como base para establecer un plan de manejo, que estimule un aprovechamiento sostenible y con ello se asegure la conservación de las poblaciones naturales de esta especie.

El cabecinegro: características generales

Manicaria saccifera (Figura 1) es una palma solitaria o clonal, con tallos de hasta

10 m de alto y hasta 35 cm de diámetro, cubiertos con las bases de las hojas viejas persistentes (Figura 1b). Al final del tallo se destaca una corona de 5-25 hojas erguidas, de hasta 8 m de largo (Figura 1c). Florece y fructifica durante todo el año con un pico entre marzo y mayo; cada individuo puede producir entre 1-5 inflorescencias simultáneamente (Copete *et al.* 2011). Las inflorescencias salen entre las hojas y alcanzan hasta 1.5 m de longitud, portan flores de ambos sexos y están envueltas por la bráctea de color café, la cual en ocasiones persiste cubriendo toda la inflorescencia hasta que se desarrollan los frutos. La bráctea peduncular, que es el objeto de uso, actúa como filtro selectivo o barrera de sus visitantes florales, la cual solo es superada por su polinizador *Mystrops cercus* (Copete *et al.* 2011). Los frutos son esféricos (Figura 1d) o con 2-3 lóbulos de 4-6 cm de diámetro, de color pardo claro, cubiertos con pequeñas protuberancias leñosas piramidales (Galeano y Bernal 2010).

Distribución

Manicaria saccifera se distribuye irregularmente a través de la Costa Atlántica de Centro América desde Belice hasta Panamá y al norte de Sur América, en la Costa Pacífica y en la Amazonia de Colombia, Venezuela, Perú, y Brasil, Trinidad y las Guayanas (Galeano y Bernal 2010). Se encuentra a todo lo largo de la región Pacífica de Colombia (Antioquia, Chocó, Valle del Cauca, Cauca y Nariño) y se conoce de una sola localidad en el norte de Ecuador (Esmeraldas). En la región del Pacífico colombiano crece cerca al mar en tierras bajas y en planicies de inundación de ríos y quebradas hacia el interior (Henderson *et al.* 1995, Galeano y Bernal 2010).



Figura 1. a) Hábito de *Manicaria saccifera*; b) cicatrices de las hojas viejas en el tronco; c) detalle de las hojas; d) frutos. Fotos: R. Cámara-Leret (a), archivo PALMS Project (b-d).

TERCERA PARTE

Nombres comunes

Cabecinegro (Antioquia, Chocó, Cauca, Valle del Cauca, nariño), cabeza de negro, jicra (Chocó), jícara (la palma: Chocó, Valle del Cauca, Cauca, Nariño) y jicilla (la bráctea), sanagua (Chocó, Valle del cauca), hoja (Chocó). Tü, tukira (embara), Tequirú (la palma), Tuquiru (la espata), K'ed (wounana), Jícara (tule).

Otros usos

Además del uso de la bráctea peduncular, *Manicaria saccifera* recibe también otros seis usos por parte de los indígenas Wounaan, Emberas y Tules, y de la comunidad afrocolombiana (Figura 2). Los frutos son usados en ocasiones para alimentar cerdos. Con la bráctea peduncular se hace un colador que se usa para recoger peces ("viuda" o "tintín") y para retener el oro en los canalones utilizados en minería artesanal. En construcción, las hojas son muy apreciadas para techar y se dice que pueden durar hasta cerca de 20 años (Patiño 1977, 2002, García 2004). El endospermo líquido se consume como alimento (Patiño 1977) y también como medicinal, usado para problemas de los riñones, incluso se vende en las calles Quibdó y Bogotá.

Área de estudio

Se visitaron tres sitios ubicados en el Departamento del Chocó, Costa Pacífica colombiana. En cada sitio se realizó la documentación de los distintos aspectos: proceso de cosecha, efecto de la cosecha y comercialización de productos. El primer sitio corresponde al municipio de Quibdó (5° 39' N, 76° 38' O), ubicado en la cuenca del río Atrato. Presenta una temperatura superior a 26°C y un promedio anual de lluvias sobre los 8.000 mm, por lo que corresponde a la zona de vida Bosque Pluvial Tropical (bp-T) (Espinal 1997).

Aquí además de documentar el impacto de la extracción de la bráctea sobre la estructura de las poblaciones silvestres, se realizaron entrevistas a artesanos y comercializadores de la fibra.

El segundo sitio se encuentra en el municipio de río Quito, corregimiento de San Isidro, ubicado a 40 km de Quibdó (5° 37' 691" N y 76° 44' 319" O) y a una altura de 48 m. En esta zona las palmas se encuentran en áreas boscosas, con un dosel de cerca de 20 m de alto. Las poblaciones de cabecinegro son grandes y constituyen una de las principales áreas de extracción de la bráctea. El último sitio se encuentra en el Municipio del Cantón de San Pablo, corregimiento de Puerto Pervel (5° 23' 706" N, 76° 43' 105" O), a una altura de 60 m. Los bosques en donde crece el cabecinegro presentan un dosel de 25 m de alto. Los palmares de cabecinegro en esta área son también muy grandes, pero allí no se realiza extracción de la bráctea.

Métodos**Análisis del impacto de la cosecha**

Estructura demográfica. Para evaluar de forma rápida y preliminar el posible impacto de la cosecha de brácteas en las poblaciones, entre diciembre de 2009 y enero de 2010 se estudió la estructura de las poblaciones en dos áreas de condiciones ambientales similares y con palmares de *M. saccifera* de aspecto muy parecido, pero con diferente manejo: un palmar de cabecinegro sometido a extracción de las brácteas y otro donde no se realiza extracción. Para esto se establecieron aleatoriamente 30 transectos de 5 x 50 m, 15 de éstos se realizaron en un palmar cerca de San Isidro, de donde provienen la mayoría de las brácteas comercializadas en Quibdó,



Figura 2. Algunos usos de *Manicaria saccifera*. a) Hojas usadas para techos, b-c) detalle del techado, d) frutos ocasionalmente usados como alimento o medicina, e) sombrero elaborado con la bráctea peduncular. Fotos: archivo PALMS Project (a-d), R. Cámara-Leret (e).

y otros 15 se ubicaron cerca de Puerto Pervel, en un palmar donde no se realiza cosecha. En cada uno de los transectos se registraron todas las plántulas, los juveniles y los adultos.

Desarrollo de la inflorescencia. Se realizó seguimiento al desarrollo de la inflorescencia y se marcaron 30 inflorescencias desde el momento de la dispersión de los frutos. También se describieron morfológicamente 20 inflorescencias, se

TERCERA PARTE



cortaron, disectaron y fotografiaron flores y frutos de *M. saccifera*. Las variables que se registraron fueron: altura a la que se encuentran las inflorescencias, longitud de la inflorescencia, número de raquillas, longitud de las raquillas, número de flores femeninas y masculinas por raquillas, número de flores femeninas y masculinas por inflorescencia, longitud de las flores, número de estigmas, número de anteras, ubicación de las flores en la inflorescencia. Para estimar el número de flores por inflorescencia, se multiplicó el número total de flores de cada raquilla por el promedio de raquillas contadas en 10 inflorescencias. La terminología usada en la descripción fue adaptada de (Henderson *et al.* 1995).

Ensayos del desmonte de la bráctea peduncular. Se realizaron ensayos con cuatro tratamientos o variantes de desmonte de la bráctea peduncular y grado de exposición de las flores, para observar el efecto del corte de la bráctea sobre el éxito reproductivo de la palma. Se seleccionaron diez yemas florales en diez individuos, y se realizaron los siguientes tratamientos en cinco individuos: i) recubierta o desmonte y monte de la bráctea. En este tratamiento se retiró totalmente la bráctea, posteriormente se dejaron las flores expuestas durante una hora y nuevamente se colocó la bráctea (Figura 3a); ii) parcial o corte longitudinal de la bráctea peduncular: se realizó un corte longitudinal a la bráctea peduncular, de tal manera que algunos botones florales quedaran expuestos permanentemente

y otros quedaran cubiertos por la bráctea (Figura 3b); iii) expuesta o retiro total de la bráctea peduncular: se retiró la bráctea peduncular dejando los botones florales expuestos (Figura 3c); iv) cubierta o sin intervención: consistió en dejar la inflorescencia cubierta por la bráctea peduncular de forma natural (Figura 3d).

Se observó el proceso de maduración de las inflorescencias y formación de frutos y se calculó la variación en la producción de frutos en los diferentes tratamientos mencionados anteriormente, mediante conteo de los frutos a las diez infrutescencias que fueron objeto de los ensayos.

Resultados

Proceso de cosecha y ganancias de los cosechadores

La extracción del cabecinegro se realiza de las poblaciones silvestres. La técnica de cosecha involucra el corte de toda la inflorescencia, la cual se hala con una vara llamada “garabato” y se corta con machete, para luego extraer cuidadosamente la fibra o bráctea peduncular y desechar inmediatamente en campo el resto de la inflorescencia (Figura 4). La cosecha más importante se da entre marzo y mayo, cuando un recolector puede extraer en cinco horas de trabajo hasta 100 brácteas. El tiempo dedicado a esta actividad en la semana está entre dos y tres días durante la temporada de alta cosecha; el resto del año cosechan de acuerdo a la demanda. El tamaño de las inflorescencias cortadas



Figura 3. Experimento para evaluar el efecto del corte de la bráctea peduncular en el éxito reproductivo del cabecinegro (*Manicaria saccifera*). a) recubierta (desmonte y monte de la bráctea peduncular), b) parcial (corte longitudinal de la bráctea peduncular), c) expuesta (retiro total de la bráctea peduncular), d) cubierta (bráctea sin intervención). Fotos: L. A. Núñez A.

TERCERA PARTE

varió entre 76 y 168 cm de longitud y no se cosecharon más de tres inflorescencias por individuo, de tal forma que siempre se dejaban entre 1 y 2 brácteas no cortadas por cada palma.

Productos comercializados

La medida de venta de las brácteas que se utiliza es el ciento, que consiste en un paquete de cien brácteas (Figura 4c). La demanda mensual de material por parte de las artesanas de Quibdó es de 1-6 paquetes de cien. Los artículos elaborados pueden permanecer almacenados hasta poco más de dos años. Con la bráctea del cabecinegro se fabrican productos artesanales muy variados. Estos productos son comercializados en el Municipio de Quibdó, Medellín, Bogotá y Cali. También son exportados, aunque todavía en pequeñas cantidades, principalmente a España y Estados Unidos.

Cadena de valor

Por lo menos doce familias en Quibdó se benefician del comercio del cabecinegro: diez familias fabrican y comercializan los productos, empleando entre una y ocho personas por tienda; otras dos familias solo comercializan los productos, es decir, son revendedores y en el negocio participan entre dos y cuatro miembros de la familia. Se estima que en Quibdó unas 35 personas participan en esta actividad y las tiendas están certificadas por Artesanías de Colombia.

Los ingresos más importantes provienen de las artesanas y revendedores de los productos después de la cosecha. La importancia de esta parte del proceso en la economía regional radica en que de las 12 tiendas artesanales, por lo menos diez generan entre 1-2 empleos directos y entre 1-8 empleos indirectos.

Impacto de la cosecha sobre la estructura demográfica

La distribución de las clases de tamaño en cada una de las localidades, con condiciones de cosecha y de no cosecha (Figura 5). El número total de individuos encontrados en el área muestreada fue de 533 en la no cosechada (Puerto Pervel), con un promedio por transecto (250 m²) de 35 individuos; mientras que en los palmares cosechados el número total de individuos fue de 358 y el promedio por transecto fue de 23. La prueba de X^2 mostró que hubo diferencias significativas para la abundancia de individuos entre las poblaciones cosechadas y no cosechadas ($X^2 = 18.21$; $p = 0.0001$), siendo el sitio no cosechado, el que presenta un mayor número de individuos en todos los estados. Sin embargo, al comparar la distribución de estados (plántulas, juveniles y adultos) entre los sitios (cosechado y no cosechado), encontramos que únicamente las plántulas difieren en su distribución entre los dos sitios ($X^2 = 4.01$; $p = 0.04$).

Los dos sitios de muestreo difieren en el número total de estructuras reproductivas (inflorescencias/infrutescencias) por individuo ($K-S = 3.840$; $p < 0.0001$). La mayoría de los individuos presentó 1 (56%), seguidos por los individuos que tuvieron 2-3 (40%), y en menor proporción los individuos con 4 y 5 (1.6% cada una). Por su parte, en el sitio de cosecha el 80,6% de los individuos tuvo 1 estructura, 13,1% tuvo 2 y sólo el 6% tuvo entre 3 y 5 estructuras. Mientras que en el número de inflorescencias/infrutescencias para cada palmar, se encontró un promedio de 0,6 infrutescencias y 1,1 inflorescencias por adulto en el sitio cosechado y 0,9 infrutescencias y 0,3 inflorescencias por adulto en el sitio de no cosecha.



Figura 4. a) Extracción de la fibra de cabecinegro, b, d) Inflorescencias desechadas después de la extracción. c) Paquetes de brácteas almacenados para ser posteriormente vendidos a artesanos. Fotos: L. A. Núñez A.

TERCERA PARTE

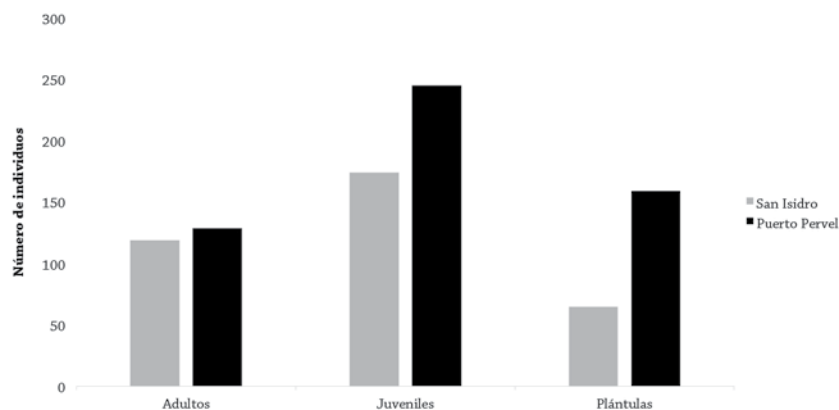


Figura 5. Estructura demográfica de cabecinegro (*Manicaria saccifera*) en una población no cosechada (Puerto Pervel) y otra cosechada (San Isidro) para extraer la fibra de cabecinegro, en el Chocó.

Desarrollo de la bráctea peduncular y las inflorescencias de *Manicaria saccifera*

El desarrollo de la bráctea peduncular y de la inflorescencia en *M. saccifera* pasa por las siguientes fases para alcanzar su madurez (Figura 6). La primera fase comienza con la emergencia y elongación de la bráctea (Figura 6a), el prófalo es una bráctea más pequeña que la bráctea peduncular y que se encuentra siempre en la base de la inflorescencia; en la segunda fase ocurre la pérdida parcial del prófalo; esta fase dura una o dos semanas después de la aparición de la bráctea (Figura 6b), la tercera fase inicia con la maduración de las flores en la parte interna de la bráctea, esta fase dura cuatro días (Figura 6c-d), la cuarta fase

se inicia con la formación de los frutos y dura un mes después de la polinización de las flores femeninas (Figura 6e, f y g), en la quinta fase ocurre la pérdida total de la bráctea peduncular, así como la iniciación de la formación de los frutos y dura entre 3 y 4 meses (Figura 6h), la sexta fase comprende la maduración de los frutos que dura entre 15 a 18 meses (Figura 6i).

Ensayos del desmonte de la bráctea peduncular

Los ensayos realizados para evaluar el efecto causado por el corte de la bráctea no mostraron diferencias significativas en la formación de frutos. Se presentaron leves cambios en la biología floral, se incrementó la llegada de insectos

Figura 6. Desarrollo de la inflorescencia de cabecinegro (*Manicaria saccifera*). a) Inflorescencia cubierta con el prófalo fibroso, b) inflorescencia perdiendo el prófalo, c-d) inflorescencia con flores maduras en la parte interna, e-f) inicio de formación de frutos en la parte interna de la bráctea peduncular, g) frutos en formación y pérdida de la bráctea peduncular, h) frutos maduros, sin la bráctea peduncular. Fotos: L. A. Núñez A. >>



TERCERA PARTE



PALMS Project

generalistas y los polinizadores *Mystrops cercus* y *Mystrops sp2* mantuvieron constante sus abundancias y la constancia de visita. Estos resultados muestran que si se extrae la bráctea peduncular sin cortar la inflorescencia el proceso de formación de frutos no es considerablemente afectado.

Discusión

Los resultados muestran que actualmente el efecto de la cosecha no es tan dramático, pues la diferencia entre la estructura de las poblaciones cosechadas y no cosechadas es pequeña. Si bien se observa una reducción en el reclutamiento de individuos en las posibles cosechadas, el número actual de juveniles y adultos no se ve afectado, ya que la cosecha de brácteas no implica la muerte de estos individuos. Este efecto tan leve tendría explicación si se considera que la extracción se hace todavía a una escala moderada, ya que el número de cosecheros es bajo (por lo menos seis familias), y por lo tanto la baja intensidad de cosecha se traduce en un bajo impacto. Sin embargo, de intensificarse la cosecha debido a una mayor demanda del producto, lo cual parece ser la tendencia, las poblaciones pueden ponerse en riesgo. Como se ha observado en otras especies silvestres sometidas a procesos extractivos, la continua explotación para obtener algún recurso puede tener efectos negativos sobre la densidad, estructura y el rendimiento de las poblaciones (Hall y Bawa 1993). Además, los efectos de la explotación sobre la demografía de plantas dependen de la parte de la planta cosechada (Olmsted y Álvarez-Buylla 1995). En este caso, en el que la cosecha de las brácteas implica el corte de la inflorescencia, se está suprimiendo el potencial reproductivo de las palmas cosechadas, por lo menos durante los dos meses que duran los picos de cosecha. Una

forma de mitigar el efecto de la cosecha, podría ser que la extracción de la bráctea no implicara el corte total de la inflorescencia. El análisis de los tratamientos realizados para evaluar el efecto del corte de la bráctea muestra una alternativa de aprovechamiento que hace necesaria la realización de estudios específicos que lleven a proponer una nueva técnica de corte y posteriormente un proceso de sensibilización con los cosecheros, de manera que adopten la nueva técnica de cosecha.

Recomendaciones

Dado que la cosecha, procesamiento y venta del cabecinegro es una actividad importante y con un potencial de desarrollo para los habitantes del Chocó, es necesario profundizar en los estudios biológicos y hacer experimentos de cosecha con diferente intensidad y tiempo, con el fin de hacer un plan de manejo que permita la sostenibilidad del recurso. Mientras se construye un plan de manejo basado en estudios más completos, se recomienda que se incentive entre los cosecheros no cortar todas las inflorescencias en cada palma cosechada.

Paradójicamente, el mayor riesgo que corren las poblaciones de *M. saccifera* no es por la extracción de las brácteas sino por la destrucción de sus hábitats, debido principalmente a la extracción minera, práctica que se está incrementando en el departamento del Chocó y que está ocasionando la pérdida de bosques a velocidades nunca antes vistas. Por consiguiente, es necesario que en el Chocó las entidades encargadas del tema ambiental (CODECHOCÓ e IIAP) establezcan políticas e implementen acciones que estimulen y benefician a los cabecinegreros, como la protección del hábitat de sus poblaciones silvestres, de

manera que permita mantener la oferta y la consolidación del gremio.

Bibliografía

- Copete, J. C., D. Mosquera y L. N. Nuñez. 2011. Ecología de la polinización de la palma *Manicaria saccifera* (Gaertn). Un caso de mutualismo obligado palma-polinizador. Presentación oral. En: Memorias V Congreso Colombiano de Botánica. Cali, Colombia 11-15 de agosto de 2011, p. 251.
- Chacoff, N. P. y C. Morales. 2007. Impacto de las alteraciones antrópicas sobre la polinización y la interacción planta-polinizador. *Ecología Austral* 17 (1): 3–5.
- Chízmar, F. C. (Ed.). 2009. Plantas comestibles de Centroamérica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 360 pp.
- Espinal, S. 1997. Zonas de vida y formaciones vegetales de Colombia. Instituto geográfico Agustín Codazzi (IGAC). 13 (11).
- Galeano, G. y R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia. Guía de campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C. 688 pp.
- García, F. 2004. Estudio de dos especies utilizadas en la artesanía (Damagua *Poulsenia armata* (Miq.) Standl. y Cabecinegro *Manicaria saccifera* Gaertn) como alternativa de desarrollo sostenible en el departamento del Chocó. FIDUIFI-Artesanías de Colombia S.A. FOMIPYME. Quibdó. 52 pp.
- Hall, P. y K. Bawa. 1993. Methods to assess the impact of extraction of non-timber tropical products on plant populations. *Economic Botany* 47: 234–247.
- Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University press, New Jersey. 352 pp.
- Ledezma, E. y G. Galeano 2011. Etnobotánica de las palmas en las tierras bajas del Pacífico colombiano, con énfasis en la palma cabecinegro (*Manicaria saccifera*). Póster. En: Memorias Simposio Internacional de palmas Impacto de la cosecha de palmas en los bosques tropicales. Universidad Nacional de Colombia. Leticia, Amazonas. 6-7 agosto de 2011, p. 19.
- Olmsted, I. y E. Álvarez-Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: Demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5: 484–500.
- Patiño, V. M. 1977. Palmas oleaginosas de la costa colombiana del Pacífico. *Cespedesia* VI (23–24): 131–255.
- Patiño, V. M. 2002. Historia y dispersión de los frutales nativos del Neotrópico. CIAT-Asohfrucol-Fondo Nacional de Fomento Hortifrutícola. 655 pp.
- Peña-Claros, M. y P. Zuidema. 1999. Limitaciones demográficas para el aprovechamiento sostenible de *Euterpe precatoria* para producción de palmito: Resultados de dos estudios en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 22: 3–21.
- Wilbert, J. 1976. *Manicaria saccifera* and its cultural significance among the Warao Indians of Venezuela. *Botanical Museum Leaflets* 24 (10): 275–335.



Foto: R. Bernal.



20. ECOLOGÍA, USO Y MANEJO DE LOS PALMARES DE *Copernicia tectorum* EN LA DEPRESIÓN MOMPOSINA, REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA

Claudia Torres, Gloria Galeano † y Rodrigo Bernal

Resumen

Se presenta una síntesis de los estudios sobre *Copernicia tectorum* y el manejo relacionado con la cosecha de sus cogollos para uso artesanal en las localidades de Plato y Magangué en la Depresión Momposina. Esta palma tiene la mayor tasa de producción de hojas conocida entre las palmas silvestres (19 – 23 hojas/año), y su ciclo de vida se estima en 46 años. La cosecha en Magangué se hace en palmas desde la clase juvenil, lo que retrasa el crecimiento de las palmas dejándolas “enanas”; como resultado predominan los juveniles (88%) y existen muy pocas palmas adultas y plántulas. En Plato se cosechan palmas subadultas y adultas y la frecuencia e intensidad de la cosecha no parecen tener ningún impacto negativo sobre las poblaciones, compuestas en su mayoría por plántulas (65%) y adultos (21%). Esta estructura poblacional parece ser el resultado de una etapa particular del ciclo de erosión/acreción en la planicie de inundación, ya que las semillas necesitan cierto nivel de inundación para su germinación, pero un nivel muy alto limita la supervivencia de las plántulas y los juveniles. Así, la dinámica de sedimentación en el delta de inundación parece determinar

la dinámica poblacional de esta palma pionera.

Palabras clave. Cosecha de PFM. Fibras vegetales. Plantas pioneras. Palma sará. Río Magdalena.

Introducción

El presente capítulo sintetiza la información más relevante de la palma sará generada en los años 2010, 2011 y 2015. El área de estudio corresponde a los municipios de Plato, Magdalena, donde se encuentran las mayores poblaciones de palma sará, en el complejo cenagoso Zárate-Malibú, en la margen derecha del río Magdalena (entre 09°35' - 9°44'N y 74°43' - 74°47'O) (Figura 1), y Magangué, Bolívar, principal centro de transformación artesanal (9°25'13" - 9°19'40"N y 74°50'0,11" - 74°48'47,76"O). También existen extensos palmares en Santa Bárbara de Pinto, Magdalena (09°23'39" - 9°32'57N y 74°38'03" - 74°46'26"O) y Córdoba, Bolívar (09°30'08" - 9°41'14"N y 74°47'09" - 74°49'57"O). Todos estos municipios hacen parte de la Depresión Momposina, un delta interior en el que convergen cuatro grandes ríos (Magdalena, Cauca, San Jorge y Cesar).

TERCERA PARTE

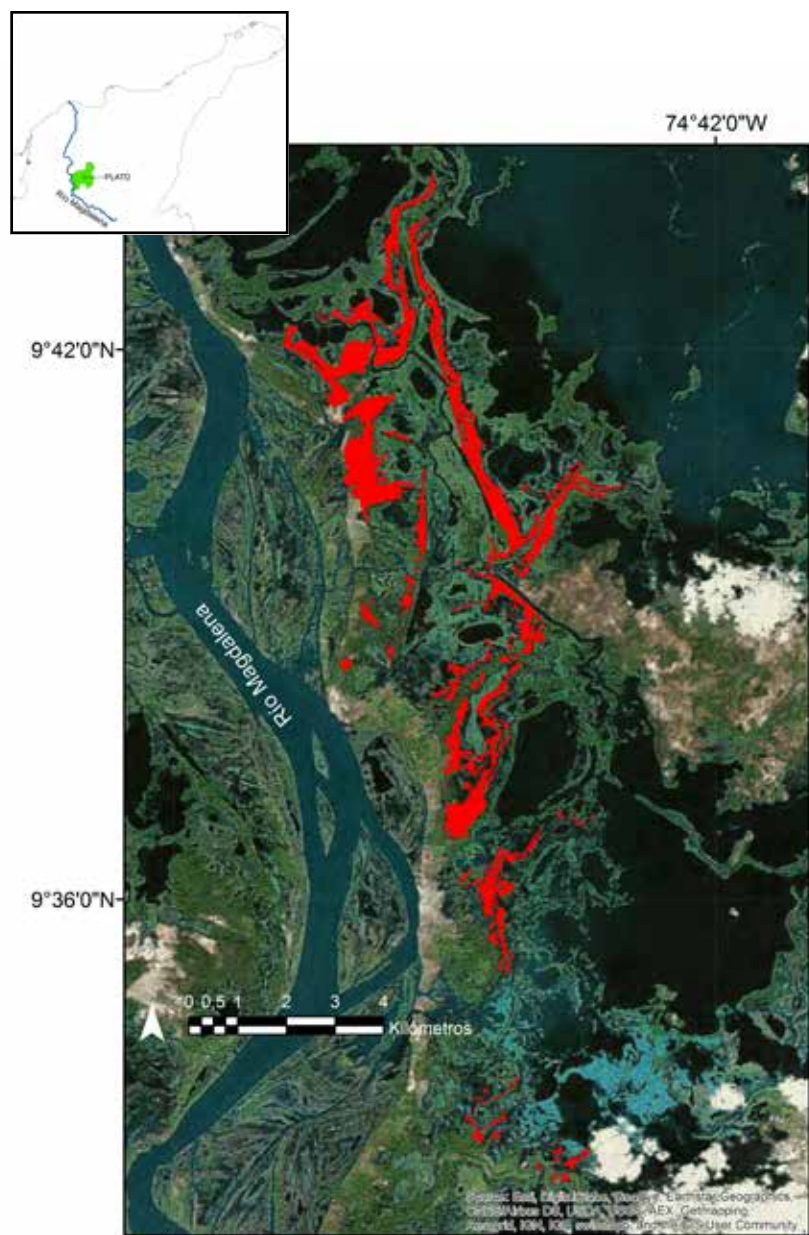


Figura 1. Ubicación de las poblaciones más grandes de palma sará, Plato, Magdalena (señaladas en color rojo en la imagen satelital). Fuente: Google Earth (fecha de consulta 2/08/2016 @Google Inc.).

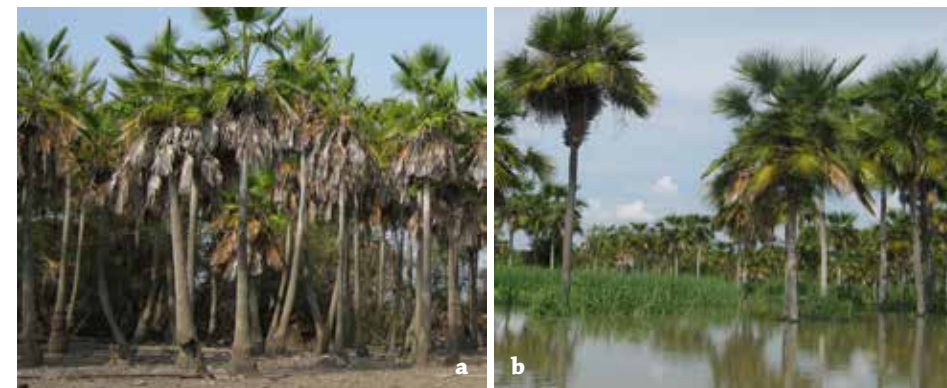


Figura 2. Palmares de *Copernicia tectorum*. Contraste entre las condiciones de extrema sequía (a) e inundación (b). La palma es el componente dominante de la vegetación. Fotos: C. Torres.

El sará es una palma flexible, adaptada a condiciones ambientales extremas de inundación y de sequía (Figura 2) y además resistente a las continuas quemaduras que se dan de forma natural o por intervención humana durante las temporadas de sequía (Troth 1987, Torres 2013). Torres et al. (2015) registraron entre octubre 2010-enero 2011 una inundación de hasta 4,5 m sobre el nivel del suelo en algunos palmares de la Ciénaga Cuchillo, en Plato. Al parecer es en los palmares de Plato donde esta palma soporta la mayor inundación, ya que la reportada en Magangué fue de máximo 2,2 m, y en Venezuela –único país donde se encuentra esta especie, además de Colombia–, Troth (1987) reportó 70 cm como el mayor nivel de inundación. Estas adaptaciones le han permitido establecerse en extensas áreas, donde es el componente dominante de la vegetación, ya que ninguna otra especie de porte arbóreo logra tolerar estas condiciones extremas. Sin embargo, también se encuentra aunque en menor abundancia en áreas con inundaciones menos

extremas e incluso permanecen adultos aislados en potreros, rastros o fragmentos de bosques no inundable.

Usos y manejo

Los tallos de la palma sará se usan como postes para cercas (Figura 3a) y en construcciones rurales, como soportes de techos y como paredes de las casas. Las hojas se utilizan para techar (Figura 3b), y se les atribuye la cualidad de ser incombustibles. Según Torres (2013), la cosecha de hojas de palmas subadultas y adultas para techos se hace principalmente en Plato, con alta intensidad por individuo, ya que se pueden cortar al tiempo casi todas las hojas expandidas (10 a 20), dejando la palma con dos o tres hojas. No hay estudios que evalúen los efectos de esta cosecha, pero los campesinos dicen que las palmas no se mueren, ya que el corte de hojas es poco frecuente, pues éstas se usan principalmente a nivel doméstico. Las hojas y los frutos también sirven para alimentación del ganado (Figura 3c).

R. Bernal

TERCERA PARTE



R. Bernal



Figura 3. Usos de la palma sará. a) Cerca elaborada con tallos. b) Recolector de hojas para techar. c) Ternero consumiendo hojas de palma. Fotos: C. Torres (a y c), G. Galeano (b).

El uso más importante en la actualidad es el de sus cogollos (las hojas jóvenes aún no expandidas), que se emplean para la elaboración del sombrero conchaejobo, típico para el trabajo de campo en el Caribe (Figura 4). Los cogollos se ponen a secar al sol y luego se dividen en segmentos delgados, con los que se tejen trenzas, las cuales se cosen para elaborar los sombreros o cualquier otra pieza artesanal. La producción artesanal se realiza en Magangué, en los corregimientos de La Pascuala, Betania, Ceibal, Cascajal y Cortinas (Torres 2013). La forma de cosecha y manejo difiere mucho entre los palmares de Plato y Magangué (Tabla 1). En Magangué, algunas personas se apropiaron de los palmares, de forma tanto legal como ilegal, reduciendo y fraccionando las poblaciones, lo cual causó sobreexplotación en los palmares remanentes y restricción de acceso a los recolectores (Torres *et al.* 2016). En Plato, por el contrario, el modelo de uso comunitario



Figura 4. Uso artesanal de la palma sará. a-b) Cosecha de cogollos. c) Recolector mostrando un cogollo y usando el sombrero conchaejobo elaborado con esta fibra. d) Tejido. e) Diferentes tipos de trenzas que se pueden tejer. f) Bolso. Fotos: C. Torres (a, b, d, e y f), G. Galeano (c).

TERCERA PARTE



R. Bernal

Tabla 1. Sistemas de manejo de *Copernicia tectorum* en Plato, Magdalena y Magangué, Bolívar. Fuente: Adaptado de Torres *et al.* (2016). ^a Las clases de tamaño se definieron así: plántulas: hoja lanceolada; juvenil 1: hoja dividida con menos de 20 segmentos; juvenil 2: hoja con más de 20 segmentos sin tallo; juvenil 3: con tallo de menos de 1,6 m de altura; subadultos: tallos de más de 1,6 m de altura y sin evidencias de reproducción; adultos 1: con evidencia de reproducción y con vainas persistentes en el tallo; adultos 2: con evidencia de reproducción pero sin vainas persistentes en el tallo.

Característica	Plato	Magangué
Área de los palmares	747 ha aproximadamente.	9 ha aproximadamente.
Clase de tamaño de las palmas cosechadas ^a	Subadultos y adultos, excepcionalmente juveniles 3 con tallo de más de 1 m de altura.	Juveniles 2, juveniles 3 (93,5% de las cosechadas), subadultos y adultos.
Densidad de palmas cosechadas	Promedio: 584 palmas/ha Adultos y subadultos.	Promedio: 890 palmas/ha Juveniles 3, subadultos y adultos.
Cogollos cosechados	2-3/palma (máximo 10).	1/palma (máximo 3).
Frecuencia del corte en la misma palma	Cada 20 a 45 días.	Cada 15 a 20 días.
Prácticas locales (% de recolectores que aplica la práctica)	- Rotación de áreas de cosecha (100%). - Cosecha selectiva por tamaño del cogollo (100%). - Limpieza (liberación) de hemiepífitas y rastrojo (30%).	- Rotación de áreas de cosecha (20%). - Cosecha selectiva por tamaño del cogollo (20%). - Limpieza (liberación) de hemiepífitas y rastrojo (10%).
Impacto de la cosecha	Bajo. No se afectan la reproducción, ni la estructura de la población	Alto. Se afectan la reproducción y la estructura de la población.
Propiedad del territorio donde crecen los palmares (la tenencia legal no pudo ser verificada)	- 92% de propiedad pública. - 4% tenencia privada legitimada por la comunidad. - 4% reclamada como tenencia privada, pero no legitimada por la comunidad.	- 70% propiedad privada. - 30% de propiedad pública.
Amenazas sobre las palmas	-Tala en grandes volúmenes (con motosierra) para uso de tallos como postes.	- Tala para ampliar áreas para pastoreo y obras de infraestructura. - Sobre cosecha.
Amenazas sobre el ecosistema	-Alteración de la dinámica hídrica, inundaciones más prolongadas e interrupción del flujo entre ríos, caños y ciénagas.	-Alteración de la dinámica hídrica por taponamiento de caños y desecación de áreas de inundación para ampliar áreas de pastoreo.

y de libre acceso a los palmares, determinado en parte por niveles más altos de inundación que limitan otros usos del suelo, ha permitido la conservación de los palmares. No obstante, entre 2014 y 2015 la cosecha de cogollos en Plato ha disminuido notablemente, porque el costo del transporte a Magangué es alto y no compensa el precio de venta. Frente a esta situación, la demanda se ha suplido en parte con la cosecha de palmares más cercanos en los municipios de Córdoba y Santa Bárbara de Pinto, pero también ha disminuido el trabajo artesanal porque esta actividad ahora resulta poco rentable. Esta disminución afecta los medios de vida de al menos doscientas familias que tradicionalmente vivían de este oficio.

Ecología de la especie y las poblaciones

Mediante la observación de las copas de las palmas en imágenes de Google Earth, se ha podido establecer que la extensión de los palmares en la zona de estudio, que corresponde a las mayores poblaciones de la especie, es de 51 ha en Santa Bárbara de Pinto, 69 ha en Córdoba y 747 ha en Plato. La densidad de palmas adultas estimada para Plato está entre 350 y 900 individuos/ha y en Magangué entre 0-100 individuos/ha. A pesar de las severas condiciones de hábitat, *C. tectorum* tiene la mayor tasa de producción de hojas conocida entre las palmas silvestres (19 – 23 hojas/año); no se encontraron diferencias en la producción de hojas entre Magangué -donde hay sobre cosecha- y Plato. La alta producción de hojas puede explicarse, por un lado, por el nivel de exposición solar en el que crecen las palmas, ya que al ser casi siempre el componente dominante de la vegetación, la competencia por la luz es baja, y por el otro, por la alta disponibilidad de materia orgánica que aportan

los sedimentos y residuos vegetales que se depositan luego de las inundaciones, que tiene el efecto de un buen abono.

En cuanto a la estructura en los palmares de Plato –cosechados y no cosechados–, predominan las plántulas (65%) y los adultos (21%) y se encuentran muy pocos individuos juveniles 1 (8%), y los juveniles 2 y 3 más los subadultos suman solo 6% (Figura 5). Esto se debe a que a pesar de la buena regeneración natural, los individuos llegan usualmente solo a juveniles y luego mueren por causas de las inundaciones prolongadas, o por el ramoneo. En Magangué la mayoría de palmas son de la clase juveniles 3 (88%), mientras que los adultos (1%) y las plántulas (4%) son escasos. Esto se debe a que la cosecha de cogollos que se hace en palmas juveniles retrasa su crecimiento, por lo que las palmas se quedan “enanas” y no llegan a la madurez dejando a la población sin posibilidad de reproducirse (Torres *et al.* 2015 y 2016).

La reproducción al parecer está influenciada por los ciclos de inundación. En febrero de 2010 (después de dos meses de sequía y cuando el nivel del río Magdalena registró los niveles más bajos en los últimos 20 años), sólo un 30% de las palmas de Plato estaba en flor con un promedio de 2,7 inflorescencias/palma. En abril de 2011 (después de la inundación más larga e intensa registrada en los últimos 20 años, según el IDEAM 2011), el 90% de las palmas tenía flores, tanto las palmas cosechadas como las no cosechadas y había un promedio de 7,3 racimos/palma (Torres 2011). También en observaciones casuales realizadas en febrero de 2015 se encontró baja floración, después de un período de sequía. Por otra parte, en observaciones realizadas entre



R. Bernal



Figura 5. Estructura típica de poblaciones de *Copernicia tectorum*, con dominancia de adultos y plántulas y ausencia de juveniles y subadultos (Plato, Magdalena). La flecha roja marca el nivel de la última inundación (3,5 m). Foto: R. Bernal.

el año 2008 y 2009 en Yati, Magangué, se encontraron palmas en floración en diciembre, con formación de frutos a finales de enero y con frutos maduros a mediados de marzo (Pastrana 2009). En ensayos realizados por Pastrana (2009), se encontró que las semillas recolectadas directamente de las palmas tenían una

germinación del 90%, que se dio entre cuatro y seis meses después de la siembra; en cambio, en semillas recolectadas del suelo, la germinación se dio entre el segundo y cuarto mes y fue alrededor del 74%. En el mismo estudio se encontró un promedio de 853 frutos por racimo y una viabilidad del 100%. Todo lo anterior

indica que en poblaciones con presencia de individuos adultos, la palma se reproduce de forma saludable, incluso en poblaciones cosechadas, y esto se refleja en una altísima regeneración natural (Figura 6a).

La palma sará es de rápido crecimiento. Según Torres *et al.* (2015), tarda en promedio 10,4 años para completar la etapa de establecimiento, 23 años para llegar a la edad adulta, y la duración total de la vida de la palma se estima en unos 46 años, para individuos de 7,4 m de alto, que es el límite de altura más común. Los muy escasos individuos que alcanzan hasta 10 m probablemente tienen unas dos décadas más.

Dinámica de la población - ciclos de acreción/erosión

La palma sará es una especie pionera de las llanuras inundables (Troth 1987, Torres *et al.* 2015), y la dinámica de sus poblaciones está íntimamente ligada a la dinámica de los ríos y de la sedimentación. Las semillas son dispersadas por el agua, lo que a su vez favorece la germinación; pero por otra parte, una de las causas de muerte natural de plántulas, juveniles y subadultos (menores de 3 m de alto) son las inundaciones, ya que al permanecer tanto tiempo cubiertas por el agua, las copas se secan. Por otra parte, las inundaciones también arrastran detritos y material que queda atrapado en la corona, enganchado en las espigas de los pecíolos (Figura 6b). Este material puede reducir el crecimiento de la palma y en ocasiones sepulta por completo la corona de hojas; además, favorece la germinación de trepadoras y hemiepipítas que se desarrollan rápidamente después de la inundación, invaden la corona y pueden obstaculizar el crecimiento de la palma (Torres *et al.* 2015) (Figura 6c).

En concordancia con esto, Torres *et al.* (2015) plantearon que los palmares de sará juegan un papel muy importante como reguladores de la dinámica entre el río Magdalena, los caños y las ciénagas en la Depresión Momposina, atrapando los sedimentos, ya que los tallos con las vainas persistentes y las coronas de hojas ayudan a disminuir la velocidad del agua y ofrecen una mayor superficie para la captación de sedimentos. En una muestra de 10 plántulas excavadas en Plato en febrero de 2015, se observó que la sedimentación ocurrida desde que las semillas cayeron al suelo alcanzó en promedio 6,5 cm en un periodo de entre 12 y 18 meses, que fue la edad calculada para dichas plántulas, según los tiempos de permanencia estimados para esta clase (Torres *et al.* 2015) (Figura 6d). El valor promedio estimado para la Depresión Momposina en los pasados 7.500 años es de 3-4 mm/año (van der Hammen 1986, Plazas *et al.* 1988, Kettner *et al.* 2010).

La migración permanente de los canales del río, tanto del cauce principal como de sus numerosos brazos y de los caños que lo conectan a las ciénagas, hace que el terreno esté en un ciclo permanente de acreción-erosión. Como resultado, el nivel del suelo en un punto determinado sube y baja a lo largo de las décadas. Y con estos cambios en la elevación del terreno cambia también la altura que alcanza cada año la inundación y, en consecuencia, su duración. Este cambio en el nivel y en la duración de las inundaciones determina al parecer la dinámica de las poblaciones de la palma sará. En sitios con altos niveles de inundación hay una alta producción de plántulas, que forman casi una alfombra en el palmar (Figuras 6a, 7a). Pero ninguna de ellas sobrevive a la larga inundación, de

TERCERA PARTE



R. Bernal



Figura 6. a) Regeneración natural abundante de *Copernicia tectorum*. b) Espinas recurvadas en los pecíolos que ayudan a capturar residuos y sedimentos arrastrados por el agua. c) Palma cubierta por residuos vegetales transportados por el agua. d) Plántula que muestra la sedimentación (6 cm desde que la semilla cayó al suelo, aproximadamente de 12 a 18 meses atrás). Fotos: R. Bernal (a y d), C. Torres (b y c).

manera que no se encuentran individuos juveniles: solo hay adultos y plántulas.

En un momento determinado del ciclo, el nivel de inundación anual es tal (menor inundación o incluso algunos periodos de sequía), que más y más plántulas logran sobrevivir cada año y crecer hasta juveniles (Figura 7b). Al aumentar el número de juveniles, aumenta también la superficie de captación de sedimentos en el palmar y por tanto, el nivel del terreno empieza

a subir más rápidamente y el palmar se hace cada vez más denso en un proceso de mutua retroalimentación entre ambos fenómenos. Con los años el terreno está tan alto, que la duración de la inundación ya no es la requerida para que germinen las semillas de la palma y el palmar sobrevive sólo mientras las palmas adultas completan su ciclo de vida, que es de unas cinco décadas. La diferencia inicial entre adultos y juveniles se hace menos obvia al alcanzar los juveniles la edad adulta

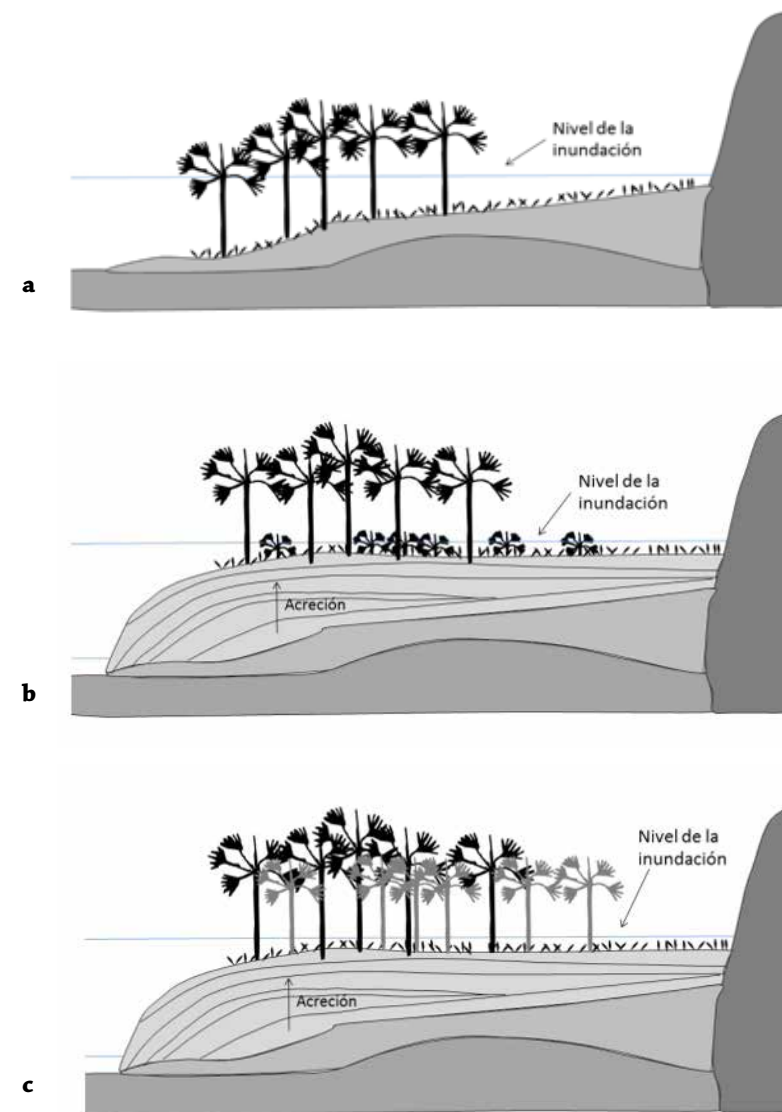


Figura 7. Ciclos de acreción/erosión en la planicie de inundación donde crecen los palmares de *Copernicia tectorum*: a) Cuando el nivel de la inundación es muy alto, las plántulas no sobreviven y entonces no hay juveniles. b) A medida que el terreno se eleva por acreción, la inundación es menor y algunas plántulas logran convertirse en juveniles. El mayor número de juveniles aumenta la superficie de captación de sedimentos y la acreción se acelera. c) Por su rápido crecimiento, esos juveniles se convierten pronto en adultos. En dos décadas ya no es muy evidente la diferencia entre las dos generaciones.

TERCERA PARTE

(Figura 7c). Cuando cesa el proceso de acreción, comienza el de erosión y el ciclo empieza de nuevo.

Recomendaciones

Teniendo en cuenta la forma en que la dinámica fluvial afecta a las poblaciones de palma sará, para mantener su viabilidad y funcionalidad es prioritario restablecer la dinámica natural de los complejos cenagosos y su interacción con los caños y el río Magdalena. También se debe detener la tala de palmares para uso comercial de tallos en construcción e implementar prácticas para mejorar la cosecha de cogollos. Bajo este escenario, el manejo apropiado de los palmares de *C. tectorum* no solo ofrece una buena oportunidad para integrar uso y conservación de esta particular especie, sino que también puede tener un tremendo impacto en el equilibrio de la dinámica fluvial en los complejos cenagosos, donde la palma es el componente dominante de la vegetación.

Bibliografía

- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia (IDEAM). 2011. Informes hidrológicos diarios. <http://www.pronosticosyalertas.gov.co/jsp/loader.jsf?lServicio=Publicaciones&lTipo=publicaciones&lFuncion=loadContenidoPublicacion&id=751>
- Kettner, A. J., J. D. Restrepo y J. P. M. Syvitski. 2010. Spatial simulation experiment to replicate fluvial sediment fluxes within the Magdalena River basin, Colombia. *Journal of Geology* 118: 363-379.
- Pastrana, P. 2009. Seguimiento a la germinación de la especie palma sará. Documento inédito. Artesanías de Colombia, Bogotá. 8 pp.
- Plazas, C., A. M. Falchetti, T. van der Hammen y P. Botero. 1988. Cambios ambientales y desarrollo cultural en el bajo río San Jorge. *Boletín del Museo del Oro* 20: 58-59.
- Torres, C. 2011. Impacto de la cosecha y manejo de la palma sará (*Copernicia tectorum*) para uso artesanal en la región Caribe de Colombia. Tesis de Magíster en Ciencias-Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 87 pp.
- Torres, C. 2013. Sará (*Copernicia tectorum*). Pp. 190-199. En: Bernal, R. y G. Galeano (Eds.), *Cosechar sin destruir: Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Torres, C., G. Galeano y R. Bernal. 2015. The stands of *Copernicia tectorum* (Arecaceae) in the Caribbean lowlands of Colombia: a managed pioneer palm facing river dynamics. *Revista de Biología Tropical* 63: 225-236.
- Torres, C., G. Galeano y R. Bernal. 2016. Cosecha y manejo de *Copernicia tectorum* (Kunth) Mart. para uso artesanal en el Caribe colombiano. *Colombia Forestal* 19 (1): 5-22.
- Troth, R. 1987. Ecology of woody plant communities in flooded savannas (Llanos) of central Venezuela, and the role of *Copernicia tectorum* (Palmae). Ph. D. dissertation, University of Michigan, Ann Arbor. 365 pp.
- van der Hammen, T. 1986. Fluctuaciones holocénicas del nivel de inundaciones en la cuenca del Bajo Magdalena-Cauca-San Jorge (Colombia). *Geología Norandina* 10: 11-18.



Bactris guineensis, Fundación (Magdalena). Foto: R. Bernal.



21. LOS NAIDIZALES (*Euterpe oleracea*) DEL PACÍFICO COLOMBIANO

Martha Isabel Vallejo, Gloria Galeano † y Rodrigo Bernal

Resumen

La palma naidí (*Euterpe oleracea*) ocupa grandes extensiones de bosques casi homogéneos en las tierras bajas inundables del Pacífico colombiano, donde constituye uno de los recursos más importantes, tanto a nivel ecológico como económico. Durante más de tres décadas, la producción de palmitos enlatados provenientes de esta especie ha sido una de las principales industrias al sur de la costa Pacífica colombiana, por lo que constituye el sustento diario de muchas comunidades ribereñas que habitan en los departamentos de Cauca y Nariño. No obstante, las prácticas de extracción que se han aplicado para la obtención de este recurso ponen en peligro la salud de los naidizales y la persistencia de esta actividad económica. En este capítulo se incluyen aspectos sobre la biología, estructura y dinámica poblacional, uso y manejo de la especie, y se hacen recomendaciones para promover la conservación de las poblaciones a través de su manejo sostenible.

Palabras clave. Dinámica poblacional. *Euterpe oleracea*. Palmas. Sobre explotación. Uso sostenible.

Introducción

Naidizal es el nombre que se les da a las extensas y densas asociaciones de la palma *Euterpe oleracea*, conocida en el sur del Pacífico colombiano como naidí. El naidí crece silvestre en zonas estuarinas del Pacífico y en algunas zonas inundables del interior del país, siendo los deltas de los ríos Mira, Patía y Guapi, en los departamentos de Cauca y Nariño, y la cuenca media del río Atrato, en el departamento del Chocó, las áreas con mayor abundancia (Vallejo 2013) (Figura 1). No obstante, es en los departamentos de Cauca y Nariño donde se ha centrado el interés en esta especie, debido a la extracción durante más de tres décadas del corazón de palma o palmito, producto muy apetecido en el mercado internacional. El naidí representa además una fuente de alimento para los moradores locales que consumen sus frutos, los cuales son valorados y reconocidos a nivel internacional por su contenido de nutrientes y antioxidantes (Alonso 2012, Rojano *et al.* 2012, Yamaguchi *et al.* 2015). Su pulpa es comercializada principalmente en Brasil donde se le conoce con el nombre de *asaí*.

TERCERA PARTE

Dada la importancia de *E. oleracea* en la economía de la región Pacífica y la trayectoria de explotación comercial de sus poblaciones para la producción de palmito, se presenta una síntesis sobre

las características biológicas y ecológicas de esta especie, el sistema de producción del palmito, el estado actual de sus poblaciones y el impacto demográfico por cuenta de su explotación. La información

que se presenta a continuación corresponde a una síntesis de los resultados de tres años de investigación (2010-2012) en las regiones de Cauca y Nariño.

Aspectos biológicos, ecología y uso

Euterpe oleracea es una palma monoica, delgada y multicaule que alcanza en promedio 18 m de altura. Se caracteriza por tener un 12-45 tallos en diferente estado de crecimiento, florece durante todo el año y presenta dos picos de fructificación entre marzo-abril y septiembre-octubre (Vallejo *et al.* 2011) (Figura 2). Los frutos son consumidos principalmente por aves y pequeños mamíferos, algunos

de los cuales actúan como dispersores (Moegenburg y Levey 2003), pero también su diseminación ha sido atribuida a las aguas de inundación por efecto de las mareas (Moegenburg 2002).

Los naidizales forman asociaciones dominadas por esta palma o mezcladas con otras especies de árboles, como *Otoba gracilipes* (cuangare), *Camposperma panamensis* (sajo), *Symphonia globulifera* (machare), *Compsoneura atopa* (castaño), *Carapa guianensis* (tangare) y *Mora oleifera* (nato) (Corponariño 1989). En los sustratos más firmes de las zonas más inundables, *E. oleracea* domina sobre especies arbóreas,



Figura 1. Distribución de *Euterpe oleracea* en Colombia y aspectos generales de los naidizales en el Pacífico colombiano. a) Área de distribución, b) naidizales a la orilla del río Isquandé (Nariño), c) grupo familiar de corteros de palmito y d) naidizal inundado. Fotos: M. I. Vallejo (b y d), R. Bernal (c).



Figura 2. a) *Euterpe oleracea*; b y c) racimo y frutos de *E. oleracea*. Fotos: M. I. Vallejo (a y b), R. Bernal (c).



M. I. Vallejo

TERCERA PARTE

como *Pterocarpus officinalis*, *Pentaclethra maculosa* y *Grias cauliflora*; mientras que en las zonas menos inundables se incrementa la composición florística, con significativa presencia de palmas como *Oenocarpus bataua*, *O. mapora*, *Mauritiella macroclada* y *M. saccifera* (González y Arango 2002). Su área de distribución se extiende sobre la costa Pacífica de Colombia y Ecuador, y las costas de Venezuela, Trinidad, las Guayanas y el norte de Brasil (Henderson y Galeano 1996).

Crece en elevaciones menores a 100 m y se adapta fácilmente a suelos salobres pobres en oxígeno, jugando un papel importante en la sucesión, como bosques de transición entre el manglar y la selva húmeda tropical (von Prah et al. 1990), estableciéndose detrás de los manglares como especie pionera en pantanos con pocos árboles. A medida que los pantanos se colmatan con sedimentos y materia orgánica, otras especies invaden el palmar para enriquecer el bosque; sin embargo, la palma de naidí logra mantenerse gracias a sus numerosos rebrotes más que a sus semillas, ya que éstas solo tienen posibilidad de establecerse cuando se encuentran en claros poco competidos (Vallejo et al. 2011).

Además del uso comercial del palmito que se extrae del cogollo o parte más tierna del tallo, se reportan otros usos para los tallos, principalmente para la construcción de puentes, corrales, azoteas o listones para paredes y también como leña o en la fabricación de trampas para la captura de camarones de río, conocidas como “churucos” (Vallejo 2013). Otro uso importante es el que se le da a los frutos, los cuales se venden localmente para ser consumidos como “pepiao”, que es el jugo de los frutos macerados en agua y mezclados con azúcar o como una bebida

conocida como “cernido de naidí”, que se obtiene al colar el pepiao, desechar el bagazo y adicionar agua y azúcar al gusto (Vallejo op. cit.). Las hojas se usan ocasionalmente para techar, aunque no son muy duraderas.

Producción del palmito

La producción del palmito en Colombia está basada en un sistema netamente extractivo que depende de la voluntad de los “corteros” de salir a cosechar; por lo tanto, los corteros trabajan a destajo, sin que exista ningún vínculo laboral con la única enlatadora que existe en la región (Guapi, Cauca) y sin ningún tipo de protección social. La extracción se realiza sobre terrenos de propiedad colectiva de las comunidades negras (Ley 70 de 1993), a quienes se les otorga directamente los permisos de aprovechamiento del recurso a través de los consejos comunitarios. Actualmente no existe una regulación efectiva por la autoridad ambiental de la región que otorga los permisos (Corponariño) para controlar la cantidad del recurso que se extrae, ni para vigilar y sancionar el cumplimiento de la norma de cosecha establecida por la empresa enlatadora, la cual hace referencia al tamaño mínimo de corte de los tallos ($dap \geq 8$ cm) (Vallejo et al. 2011, Vallejo 2013).

En este contexto, la cadena de valor del palmito opera básicamente en cuatro etapas: cosecha, acopio, procesamiento y comercialización (Figura 3). Durante la cosecha los corteros (hombres entre 16-40 años o grupos familiares de 2-6 personas) identifican a simple vista las palmas aptas para corte teniendo en cuenta el diámetro del tallo (8 cm aprox.) y su grado de madurez o estado reproductivo. Luego cortan la palma a una altura de 1-2 m aprox., cortan el cogollo, retiran entre



Figura 3. Etapas de la cadena de valor del palmito. a) Cosecha, b) acopio, c) procesamiento y d) comercialización. Fotos: M. I. Vallejo.

cuatro y cinco capas de vainas de la hoja, de ocho que protegen el palmito y forman cargas de aproximadamente 50 cogollos,

que son llevados a hombro hasta los potrillos o canoas ubicados a la orilla de los ríos o quebradas, para ser transportados a



M. I. Vallejo

TERCERA PARTE

los puntos de acopio más cercanos. Cada cortero cosecha en promedio 150 cogollos diarios, trabajando 7-8 horas en promedio y recibe un pago de COP 180-200 por cada cogollo; es decir, que para obtener una ganancia mínima de COP 30.000 diarios (equivalente a un salario mínimo legal sin prestaciones sociales), un cortero debe tumar al menos 150 palmas, sin contar las que van a ser rechazados por no cumplir con los estándares de calidad, que usualmente corresponden al 5%. De acuerdo con la demanda del mercado y dependiendo de la temporada de cosecha se estima que anualmente se cortan entre 1-2 millones de palmas de naidí.

Una vez en el punto de acopio, el acopiador revisa la carga y efectúa un control de calidad de cada cogollo, basado en el grosor (diámetro ≥ 1 pulgada = primera calidad; diámetro < 1 pulgada = segunda calidad) y color (rosado) del palmito. Cada punto de acopio recibe entre 2.000 y 5.000 palmitos dependiendo de la oferta, y el acopiador recibe una comisión de COP 18 por cada palmito de buena calidad. Luego envía la carga a la enlatadora en Guapi, donde los palmitos son procesados por madres cabezas de familia. En esta etapa, los cogollos pasan por dos fases de pelado en que son lavados, cocidos y sometidos a choque térmico con agua fría para que queden crujientes y conserven su textura. Posteriormente, son troceados y empacados, y se les adiciona una salmuera a base de sal, ácido cítrico y ácido ascórbico. Finalmente, son sellados y almacenados durante siete días; transcurrido este tiempo son sometidos a pruebas organolépticas y de pH, con el fin de garantizar la calidad del producto final, el cual es etiquetado y enviado a Buenaventura, desde donde se exporta o se transporta hasta Bogotá para su posterior distribución en el mercado nacional.

Estructura y dinámica poblacional

Vallejo *et al.* (2011, 2013) documentaron la estructura y dinámica de los naidizales de los bosques inundables al sur del Pacífico colombiano, donde existe una trayectoria de más de 30 años de aprovechamiento del palmito y por lo tanto cuenta con una historia de manejo ligada al régimen de cosecha de este recurso. Para estudiar las poblaciones, los investigadores establecieron entre 2010 y 2011 siete parcelas permanentes de 0,05 ha (20 m x 25 m) en sitios con diferentes regímenes de cosecha (intensidades). Se definió un gradiente que iba desde sitios no cosechados por más de diez años hasta sitios cosechados 3-4 veces al año que incluían el corte de todos los tallos disponibles para palmito. El gradiente incorporaba además una variación en la condición de luz de los sitios, ya que el corte de los tallos conlleva la apertura del dosel y por consiguiente un aumento en la iluminación del sotobosque (Tabla 1). En total se realizaron tres censos durante dos años en todas las parcelas, excepto en una no cosechada, donde sólo se obtuvieron datos para un año de muestreo.

Al interior de cada parcela se censó cada *genet* (grupo de individuos genéticamente idénticos) y se marcó cada *ramet* (cada individuo dentro del *genet*). Los individuos provenientes de semillas fueron incluidos como *ramets* debido a su baja densidad y a que no estaban representados en todas las clases de tamaño. A cada *genet* se le registró el número de *ramets* vivos y a cada *ramet*, dependiendo de su tamaño, se le tomaron diferentes medidas. En los *ramets* acaules se contó el número hojas y el número de pinnas del lado derecho de la hoja más joven vista desde arriba y que estuviera expandida. Para los *ramets* con tallo se midió la altura, el diámetro, se



M. I. Vallejo

Tabla 1. Características generales de las poblaciones de *Euterpe olearacea* estudiadas entre 2010-2012 (adaptada de Vallejo *et al.* 2014). ^a La iluminación se refiere al porcentaje de luz a nivel del sotobosque en cada sitio. ^b Intensidad de cosecha, se refiere a la cantidad y clase de tamaño de los tallos cosechados. No cosecha corresponde a sitios no cosechados hace más de 10 años. Media = sitios cosechados varias veces al año pero solo de algunos individuos de las clases de tamaño aprovechables (se observan algunos tallos reproductivos y no reproductivos). Alta = sitios cosechados varias veces al año de todas las clases aprovechables y en ocasiones con daños sobre las clases regenerativas.

Sitio	Localidad (coordenadas)	Iluminación ^a (%)	Intensidad de cosecha ^b
Boca de Sequiondita	Iscuandé (2°29'25.1"N; 77°59'53,1"O)	Baja (< 50)	No cosecha
La Tapita	Iscuandé (2°28'17,4"N; 77°59'32,6"O)	Baja (< 50)	No cosecha
Iscuandé (cabecera municipal)	Iscuandé (2°27'39,6"N; 77°58'55"O)	Moderada (50-70)	No cosecha
Chamón	Guapi (2°36'38.1"N; 77°51'19,2"O)	Moderada (50-70)	Media
Sequiondita	Iscuandé (2°29'26"N; 78°01'17,9"O)	Alta (> 70)	Alta (cosecha previa al estudio)
Quibupí	Iscuandé (2°31'09.2"N; 78°00'11,6"O)	Alta (> 70)	Alta (cosecha actual)
Chanzará	Iscuandé (2°32'41.3"N; 77°56'28,6"O)	Alta (> 70)	Alta (cosecha actual)

contó el número de hojas y el número de estructuras reproductivas, registrando su estado de desarrollo.

La definición de las clases de tamaño se realizó teniendo en cuenta aspectos morfológicos de la palma, como el número de pinnas de la hoja, el desarrollo y altura del tallo y la presencia de estructuras reproductivas. La categoría de plántulas se trató como una categoría aparte y agrupó a individuos originados a partir de semillas, sin tallo aéreo o emergente y con

hojas bífidas; los juveniles se definieron como *ramets* sin tallo con hojas divididas, pero incluyó también los pequeños rebrotes originados por vía vegetativa. Por su parte, los *ramets* con tallo se dividieron en subadultos y adultos, los cuales difieren en la probabilidad de ser reproductivos. En total, se establecieron diez clases de tamaño (Tabla 2 y Figura 4).

Para estudiar la dinámica poblacional de *E. olearacea* se construyeron modelos matriciales basados en estados (Caswell 2001).

TERCERA PARTE

Tabla 2. Clases de tamaño para las poblaciones de *Euterpe oleracea*. Tomado de Vallejo *et al.* (2014).

Clase de tamaño	no. pinnas	Altura tallo (m)	Características particulares
Plántula (p)	1	—	Origen por semilla, hojas bífidas.
Juvenil 1 (j1)	0-6	—	Ramets sin tallo, incluye rebrotes y hojas bandera.
Juvenil 2 (j2)	7-11	—	Ramets sin tallo.
Juvenil 3 (j3)	12-18	—	Ramets sin tallo.
Juvenil 4 (j4)	> 18	—	Ramets sin tallo.
Subadulto 1 (sa1)	—	≤ 4	Tallos no reproductivos.
Subadulto 2 (sa2)	—	4-8	Tallos no reproductivos.
Adulto 1 (a1)	—	8-11	Tallos reproductivos.
Adulto 2 (a2)	—	11-14	Tallos reproductivos.
Adulto 3 (a3)	—	> 14	Tallos reproductivos.

Adicionalmente, se realizaron simulaciones de cosecha combinando frecuencia (1, 2, 3, 4, 5 años) e intensidad (75, 50 y 25%), teniendo en cuenta que cuando una población es cosechada por primera vez, únicamente los tallos adultos (altura > 8 m, clases a1, a2, a3) son aptos para palmito, mientras que en cosechas posteriores, los no reproductivos con 4-8 m de altura (clase sa2) también son aprovechables, debido a que engrosan más rápido y por lo tanto proveen palmito de buena calidad (2,5 cm de grosor en su parte comestible). La frecuencia hace referencia a los ciclos en que se efectúan las cosechas (cada cuánto) y la intensidad se refiere al porcentaje de tallos que se cosechan en cada ciclo. Además de los escenarios básicos consistentes en la reducción en un 75, 50 y 25% de los tallos aprovechables, se exploraron otros más complejos que involucraban la reducción en el número de juveniles en 10, 25 y 50% para emular prácticas de deshije comúnmente empleadas en diferentes

cultivos, con el fin de “estimular” el crecimiento de los individuos más grandes (Vallejo *et al.* 2014).

En sitios que no han sido cosechados por más de diez años, los palmares se están regenerando de forma natural, gracias al aporte de las clases de tamaño más jóvenes (Vallejo *et al.* 2011). En consecuencia, un naidizal no cosechado está compuesto en un 69% por plántulas que miden entre 40 y 50 cm de altura y tienen 1-2 hojas bífidas, un 20% por rebrotes y juveniles sin tallo, un 6% por tallos no reproductivos y un 5% por adultos potencialmente reproductivos, de los cuales solo el 30% estaban en flor o fruto en el momento de realizar el estudio. En el río Icuandé, se encontraron naidizales con 660 a 780 macollos adultos por hectárea, con un promedio de 18 tallos por macollo (Vallejo 2013).

Aunque la mayor parte de la población la conforman las plántulas, muchas de

**Figura 4.** Estados de vida de *Euterpe oleracea*. a) Plántula, b) juvenil, c) subadulto y d) adulto. Fotos: M. I. Vallejo.

ellas mueren antes de desarrollar una hoja pinnada y convertirse en juveniles, por lo que la principal fuente de reemplazo de la población adulta proviene de rebrotes generados por reproducción clonal. Vallejo (2013) registró una mortalidad de plántulas del 67% en dos años de observaciones y ninguna transición de

la etapa de plántula a juvenil. La mortalidad de las plántulas estuvo asociada principalmente a procesos de pudrición o a daños mecánicos ocurridos por la caída de hojas de las palmas más grandes. Por su parte, los rebrotes y juveniles clonales tuvieron mayor probabilidad de supervivencia (96%), por lo tanto de crecimiento



M. I. Vallejo

TERCERA PARTE



M. I. Vallejo

(9,2%), mientras los que murieron fue por causa de desecamiento, herbivoría sobre las hojas más tiernas o daños mecánicos ocasionados por la caída de troncos o ramas de árboles durante actividades de corta de madera, típicas de la región.

Además, en condiciones naturales, el desarrollo de un rebrote hasta iniciar su reproducción toma unos 26 años y una palma adulta de 18 m, que es la altura máxima promedio registrada en la zona de estudio, tiene una edad cercana a los 40 años (Vallejo 2013). Sin embargo, los investigadores encontraron algunas palmas de 28-30 m que sobresalían notablemente en el dosel del bosque, lo que da indicios de la transformación que han sufrido los naidizales y en general los bosques del Pacífico por la tala de madera y la cosecha de palmito.

La cosecha de palmito tiene una influencia evidente sobre las tasas vitales. El corte de palmas altas incidió notablemente en el desarrollo más rápido de las clases

juveniles y de los tallos más pequeños (0-4 m, sa1), lo que probablemente esté asociado con la mayor cantidad de luz que reciben cuando se cortan los tallos altos (Arango *et al.* 2010). Así, en sitios no cosechados y con baja iluminación, individuos de 1-3 m de alto pueden tardar entre 13 y 17 años en alcanzar el tamaño apto para ser aprovechables (> 8 m), con una tasa promedio de crecimiento de 0,38 cm por año. Este tiempo se reduce a una cuarta parte (3-4 años) en los sitios perturbados, debido a que no solamente se duplica el crecimiento de los subadultos más pequeños (0,70-0,79 cm por año), sino que la condición de tallo aprovechable para palmito se amplía a los subadultos más grandes (> 4 m de altura) (Figura 5).

Por su parte, la supervivencia de plántulas varió entre el 30 y 38% en las poblaciones no cosechadas, en la población con cosecha media fue del 66% y en las poblaciones con cosecha alta fue del 50%. Entretanto, en la población que no tuvo presión de cosecha durante el estudio, la

supervivencia de plántulas fue del 98%. Para las clases juveniles, en la mayoría de los casos, la supervivencia no estuvo relacionada con el tamaño de la hoja. Para las demás poblaciones, la tasa promedio de supervivencia anual varió entre 85 y 98%. En cuanto a las clases con tallo, en las poblaciones no cosechadas y con cosecha media, la supervivencia no estuvo relacionada con la altura del tallo, siendo la tasa promedio de supervivencia anual mayor al 94% en las no cosechadas y del 86% en la población con cosecha media. Como era de esperarse, en las poblaciones con cosecha alta, la supervivencia de las palmas con tallo se vio afectada, debido a que los tallos de ciertas clases de tamaños son los principales objeto de corte. Una población que no fue cosechada durante el estudio tuvo una mortalidad muy baja de tallos, con una supervivencia del 99% (Vallejo *et al.* 2014).

Finalmente, la fecundidad estuvo relacionada con el tamaño de los tallos, siendo los de más de 12 m de altura los que presentaron mayor porcentaje de fructificación (> 90%). Sin embargo, se encontró que en las poblaciones no cosechadas, un tallo comienza a ser reproductivo cuando alcanza una altura de 8 m, mientras que en sitios cosechados puede serlo a partir de los 6 m, aunque la probabilidad es muy baja (3%). En cuanto a la reproducción por vía vegetativa, un *ramet* está en capacidad de producir rebrotes desde la etapa juvenil, cuando tiene unas 5-6 pinnas a cada lado del raquis, pero la gran mayoría se originan de tallos que miden entre 0-4 m de altura (subadultos pequeños, sa1), razón por la que en condiciones de cosecha alta, donde las clases adultas remanentes y los subadultos grandes (sa2) son el objeto principal de corte, la producción de rebrotes se concentra en dicha categoría,

seguida de los juveniles más grandes. En todas las poblaciones la producción de rebrotes estuvo relacionada con el tamaño de la hoja, pero no con la altura del tallo. Sin embargo, no se observó ningún patrón a lo largo del gradiente de cosecha que nos permitiera afirmar que la producción total de rebrotes aumentara o disminuyera con la intensidad de la cosecha. Tomando como referencia una población no cosechada, hubo un aumento de 5-18% en el número de rebrotes en cuatro localidades, y una disminución del 6% en otra (Vallejo *et al.* 2014).

Las proyecciones para los próximos 50 años mostraron una tendencia al crecimiento en todas las poblaciones. En algunas de ellas, los intervalos de confianza sugieren un crecimiento constante, mientras que en otras parece haber periodos de crecimiento y decrecimiento. La tasa de crecimiento poblacional más alta que se encontró fue de 35% anual.

Teniendo en cuenta los cambios drásticos que se presentan en la estructura de las poblaciones bajo el régimen actual de cosecha, la tasa transitoria de crecimiento poblacional (λ_{50}) no resultó ser un parámetro útil para evaluar el efecto de esta perturbación. Aunque las poblaciones decaen después de los eventos de cosecha, se recuperan gracias a la producción de rebrotes y al crecimiento más rápido de los juveniles, lo que permite mantener una dinámica creciente. La figura 6 muestra los cambios proyectados a 50 años que se presentan en la distribución de las categorías de tamaño con base en el gradiente de cosecha. En las poblaciones no cosechadas por más de diez años, e incluso en las de cosecha media, se mantuvo una estructura típica de poblaciones saludables, con predominio de plántulas y con una

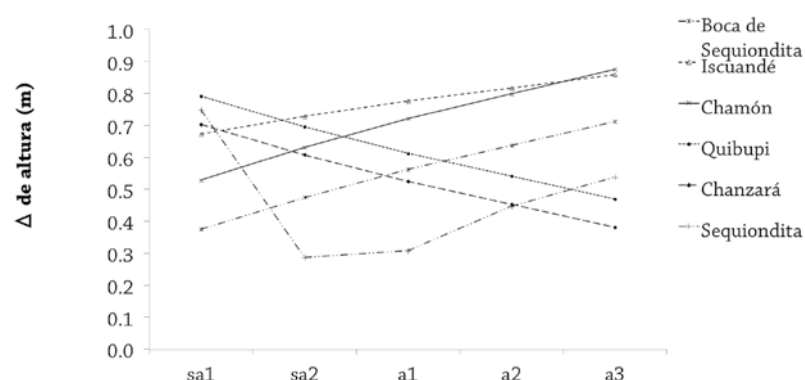


Figura 5. Crecimiento de individuos caules (Δ altura (m)) por clases de tamaño y con respecto a la condición de cosecha. Valores de crecimiento obtenidos a partir de los modelos de regresión lineal: R^2 (Δ altura) = 0,396, n = 404 (no cosechadas); R^2 (Δ altura) = 0,044, n = 288 (cosecha intensiva); R^2 (Δ altura) = 0,163, n = 43 (cosecha moderada), $P < 0,01$.

TERCERA PARTE



M. I. Vallejo

disminución gradual en la abundancia de las demás categorías, pese a las diferencias en las densidades iniciales de algunas clases de tamaño entre las tres poblaciones (Figura 6a-c). El caso contrario ocurre en las poblaciones con una alta intensidad de cosecha, donde las plántulas y los adultos tienden a desaparecer con el paso del tiempo, debido al corte de los tallos adultos, que son los únicos que se reproducen por vía sexual (Figura 6d). Cuando existe una oferta mínima de semillas, la categoría de plántulas se mantiene, aunque en menor proporción que los juveniles y subadultos de origen clonal (Figura 6e). En una población, las plántulas se mantuvieron casi en la misma proporción que los juveniles y los subadultos clonales (Figura 6f), debido a que la gran mayoría de ellas estaba ubicada en sitios con buena iluminación.

Las simulaciones básicas que se realizaron al cosechar únicamente los tallos aptos para palmito —sin ningún tratamiento de deshije— y contrastando con el modelo de cosecha actual, indican que el régimen actual de cosecha sin duda conlleva a una reducción del recurso del 93% durante los primeros cinco años, con una recuperación de solamente el 2% en los próximos 45 años (Figura 7a). Entretanto, con intensidades de cosecha anual del 75, 50 y 25%, la oferta cae en un 85, 80 y 70%, respectivamente, durante los primeros diez años, pero después tiene una recuperación progresiva, alcanzando incluso

a sobrepasar la oferta inicial del recurso, más o menos cuando han transcurrido entre 27 y 30 años desde la primera cosecha. Este patrón se mantiene con ciclos de corte de 2, 3, 4 y 5 años, aunque la disminución en la oferta de tallos aprovechables durante los primeros años, es menos pronunciada con ciclos de cosecha más largos (Figura 7a-e).

El resto de los escenarios, que incluían diferentes porcentajes de deshije, mostró una progresiva reducción en la oferta de palmito con ciclos anuales de cosecha. Una tendencia a la recuperación de la oferta inicial de palmito se presentó únicamente cuando el deshije fue del 10% y los ciclos de cosecha de dos años o más. Cuanto más largo es el ciclo de cosecha, más rápida es la recuperación en estos escenarios.

Conclusiones y recomendaciones de manejo

Estos resultados develan la necesidad de implementar planes de manejo que respondan a las necesidades económicas, sociales y culturales de los actores del sistema de producción de palmito, pero también a los requerimientos de conservación de las poblaciones de *E. oleracea* que están siendo sobre-explotadas. Aunque cualquiera de los escenarios de cosecha planteados derivó en un crecimiento de las poblaciones por el aumento de las clases juveniles de origen clonal, el efecto no fue el mismo sobre la cantidad de tallos disponible para palmito en un periodo

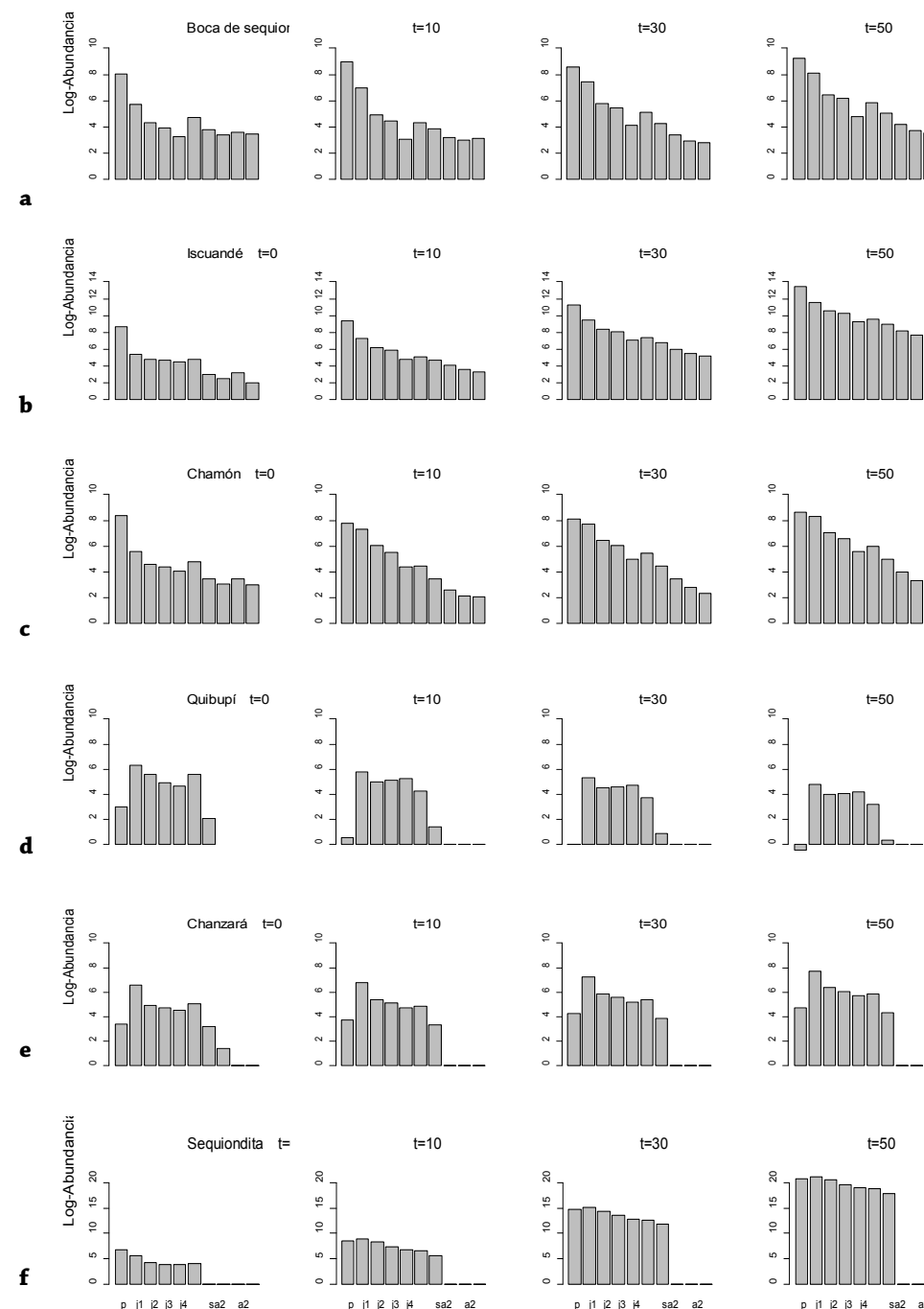


Figura 6. Cambios en la estructura poblacional de *Euterpe oleracea* en un gradiente de cosecha para un periodo de 50 años. (a) y (b) Corresponden a poblaciones no cosechadas por más de 10 años, (c) a una población con cosecha media, (d) y (e) a poblaciones con cosecha alta-antes y durante el estudio (f) a una población que tuvo una cosecha alta, pero previa al estudio.

TERCERA PARTE



M. I. Vallejo

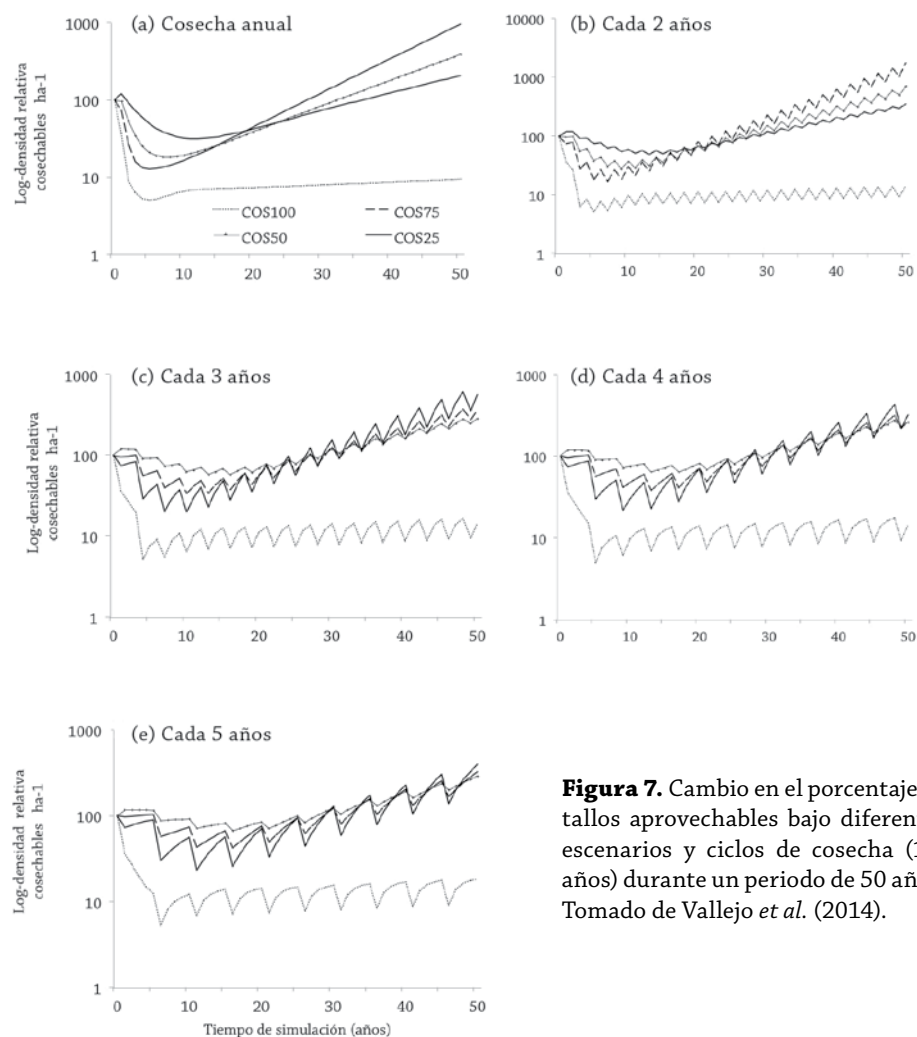


Figura 7. Cambio en el porcentaje de tallos aprovechables bajo diferentes escenarios y ciclos de cosecha (1-5 años) durante un periodo de 50 años. Tomado de Vallejo *et al.* (2014).

de 50 años. Los únicos escenarios que mostraron una recuperación en el número de tallos aprovechables por hectárea después de la cosecha inicial, fueron los que contemplaron eventos de corta sin deshije o los que incluyeron un deshije del 10%, pero con ciclos de corta de por lo menos dos años.

En consecuencia, se propone como mejor escenario de cosecha el que se incluye el corte del 50% de los tallos aprovechables, ya que ofrece varias ventajas, como las que se presentan a continuación. 1) Es un punto intermedio entre una cosecha del 75 y del 25% lo que permite aprovechar hasta la mitad de los tallos disponibles

para palmito, sin que se presente una caída abrupta del recurso durante los primeros años de cosecha. 2) Permite que se realicen cortes anuales, evitando la aplicación de vedas prolongadas como las que se realizan en la actualidad, debido al alto grado de deterioro en que se encuentran algunos de los palmares aprovechados de forma intensiva. 3) Permite mantener una oferta mínima de frutos para ser aprovechados por los pobladores, ya sea para el consumo familiar o para venderlo en los mercados locales, lo cual representa una mayor ganancia porque es una actividad mucho más rentable que el corte del palmito; el único inconveniente es que solo existen dos temporadas de producción de frutos al año (Vallejo *et al.* 2011). Los escenarios con menor intensidad de cosecha y con ciclos más largos (2-5 años), no son los más productivos para el aprovechamiento del palmito, pero si los más adecuados para la conservación de las poblaciones, ya que permiten mantener en cierta medida una estructura similar a la de las poblaciones antes de ser cosechadas. Además, la recuperación de los palmares que han sido cosechados intensivamente, requiere de periodos de descanso mínimo de siete años, ya que según nuestros datos, es el tiempo que tardaría un tallo de menos de 1 m en alcanzar un tamaño mínimo de 6 m de altura, que es cuando los tallos de poblaciones sometidas al estrés permanente de la cosecha, empiezan a ser reproductivos.

Las prácticas de deshije, que inicialmente se pensaba que podían favorecer la producción de nuevos rebrotes y estimular el crecimiento de los *ramets* más pequeños, no resultaron adecuadas para el manejo del palmito. Por el contrario, el deshije disminuye la probabilidad que los tallos cortados sean reemplazados por las clases

más pequeñas, lo que conduce a un agotamiento progresivo del recurso. Esta práctica, que ha sido empleada en cultivos de naidí en Brasil, está más orientada hacia el incremento en la producción de frutos y al desarrollo reproductivo a más temprana edad, ya que la eliminación de los rebrotes evita la movilización de los nutrientes asimilados hacia la formación del sistema de raíces de las macollas y los direcciona hacia procesos reproductivos (Oliveira *et al.* 2002, Lopes *et al.* 2005, Oliveira *et al.* 2007).

Existen adicionalmente varias recomendaciones de manejo que son fundamentales para que la producción de palmito de *E. oleracea* sea una práctica sostenible a largo plazo. Algunas de ellas están relacionadas con un manejo controlado de los palmares durante y después los eventos de cosecha, de tal forma que se puedan regular no solo los ciclos de corta, sino la marcación de los tallos que podrían ser cosechados en el próximo ciclo. Algo similar al proceso que realizan en las plantaciones de bambú en las que existen cosechas programadas y definido cuántos y cuáles tallos de bambú pueden ser aprovechados en cada ciclo, para que el rendimiento y la productividad de las macollas sean las óptimas (Kigomo 2007).

Otra recomendación que podría favorecer el desarrollo de los naidizales es el manejo de los desechos de la corta para producir abono orgánico, lo cual se traduce en trozar los troncos y hojas de los tallos cortados y ponerlos alrededor de las macollas para que se descompongan y para que los nutrientes se integren más rápido al suelo.

También existen aspectos de tipo económico, social y cultural que deben ser

TERCERA PARTE



M. I. Vallejo

fortalecidos en un trabajo conjunto con las autoridades ambientales, los consejos comunitarios, los empresarios y los corteros, con el fin de mejorar no solo los planes de manejo que se diseñen hacia el futuro, sino también las condiciones laborales de los corteros. Por ejemplo, en materia económica actualmente el mercado de exportación de palmito está siendo dominado por *Bactris gasipaes*, una especie de palma ampliamente cultivada en Costa Rica y Ecuador (Arroyo y Mora 2002, Montufar y Rosas 2013). Esto en cierta forma ha favorecido la reducción de la presión sobre poblaciones silvestres de especies vulnerables como *Euterpe precatoria*, altamente explotada y diezmada en Bolivia (Zuidema 2000), y al mismo tiempo ha desviado la mirada hacia otras alternativas de mercado, como la obtención de pulpa, aceites y otros compuestos a partir de los frutos de asaí, que es como se conoce internacionalmente este recurso. En el caso de *E. oleracea*, Colombia solamente participa en un 0,92% de las exportaciones de palmito a nivel mundial, siendo Francia el principal comprador de este producto (Vallejo *et al.* 2016). Recientemente, los empresarios del palmito en el Pacífico colombiano han establecido una despulpadora en Tumaco (Nariño) y están experimentando con la producción de pulpa de asaí que ya exportan hacia Brasil y que también han empezado a comercializar en diversas presentaciones (pulpa o liofilizado) en el mercado nacional (Jorge Yoria, com. pers. 2015). De resultar exitoso este ejercicio, se esperaría que las condiciones de los campesinos mejoren en cuanto a los ingresos recibidos por la cosecha de los frutos, ya que actualmente en la región un agricultor puede vender 1 kg de frutos de naidí (asaí) en COP 1.000, lo equivalente a la venta de cinco palmitos. Ahora bien, si un racimo produce un promedio de 6 kg

de fruta y un tallo de palma produce un promedio de cuatro racimos cada año, un agricultor puede cosechar alrededor de 24 kg de fruta por tallo por año y puede ganar de COP 24.000, es decir, 120 veces más que por la venta una sola vez de un solo corazón de palma (Vallejo 2013, Vallejo *et al.* 2011).

En materia social y cultural, la dependencia económica que existe actualmente entre la única empresa enlatadora de la región y los corteros ha suscitado inconformidad entre los habitantes locales, quienes consideran injusto el pago que actualmente reciben por cada cogollo (COP 180-200). No obstante, muchos de ellos se ven obligados a dedicar parte de su tiempo a esta actividad debido a las pocas oportunidades laborales que existen en la región. Por su parte, los empresarios, que son conscientes de esta situación, se sienten impotentes al no poder mejorar el precio del palmito y las condiciones de trabajo de los corteros debido las condiciones fluctuantes de este producto en el mercado internacional. Esto, sumado a la cultura local que lleva a los campesinos a obrar con la mentalidad de que 'el tallo que yo no corte lo va a cortar otra persona mañana', hace impracticable cualquier programa de conservación y manejo sostenible de los naidizales. Es por estas razones que iniciativas como los sellos verdes (*Green seals*) o los certificaciones de comercio justo (*Fair trade*), que hoy en día se promueven como una alternativa para cerrar la brecha entre los productores y los consumidores de los productos forestales no maderables (PFNM) (Molnar *et al.* 2003, Nelson *et al.* 2002, Shanley *et al.* 2002), no resultan fáciles de aplicar en sistemas extractivos como el del palmito de *E. oleracea* en el Pacífico colombiano.

Más allá de cualquier sello verde o certificación de comercio justo, social y ambientalmente responsable, deben existir políticas de respaldo que obliguen a todos los actores involucrados a declarar la procedencia de sus productos (p. e. mediante la implementación explícita de una codificación del lote de procedencia). En el caso del palmito, cada lata o frasco debería indicar claramente si el producto proviene de plantas silvestres o cultivadas, de cuáles especies, dónde, cuándo y por quién fue producido (Vallejo *et al.* 2016). Todo esto debe ir acompañado de un plan de manejo que garantice el aprovechamiento sostenible del palmito, para lo cual es necesario implementar un sistema organizado de cosecha, que incluya la delimitación de áreas de explotación, la definición de ciclos de aprovechamiento de cada área y la organización de los corteros a través de los consejos comunitarios, entre otros. De esta manera, los consejos comunitarios tendrían un mejor control del recurso y velarían para que se respeten los turnos e intensidades de cosecha asignados a cada cortero y a cada sitio.

Bibliografía

- Alonso, J. 2012. El fruto de asaí (*Euterpe oleracea*) como antioxidante. *Fitoterapia* 12 (2): 149-157.
- Arango, D. A., A. J. Duque y E. Muñoz. 2010. Dinámica poblacional de la palma *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical* 58 (1): 465-481.
- Arroyo, C. y J. Mora. 2002. Producción comparativa de palmito entre cuatro variedades de pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth). *Agronomía Mesoamericana* 13(2): 135-140.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, M.A. 722 pp.
- Corporación Nariño-Corporación Autónoma Regional de Nariño. 1989. El naidisal del

- departamento de Nariño. Taller sobre bosques de guandal, Corporación Autónoma Regional de Nariño. Tumaco- Nariño. 5 pp.
- González, H. y D. Arango. 2002. Efectos del clima y la densidad sobre la dinámica poblacional de *Euterpe oleracea* Mart. (Arecaceae) en un bosque neotropical. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 17: 5-22.
- Henderson, A. y G. Galeano. 1996. *Euterpe, Prestoea and Neonicholsonia* (Palmae). *Flora Neotropica* 72: 1-89.
- Kigomo, B. 2007. Guidelines for Growing Bamboo. Revised and updated version of the Guidelines for Establishment and Managing Plantations of Bamboo in Kenya (1995). KEFRI, Kenya. 41 pp.
- Lopes, S. E., A. Claret y R. F. Berni. 2005. O cultivo do Açaizeiro. Comunicado Técnico. Manus, AM, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Embrapa Amazônia Ocidental. 4 pp.
- Moegenburg, S. M. 2002. Spatial and temporal variation in hydrochory in Amazonian floodplain forest. *Biotropica* 34 (4): 606-612.
- Moegenburg, S. M. y D. J. Levey. 2003. Do frugivores respond to fruit harvest? An experimental study of short-term responses. *Ecology* 84 (10): 2600-2612.
- Molnar, A., R. Butterfield, F. Chapela, P. Fuge, A. G. de Freitas, J. Hayward, J-W. Jansens, M. Jenkins, S. Madrid, A. Martin, T. R. de Azevedo, M. Ridder, P. Smith, C. Soza y A. White. 2003. Forest Certification and Communities: looking forward to the next decade. *Forest Trends*, Washington DC. 58 pp.
- Montufar, R. y J. Rosas. 2013. Chontaduro/Chontilla. *Bactris gasipaes*. Pp. 77-89. En: Valencia, R., R. Montufar, H. Navarrete y H. Balslev (Eds.), *Palmas ecuatorianas: Biología y uso sostenible*. Escuela de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador.
- Nelson, V., A. Tallontire y C. Collinson. 2002. Assessing the benefits of ethical trade schemes for forest dependent people: comparative experience from Peru and Ecuador. *International Forestry Review* 4: 99-109.

TERCERA PARTE

- Oliveira, M. S. P., J. E. Urano, W. M. Oliveira y C. H. Müller. 2002. Cultivo do açaizeiro para produção de frutos. *Circular Técnica* 26: 1-18.
- Oliveira, M. S. P., J. T. Farias y R. Silva. 2007. Açaí: técnicas de cultivo e processamento. Fortaleza, Instituto de Desenvolvimento da Fruticultura e Agroindústria-Frutal. 104 pp.
- Rojano, B. A., I. C. Zapata V., A. F. Alzate A., A. J. Mosquera M., F. B. Cortés C., L. Gamboa C. 2012. Polifenoles y actividad antioxidante del fruto liofilizado de palma naidi (açai colombiano) (*Euterpe oleracea* Mart). *Revista Facultad Nacional de Agronomía* 64 (2): 6213-6220.
- Shanley, P., A. R. Pierce, S. A. Laird, A. R. Pierce y A. Guillen (Eds.). 2002. *Tapping the Green Market*. London: Earthscan. 456 pp.
- Vallejo, M. I. 2013. Naidí (*Euterpe oleracea*). Pp. 144-153. En: Bernal, R. y G. Galeano (Eds.), *Cosechar sin destruir - Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas*. Facultad de Ciencias-Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, DC.
- Vallejo, M. I., N. Valderrama, R. Bernal, G. Galeano, G. Arteaga y C. Leal. 2011. Producción de palmito de *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en la Costa Pacífica colombiana: Estado actual y perspectivas. *Colombia Forestal* 14 (2): 191-212.
- Vallejo, M. I., G. Galeano, R. Bernal y P. Zuidema. 2014. The fate of populations of *Euterpe oleracea* harvested for palm heart in Colombia. *Forests Ecology and Management* 318: 274-284.
- Vallejo, M. I., G. Galeano, N. Valderrama y R. Bernal. 2016. Consumers, market, and the socio-ecological background of *Euterpe oleracea* palm heart production in Colombia. *Botanical Journal of the Linnean Society*. doi:10.1111/boj.12451
- von Prael, H., J. Cantera y R. Contreras. 1990. *Manglares y hombres del Pacífico colombiano*. Bogotá Fondo FEN. 193 pp.
- Yamaguchi, K., L. F. Pereira R., C. V. Larmarao, E. S. Lima y V. F. da Veiga-Junior. 2015. Amazon acai: Chemistry and biological activities: A review. *Food Chemistry* 179:137-151.
- Zuidema, P. A. 2000. *Demography of Exploited Tree Species in the Bolivian Amazon*. PhD thesis Utrecht University, PRO-MAB Series 2, Riberalta, Bolivia. 238 pp.



Poblado en el Pacífico colombiano. Foto: M. I. Vallejo.



22. ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN FLORÍSTICA, ECOLOGÍA, DISTRIBUCIÓN Y ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LOS PALMARES DE *Copernicia alba* EN EL PARAGUAY

Danilo Salas Dueñas, Fátima Mereles y Laura Rodríguez



Resumen

Los palmares de *Copernicia alba* se desarrollan sobre las sabanas hidromórficas del Chaco húmedo, constituyendo su estructura de solo dos estratos de vegetación. El más elevado está constituido únicamente por *C. alba*, la que puede llegar entre 350-400 estípites por hectárea en los sitios de mayor densidad poblacional y el segundo estrato es el herbáceo, muy rico y diverso en especies de naturaleza acuático-palustres por ser un ambiente mixto anegable e inundable, pero que soporta sequías periódicas. Las familias de herbáceas más representativas son: Poaceae, Asteraceae, Leguminosae, Alismataceae, Pontederiaceae, Cannaceae, Marantaceae, Solanaceae y Verbenaceae, entre otras. En Paraguay estas sabanas se extienden prácticamente en todo el Chaco húmedo hasta el paralelo 23°S aproximadamente, quedando algunos restos en otras partes de dicho territorio y la región Oriental del país. Aunque el cambio de uso del suelo vaya avanzando sobre las sabanas, el estado de conservación aún es muy bueno por las grandes superficies que aún persisten, siendo *C. alba* una especie muy resiliente. En este trabajo se presenta

el comportamiento de la especie en Paraguay, su distribución, fenología, ecología y estructura.

Palabras clave. Chaco húmedo. Fenología. Flora. Historia natural.

Introducción

El género *Copernicia* es un género con aproximadamente 25 especies, teniendo su centro de distribución en las Antillas (Uhl y Dransfield 1987), extendiéndose a Sudamérica solo con dos especies: *C. cerifera* y *C. alba*, llegando la primera a desarrollarse en el noreste del Brasil y la segunda llegando hasta el río Bermejo, en el Chaco argentino.

Copernicia alba es una palmera ya muy estudiada desde diferentes puntos de vista y desde el siglo XIX en adelante se dieron los primeros estudios taxonómicos (Morong y Britton 1893, Dalgreen y Glassman 1961), más adelante, a partir de la década de los 80 se dieron en Paraguay y en general para la región, los etnobotánicos (Arenas 1982, Negrelle y Degen 2012). Paralelamente se realizaron estudios ecológicos y de distribución en

TERCERA PARTE: PARAGUAY



Copernicia alba es una especie muy desarrollada en la región, especialmente en Argentina y Paraguay, en donde aún se encuentran extensas poblaciones monoespecíficas muy densas. En Paraguay está presente en ambas regiones naturales: Oriental y Occidental o Chaco (Figuras 1 y 2), siendo la porción del Chaco denominada como “húmedo” en donde conforma grandes extensiones de sabanas hidromórficas, tanto en formaciones puras y como parte del denominado “mosaico de vegetación “bosques-palmares-humedales”

(Spichiger *et al.* 1991, Mereles 2005). Según Hueck (1978), el área de distribución de dichas sabanas se inicia en Argentina, aproximadamente desde el río Bermejo (Provincias Formosa y Chaco), formando masas densas desde la ciudad de Reconquista (Parodi 1934) hacia el norte, llegando al Paraguay y este de Bolivia (bañados de Otuquis y El Carmen). Según Grassía y Benito (2016), en la Argentina habita en los valles de inundación de tres grandes ríos (Paraná, Paraguay y Bermejo), una gran planicie que va de los 50 a los 100 m s.n.m. en zonas mayormente de sabanas y pastizales. En Bolivia llega al pie de los Andes, Yacuiba y Villamontes, cercanos al río Pilcomayo (Fiebrig y Rojas 1933) y

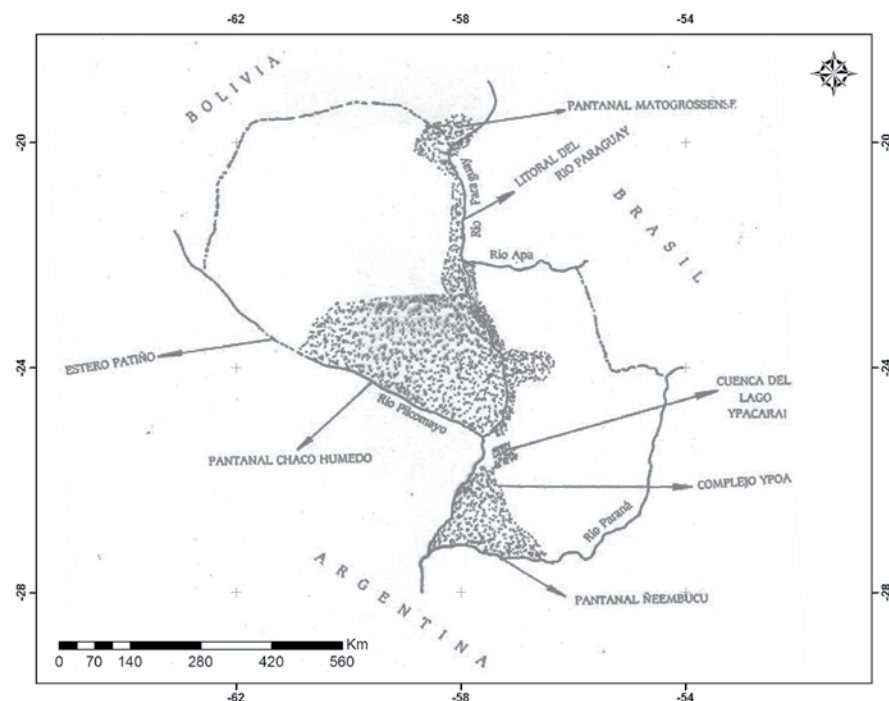


Figura 1. Zonas húmedas de Paraguay y distribución de *Copernicia alba* (área punteada).

a considerables distancias del río Paraguay, muy al interior del Chaco, también está en el departamento de Santa Cruz (Negrelle y Degen Naumann 2012). Hahn (1990) menciona que la especie también crece en el Uruguay; Silva *et al.* (2000) la señalan para el Brasil en los estados de

Mato Grosso (región del Pantanal) y Mato Grosso do Sul, y Degen de Arrúa y Negrelle (2014) mencionan que *C. alba* ocupa en este país una superficie diez veces más que *C. cerifera* (la palmera productora de la cera de carnauba). Finalmente Dahlgren y Glassman (1961) mencionan que es la

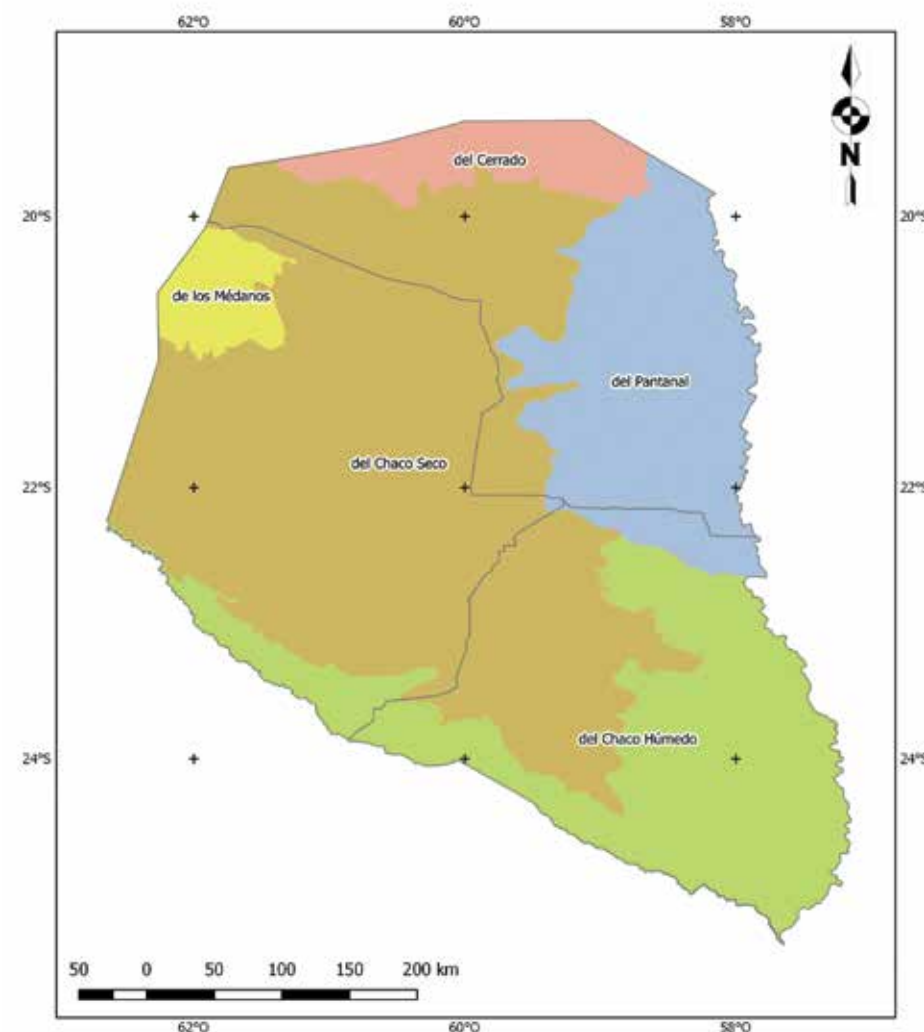


Figura 2. Ecorregiones del Chaco paraguayo.

TERCERA PARTE

especie de palmera más abundante por su área de distribución en la región sudamericana.

En Paraguay si bien es en la parte sur del territorio chaqueño en donde la especie adquiere un gran desarrollo, también aparece más al norte manchones de diversas extensiones de palmares de *C. alba*, tanto hacia el noreste como noroeste del Chaco (Figuras 3-7). Según Ramella y Spichiger (1989), estas pequeñas extensiones serían relictos de masas más importantes que hubieran ocupado una mayor superficie de las que hoy ocupan en prácticamente todo el departamento Presidente Hayes, que hace parte de la ecorregión conocida como Chaco Húmedo (Figura 2).

Breve descripción de los aspectos botánicos de la especie

Estípote de unos 5-20 m de altura, rectos y cilíndricos, sin espinas, cubiertos por cicatrices foliares anulares, menos evidentes a medida que el individuo va madurando, de color blanquecino, rojizo o negro según el estado de maduración y formación del leño. Hojas agrupadas en un penacho grande, de 1,20 m de largo, palmatisectas y dispuestas en forma circular, coriáceas, lóbulos 15-50 con ápice bifido; peciolo largos con espinas recurvadas a lo largo y más intensamente hacia la base. Flores agrupadas en inflorescencias constituyendo grandes panículas hasta 2 m de largo, excediendo la longitud de las hojas; flores pequeñas, trímeras, hermafroditas,



Figura 3. Ambientes en donde se desarrolla el Karanda'y (*Copernicia alba*). Foto: F. Mereles.



Figura 4. *Copernicia alba* sobre un embalsado desprendido Alto Paraguay. Foto: F. Mereles.



Figura 5. Palmar en el Alto Paraguay. Foto: F. Mereles.

G. Colominas

TERCERA PARTE



G. Colominas

**Figura 6.** Palmares de *Copernicia alba* en el Chaco central. Foto: F. Mereles.**Figura 7.** Palmares de *Copernicia alba*. Foto: F. Mereles.

de color amarillo-cremoso, muy numerosas. Fruto, baya sub globosa de 2 cm de diámetro, pulposa, de color verde cuando inmaduros y negro brillante a la madurez.

Nombres vernaculares en Paraguay y razón de los mismos

El nombre más conocido de la especie es “carandá’y” o “karandá’y”, según las grafías utilizadas en el idioma guaraní y que significa: “palmera del agua”. La especie presenta un estípite muy variado, con diversos aspectos a medida que se va desarrollando, razón por la que ha recibido otros nombres vernaculares tales como “palma blanca”, dada a aquellas cuyos estípites son gruesos y sin color, con las cicatrices de las hojas aún poco evidentes; “palma colorada”, de estípites gruesos y con las cicatrices muy conspicuas de color rojizo y la “palma negra”, ya prácticamente con los estípites muy crecidos, altos, muy delgados y con abundante leño, sin las cicatrices evidentes de las hojas y de color muy negro. Esto ha dado pie a que diversos autores lo hayan considerado incluso como especies diferentes, entre ellos Morong y Britton (1893). Según Dahlgren y Glassman (1961), se trata de una sola especie, *C. alba*, con formas diferentes según sus estadios de desarrollo y es la única especie del género que llega más al sur del continente.

El objetivo del trabajo es presentar el comportamiento fenológico, ecológico, la distribución y estructura de *Copernicia alba*, siendo esta una la única especie de Arecaceae del país que habita en los humedales.

Materiales y métodos

El trabajo se realizó utilizando la bibliografía ya existente acerca del comportamiento de *C. alba* en Paraguay. Los estudios fenológicos se realizaron de

forma cualitativa, con base a las observaciones de varios años de trabajo.

Los estudios ecológicos fueron realizados en base a las observaciones y descripciones *in situ* y los análisis de suelos fueron tomados del Proyecto Sistema Ambiental del Chaco (1992-1996). Los estudios de la estructura se realizaron mediante el método de Lamprecht (1990), tomando mediciones de estípites de Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) = $0 < d \leq 10$ cm dentro de una superficie de 1 hectárea, subdivididas en 25 sub-parcelas, en la Estancia Santa María del Doce, retiro San Juan, 24°56’S, 57°40’O, propiedad de la Fundación La Piedad, Departamento de Presidente Hayes en la ecorregión Chaco húmedo del Paraguay.

Para la medición de la regeneración se contaron los individuos con una altura menor a 2 m.

Las colecciones de herbario efectuadas se encuentran depositadas en CTES, FCQ y G.

Para la verificación de los sinónimos y nombres botánicos de las especies se utilizaron las bases de datos *on line* TROPICOS (2011) y Zuloaga *et al.* (2008).

Resultados

Historia natural de *Copernicia alba* en Paraguay

Distribución (Figura 1). *Copernicia alba* se la encuentra en dos regiones de Paraguay.

- Región Occidental o Chaco. Departamentos Presidente Hayes y Alto Paraguay, donde se desarrollan las grandes superficies de sabanas hidromórficas con un número de individuos muy

TERCERA PARTE



G. Colominas

elevado, formaciones muy cerradas y densas y en parte alternando dentro del mosaico bosques-sabanas palmares.
Departamento Boquerón: en relictos en forma de pequeños manchones, un ejemplo de ello es el relicto de Palmar de las Islas (19°30’S, 60°35’W), ya en

la frontera con Bolivia (HITO VI), a orillas de la Laguna Palmar, así como el sitio conocido como “palmar quemado”, entre otros.
b) Región Oriental. Departamentos Cordillera y Central: sub-cuenca del lago Ypacaraí. Departamentos

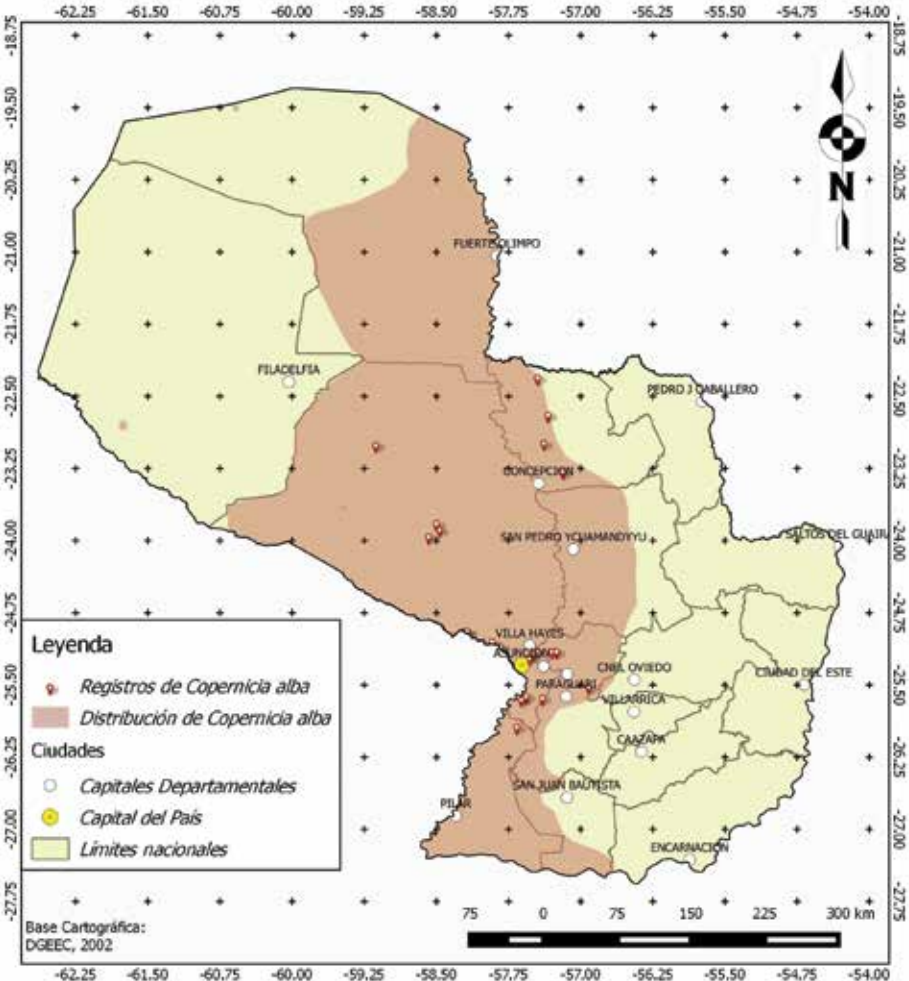


Figura 8. Distribución de *Copernicia alba* en el Paraguay.

Paraguari y Central: sub-cuenca del lago Ypoá. Departamento Caaguazú: relictos en forma de pequeños manchones. Departamento Concepción, San Pedro, Central y Ñeembucú: como parte del litoral del río Paraguay, margen izquierda. Individuos aislados, sin seguridad de que sea la especie, en otros departamentos como Amambay, Itapúa, etc., en la región Oriental (Figura 8).

Fenología

El periodo de floración se inicia con el desarrollo de la inflorescencia que emerge de un eje central y este proceso se inicia desde finales de septiembre, raramente a fines de agosto, lo que es considerada una floración muy temprana, se extiende todo octubre y llega hasta diciembre, siendo su

floración plena a fines de octubre, llegando a noviembre-diciembre con unos pocos individuos (Mereles y Degen 1993). Según las observaciones, solamente el 1,8% de los individuos inicia su periodo de floración de forma muy temprana.

Durante octubre, 21% de los individuos se encuentra al inicio de su floración y a fines de dicho mes y noviembre, el 38% de los mismos se encuentra en floración plena y solamente un 0,7% al término de su floración.

Los frutos, drupas globosas pequeñas, pueden aparecer en octubre y se superpone en muchos de los casos a la floración, perdurando hasta marzo y abril, meses en los cuales la fructificación es plena. Este estado puede llegar en algunos casos

Tabla 1. Fenología de *Copernicia alba*.

Mes	Floración	Fructificación
Abril		Fructificación plena.
Junio		Perduran los frutos, inicio de la maduración y frutos en el suelo.
Agosto	Raro inicio de floración.	Drupas maduras en su mayoría.
Septiembre	96% individuos en flor.	Primeros frutos (muy raro).
	1,8% floración plena.	
	2,3% individuos sin flores.	
Octubre	21% individuos en inicio de floración.	Primeros frutos (muy raro).
	79% individuos en plena floración.	
	0,7% individuos al final de su floración.	
Noviembre	Decaimiento de la floración plena.	
	Flores llegando a diciembre de una minoría de individuos.	
Marzo		Inicio y aumento de los frutos.

TERCERA PARTE



G. Colominas

hasta junio-julio en donde el 96% de los individuos se encuentra en plena fructificación. Ya en agosto, la mayor parte de los individuos estudiados se encuentra al final de la fructificación, apareciendo la mayor parte de ellos con el raquis de la infrutescencia desnuda y los frutos ya en el suelo (Tabla 1).

Ecología

Copernicia alba se desarrolla sobre suelos horizontales o con muy escasa pendiente, muy estructurados y ricos en arcillas, muy duros en seco y pegajosos cuando húmedos, con poca disponibilidad de agua, impermeables, inundables y anegables del tipo vertisoles o gleysoles según la arcilla (Proyecto Sistema Ambiental del Chaco 1992-1996). La especie soporta asfixiamiento por agua en forma periódica debido a inundaciones o anegamientos, al menos entre 4-6 meses por año. Sin embargo, Markley (1955) menciona que la especie queda excluida en donde la inundación es más o menos continua, lo cual puede ser posible en años de frecuentes subas de los cursos de agua aledaños, como consecuencia de las lluvias abundantes y de los desbordes frecuentes de los cursos de agua. Muy raramente *C. alba* aparece sobre suelos arenosos más arriba, pero siempre con arcillas a menos de 30-40 cm de profundidad, ocasión en la que se muestra en forma aislada, compartiendo con otras leñosas como *Tabebuia aurea*, *Astronium fraxinifolium* y *Jacaranda mimosifolia* (Mereles y Degen 1997). Con estas condiciones de suelos, los estípites de *C. alba* se disponen en forma más aislada que cuando la misma ocupa suelos con la arcilla en superficie.

Las sabanas hidromórficas

La especie ocupa grandes superficies en el Chaco húmedo paraguayo por debajo

del paralelo 23° y conforman poblaciones de una densidad muy elevada, por lo que dichas formaciones son denominadas como “clímax edáfico (Spichiger *et al.* 1991, Mereles 1998) y son denominadas “sabanas hidromórficas”. Estas grandes superficies cubiertas por *C. alba* acogen en el estrato inferior a un rico estrato de especies de herbáceas y sufrutices muy rico en diversidad vegetal de naturaleza acuático-palustres (Mereles 1999) (Anexo 1).

Pequeñas asociaciones edáficas quedan como relictos en las áreas hoy más semi-áridas, conformando los denominados bosques anegables (Mereles 2005).

Copernicia alba es una especie heliófila que prefiere ambientes abiertos y muy iluminados, constituyendo rodales puros, excepto en caso de modificación de los suelos. Hueck (1978) menciona la presencia de ciertas especies leñosas arbustivas dentro de los rodales de *C. alba*. En efecto, cuando los palmares se modifican, inmediatamente ingresan al sistema algunas especies leñosas colonizadoras típicas de los suelos sobre los que se desarrolla la especie, tales como *Acacia caven*, *Prosopis ruscifolia*, *P. vinalillo*, *Mimosa pellita*, *Geoffroea spinosa*, entre otras (Mereles y Degen 1997). En condiciones prístinas, eso no sucede.

Moraes (1996) menciona también que a *C. alba* se la encuentra en el interior de los islotes boscosos, preferentemente en aquellos de *Schinopsis balansae*. Así, grandes superficies de las sabanas hidromórficas se intercalan con los bosques de *S. balansae*, conformando el mosaico bosques-sabanas palmares. En esos casos donde individuos aislados de *C. alba* o manchones de ellos, penetran al interior del bosque en aquellos sitios en donde las formaciones boscosas

Tabla 2. Estructura del palmar de *Copernicia alba* con DAP = 10 o > a 10 cm y una altura superior a 2 m. Superficie = 1 hectárea.

DAP (cm)	No. de individuos	Altura (m)	No. de individuos
>10 = 15	123	>2 = 5	119
>15 = 20	263	>5 = 10	270
>20=25	35	>10=15	323
>20	8,3	>2	28,2
>15=20	62,4	>5=10	64,1
>15=10	29,2	>10=15	6,9

presentan claros y los suelos se mantienen bastante húmedos.

Estructura

Los análisis de la estructura basados en Mereles (2000), se muestran en la Tabla 2. La regeneración al interior de la parcela fue: total individuos con DAP < a 10 cm y altura < a 2 m = 77, para un total de 498 individuos.

Discusión y conclusiones

Los estudios estructurales de los palmares evidencian una alta densidad en el número de estípites por hectárea en aquellos sitios en donde las condiciones tanto edáficas como hídricas les son favorables. De acuerdo con Moraes (1991), aquellos suelos con largos periodos de inundación son los más propicios, correspondiendo acertadamente la denominación de los palmares como de “bosques densos”, en alusión a la abundancia muy alta de individuos. Muy probablemente, otro factor importante es la luz, pues las observaciones conducen a la conclusión que *C. alba* es una especie muy heliófila, cuyas semillas germinan dentro de las formaciones boscosas como las de *Schinopsis balansae*,

únicamente en aquellos sitios abiertos y soleados.

Respecto de la estructura, evidentemente los individuos entre 5-10 m de altura y con diámetros entre 15-20 cm son los más abundantes, con más del 60% de ellos con dichas medidas, siendo muy inferior el número de individuos cuyos DAP y alturas se encuentran sobre las ya mencionadas. Michalowsky (1958) señala que las alturas dominantes en el Paraguay están entre 8 y 15 m, lo cual coincide con los resultados obtenidos.

Analizando la distribución de los individuos respecto a sus alturas, se observan diferencias. Por ejemplo, hacia el norte del Chaco y sobre los suelos gleycos y vérticos se presentan las mayores alturas (entre 20-30 m), con los estípites ya muy lisos, sin la presencia de cicatrices foliares y las cortezas de color negro, en tanto que cuando los suelos contienen menos material arcilloso, las alturas son menores y el aspecto del estípite es diferente. Esto se observa en los palmares al interior del litoral del río Paraguay en los departamentos de Concepción, San Pedro y

TERCERA PARTE



G. Colominas

Ñeembucú, así como en aquellos relictos en el norte del Chaco. En el caso de los estípites muy elevados, estos se ubican en sitios más restringidos, por lo que se deben considerar también otros factores como el uso de la especie y la accesibilidad.

En relación a de la dispersión de las semillas, no se conocen estudios cuantitativos. Sin embargo, se ha observado que un factor muy importante en el Chaco húmedo de Paraguay es el ganado. Las semillas sufren procesos de ablandamiento al interior del tracto digestivo (dispersión endozoo-fila), hecho ya mencionado por Tortorelli (1967), considerando que el agua es un factor determinante que acondiciona los suelos y facilita la germinación de los granos.

La modificación de los suelos en donde habita *C. alba* se produce como consecuencia del uso ganadero para reemplazarlo por pasturas. Es en esos casos en donde las leñosas que ingresan como colonizadoras en los palmares de *C. alba* son muy características y en donde se evidencia una clara predilección por los tipos de suelos en ambas regiones naturales del país (Mereles y Degen 1997). Otros autores mencionan lo mismo en otras partes de la región (p. e. Morello 1971, Morello y Adamoli 1974, Hueck 1978).

En cuanto a la conservación de la especie en el Paraguay, puede decirse que el uso ha aumentado en forma considerable, especialmente para las construcciones y la alimentación y su estípite y cogollo para dichos efectos, han entrado dentro de un proceso de industrialización, no así sus hojas, las que continúan siendo utilizadas en forma artesanal.

Finalmente al aumento de los usos y a pesar de que aún las grandes poblaciones se encuentran todavía en pie, no hay estudios tendientes a conocer la manera de cómo hacer que la especie se mantenga sosteniblemente en el tiempo, aunque la misma parece ser bastante resiliente si se considera su reproducción en los suelos ya modificados.

Bibliografía

- Arenas, P. 1982. Etnobotánica Lengua-Maskoy. Organización para la Educación, la Ciencia y la Cultura, Buenos Aires, Argentina. 358 pp.
- Balslev, H. y M. Moraes R. 1989. Sinopsis de las palmeras de Bolivia. *AAU Reports* 20: 1-107.
- Dahlgren, B. y F. Glassman. 1961. A revisión of the genus *Copernicia*. *Gentes Herbarum* 9 (1): 1-40.
- Degen de Arrúa, R. y R. B. Negrelle. 2014. Estructura poblacional, regeneración y producción potencial de cera de *Copernicia alba* Morong ex Morong & Britton en tres sitios de la región del Chaco, Paraguay. *Iheringia* 69 (2): 277-284.
- Fiebrig, C. y T. Rojas. 1933. Ensayo fitogeográfico del Chaco boreal. *Revista del Jardín Botánico y Museo de Historia Natural del Paraguay* 3: 3-87.
- Grassia, J. A. y G. N. Benito. Palmares de *Copernicia alba* Morong en la cuenca inundable del Chaco argentino. Pp. ¿?. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Hahn, W. 1990. A synopsis of the Palmae of Paraguay. Thesis. Cornell University, U.S.A. 226 pp.
- Hueck, K. 1978. Los bosques de Sudamérica: ecología, composición e importancia económica. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica Internacional (GTZ). Echborn. 294 pp.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas: posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica Internacional (GTZ). Echborn. 335 pp.
- Markley, K. S. 1955. Caranday. A source of palm wax. *Principes* 9: 39-52.
- Mereles, F. y R. Degen. 1993. Aspectos fenológicos de árboles y arbustos del Chaco boreal, Paraguay. I. *Rojasiana* 1 (2): 49-78.
- Mereles, F. 1998. Etude de la flore et de la végétation de la mosaïque forêt-savanne-palmerai dans le Chaco boréal, Paraguay. These N° 2999. Faculté des Sciences, Université de Geneve, Suisse.
- Mereles, F. 1999. Aspectos fenológicos de la vegetación herbácea de los palmares de *Copernicia alba* en el Chaco boreal, Paraguay. *Rojasiana* 5 (1): 67-99.
- Mereles, F. 2000. Estudios cuantitativos en las sabanas de "karandáy", *Copernicia alba* Morong, en el Chaco boreal y la sub-cuenca del lago Ypacaraí, Paraguay. *Rojasiana* 5 (2): 279-290.
- Mereles, F. 2005. Una aproximación al conocimiento de las formaciones vegetales del Chaco boreal, Paraguay. *Rojasiana* 6 (2): 5-48.
- Mereles, F. y R. Degen. 1997. Leñosas colonizadoras e indicadoras de sitios modificados en el Chaco boreal, Paraguay. *Rojasiana* 4 (1): 25-83.
- Michalowsky, M. 1958. Ecology of the Paraguayan palms. *Principes* 2:52-58.
- Moraes R., M. 1989. Ecología y formas de vida de las palmas bolivianas. *Ecología en Bolivia* 13: 33-45.
- Moraes R., M. 1991. Contribución al estudio del ciclo biológico de la palma *Copernicia alba* en un área ganadera (Espíritu, Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 18: 1-20.
- Moraes R., M. 1996. Diversity and distribution of palms in Bolivia. *Principes* 40: 75-85.
- Morello, J. 1971. Ecología en el Chaco. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botanica* 11: 161-174.
- Morello, J. y J. Adamoli. 1974. La vegetación de la República Argentina: las grandes unidades de vegetación y ambientes del Chaco argentino II: vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Ser. *Fitogeografía* 13: 40-45.
- Morong, Th. y N. L. Britton. 1893. An enumeration of the plants collected by Dr. Thomas Morong in Paraguay, 1888-1890. *Annals of the New York Academy of Sciences* 35 (7): 280.
- Negrelle, R. R. B. y R. L. Degen Naumann. 2012. *Copernicia alba* Morong ex Morong & Britton: Aspectos botánicos, ecológicos, etnobotánicos y agronómicos. *Visao Académica* 13 (2): 60-71.
- Parodi, L. 1934. La vegetación de Reconquista (Provincia de Santa Fé). *Revista Geográfica Americana* 6: 389-407.
- Proyecto Sistema Ambiental del Chaco (1992-1996). Suelos. Dirección de Ordenamiento Ambiental, Sub-Secretaría de Recursos Naturales y Medio Ambiente, Ministerio de Agricultura y Ganadería (DOA-SSERNMA-MAG), Paraguay e Instituto Federal de Geociencias y Recursos Naturales (BGR), Alemania. Informe Técnico.
- Ramella, L. y R. Spichiger. 1989. Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco boreal. Contribución al estudio de la flora y la vegetación del Chaco. I. *Candollea* 44 (2): 639-680.
- Silva, J. S. V., M. M. Abdou, A. Pott, V. J. Pott y L. M. Ribeiro. 2000. Vegetação da Bacia do Alto Paraguai-Pantanal Brasileiro-Cetecada por Satélite (CD ROOM). En: *Memórias do Simpósio Latino Americano de Percepção Remota* 8. Mérida, Venezuela.
- Spichiger, R., L. Ramella, R. Palese y F. Mereles. 1991. Proposición de leyenda para la cartografía de las formaciones vegetales del Chaco paraguayo. Contribución al estudio de la flora y la vegetación del Chaco III. *Candollea* 46 (2): 541-564.
- Tortorelli, L. 1967. Formaciones forestales y maderas del Paraguay. *Boletín, Instituto Forestal Latino-Americano de Investigación y Capacitación* 24: 541-564.

TERCERA PARTE



G. Colominas

- Trópicos. 2011. Página consultada el 13-04-2016. <http://www.tropicos.org/Name/2400383?projectid=11&langid=66>
- Uhl, N. y J. Dransfield. 1987. Genera *Palmarum*. Classification of palms based on the work of H. E. Moore. Jr. Allen Press. 610 pp.

- Zuloaga, F. O., O. Morrone, M. J. Belgrano, C. Marticorena y E. Marchesi. (Eds.). 2008. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 107 (1), 107 (2) y 107 (3): 1–3348.

Anexo 1. Principales herbáceas y sufrutices que se desarrollan en los palmares de *Copernicia alba*.

Familia	Especie	Herbácea	Sufrutices o arbustos
Acanthaceae	<i>Ruellia coerulea</i> Morong.	x	
Alismataceae	<i>Echinodorus lingipetalus</i>	x	
Alismataceae	<i>Echinodorus grandiflorus</i> (Cham. y Schltdl.) Micheli	x	
Alismataceae	<i>Hydrocleys nymphoides</i> (Humb. y Bonpl. ex Willd.) Buchenau	x	
Alismataceae	<i>Sagittaria montevidensis</i> Cham. y Schltdl.	x	
Amaranthaceae	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb	x	
Amaranthaceae	<i>Pfaffia glomerata</i> (Spreng.) Pedersen		x
Apiaceae	<i>Eryngium eryngioides</i>		x
Apiaceae	<i>Eryngium ebracteatum</i> Lam.		x
Apiaceae	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L.f.	x	
Araceae	<i>Pistia stratiotes</i> L.	x	
Asteraceae	<i>Baccharis medullosa</i> DC.	x	
Asteraceae	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	x	
Asteraceae	<i>Enhydra anagallis</i> Gardner	x	
Asteraceae	<i>Gymnocoronis spilanthoides</i> (D.Don ex Hook. y Arn.) DC.	x	
Asteraceae	<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	x	
Asteraceae	<i>Pluchea sagittalis</i> Less.	x	
Cannaceae	<i>Canna coccinea</i>		x
Cannaceae	<i>Canna glauca</i> L.		x
Compositae	<i>Pacourina edulis</i> Aubl	x	
Compositae	<i>Vernonia incana</i> Less.	x	
Convolvulaceae	<i>Ipomea carnea</i> subspp fistulosa		x

TERCERA PARTE

Anexo 1. Continuación.

Familia	Especie	Herbácea	Sufrutices o arbustos
Cyperaceae	<i>Cyperus giganteus</i> Vahl		x
Cyperaceae	<i>Eleocharis elegans</i> (Kunth) Roem. y Schult.	x	
Cyperaceae	<i>Eleocharis montana</i> (Kunth) Roem. y Schult.	x	
Cyperaceae	<i>Rhynchospora corymbosa</i> (L.) Britton	x	
Cyperaceae	<i>Rhynchospora tenuis</i> Link	x	
Euphorbiaceae	<i>Caperonia palustris</i> (L.) A.St.-Hil.	x	
Fabaceae	<i>Senna pendula</i> var. <i>paludicola</i> H.S.Irwin y Barneby		x
Fabaceae	<i>Sesbania virgata</i> (Cav.) Pers.		
Lythraceae	<i>Heimia salicifolia</i> (Kunth) Link		x
Malvaceae	<i>Hibiscus striatus</i> Cav.		x
Marantaceae	<i>Thalia geniculata</i> L.		x
Marantaceae	<i>Thalia multiflora</i> Horkel ex Körn		x
Mayacaceae	<i>Mayaca sellowiana</i>	x	
Onagraceae	<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H.Raven		x
Passifloraceae	<i>Passiflora mooreana</i> Hook. f.	x	
Poaceae	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	x	
Poaceae	<i>Panicum prionitis</i> Nees	x	
Polygonaceae	<i>Polygonum hydropiperoides</i>	x	
Polygonaceae	<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth	x	
Polygonaceae	<i>Polygonum punctatum</i> Elliott	x	
Polygonaceae	<i>Rumex paraguayensis</i> D. Parodi	x	
Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	x	

Anexo 1. Continuación.

Familia	Especie	Herbácea	Sufrutices o arbustos
Pontederiaceae	<i>Heteranthera reniformis</i> Ruiz y Pav.	x	
Solanaceae	<i>Solanum glaucophyllum</i> Desf	x	
Typhaceae	<i>Typha domingensis</i> Pers.		x
Verbenaceae	<i>Phyla reptans</i> (Kunth) Greene	x	
Verbenaceae	<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl	x	

G. Colominas





23. PALMARES DE *Butia odorata* EN LOS BAÑADOS DEL ESTE DE URUGUAY

Gastón Colominas

Resumen

La palma *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick, se extiende en una superficie aproximada de 70.000 hectáreas formando un ecosistema de palmar, de densidad variable, principalmente asociado a un estrato herbáceo de praderas naturales y pastizales, sobre suelos pesados, bajos y húmedos, anegables permanente o temporalmente y en forma más aislada en bosques fluviales y laderas serranas. Los Bañados del Este están formados fundamentalmente por la cuenca de la laguna Merín y lagunas costeras, ocupan una superficie mayor a la del palmar, son Reserva de la Biosfera (1976) y área Ramsar en 1984 (Ramsar 2000). El ecosistema de palmar se encuentra en riesgo por la falta de regeneración, solo visible en bordes de rutas y/o caminos, atribuida está a la acción de la ganadería y la rotación arroz-ganadería.

Palabras clave. Biodiversidad. Conservación. Regeneración. Rocha.

Introducción

El palmar de *Butia odorata* del este de la República Oriental del Uruguay, se

encuentra inserto en el principal ecosistema de humedales del territorio, con una enorme importancia biológica en cuanto a su biodiversidad (Figura 1). Estos humedales ocupan una superficie aproximada de 430.000 hectáreas, formado por una compleja red de bañados, esteros y lagunas, paralelos a la costa atlántica, fundamentalmente en los departamentos de Rocha y Maldonado, en parte de Treinta y Tres y Cerro Largo, entre los 32°- 35°S y 53°- 55°O.

Esta región fue declarada en 1976, por el Programa MAB (Man and the Biosphere Programme) de la UNESCO como Reserva de la Biosfera Bañados del Este y en 1984, fue inscrito como sitio Ramsar, en la lista de humedales de importancia internacional. Es la mayor reserva de avifauna con una gran cantidad de especies de aves acuáticas, algunas migratorias, así como de reptiles, anfibios y mamíferos.

En este contexto se ubican los palmares de *Butia odorata* los cuales ocupan casi 70.000 hectáreas de praderas en suelos inundables temporal o permanentemente. En menor cantidad en ambientes de bosques ribereños y laderas de cerros bajos (Figura 2).

TERCERA PARTE

G. Colominas



Figura 1. Palmar de *Butia odorata*, Castillos. Foto: I. Guani.



Figura 2. Mapa de ubicación de los palmares de *Butia odorata* en los Humedales del Este. Fuente: PROBIDES 2000.

Este ecosistema se encuentra amenazado por la falta de regeneración de individuos jóvenes, el cultivo del arroz en la zona también ha influenciado, ya que antes

de existir protección legal de los ejemplares adultos (Ley 9.872 del 13/9/1939), parte del palmar fue erradicado para cultivar, lo cual produjo modificación en

los regímenes hídricos afectando todo el ecosistema. En 1992 se crea PROBIDES (Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable), con la participación de la Universidad de la República, el Municipio Departamental y el Ministerio de Ordenamiento Territorial y Medio ambiente, con el objetivo de estudiar la biología, ecología del palmar y conservar la biodiversidad en los humedales mediante un desarrollo sustentable. En 1997 esta institución elaboró un plan director para delimitar la zona de Reserva de la Biosfera, como instrumento de planificación en la conservación y el uso racional de los recursos. En 2004 se realiza una nueva propuesta acogiéndose al estatuto de la Red Mundial de Reservas de la Biosfera con una revisión periódica

cada diez años. Quedan incluidos en ella, los humedales de la cuenca de la laguna Merin, una porción de la vertiente Atlántica de la misma y un conjunto de lagunas de agua dulce (Merin y Negra) y de agua salobre (Castillos) (Figura 3), parte de los afluentes y las planicies bajas de inundación permanente o periódica que los acompañan. Recientemente se incorporó la Laguna de Rocha lo que hace un total de 418.000 ha.

En este marco se han realizado trabajos de investigación entre PROBIDES, la Universidad de la República y actores locales como el Grupo Palmar (Organización no Gubernamental), en propuestas de pastoreo que permitan la regeneración del palmar y la pastura natural, análisis de la



Figura 3. *Butia odorata* en su hábitat. Castillos. Foto: G. Colominas.

TERCERA PARTE

diversidad genética y en apoyo a emprendedores artesanales en el desarrollo de producciones sustentables de derivados de la palmera y opciones de ecoturismo.

El Palmar de *Butia odorata* es una comunidad vegetal, trascendente por su carácter único, de gran valor ecológico y paisajístico, pero es también parte de la identidad cultural de la región.

El presente capítulo, intenta ser una síntesis de la situación actual y perspectivas a mediano y largo plazo del palmar de *Butia odorata* inserto en este ecosistema.

Historia natural uso y conservación de *Butia odorata*

Butia odorata pertenece a la familia Arecaceae, Sub familia Arecoideae, Tribu Coccothaeae, Subtribu Attaleinae.

Descripción

Palmera de siete a diez metros de altura, estípote cilíndrico grueso de 40 a 60 cm de diámetro, recubierto de restos de pecíolos. Hojas pinnatocompuestas de dos a tres metros de largo, curvadas en sus extremos de color verde grisáceo. Pinnas glaucas, dispuestas a cada lado del raquis en un plano pero los dos lados formando una V, pecíolos cubierto por segmentos muertos rígidos, punzantes característicos (de donde proviene el nombre en guaraní *mbo tia* = diente curvo). Flores unisexuadas, dispuestas en un gran espádice de 70 cm a un metro de largo, contenidas en una espata leñosa y glabra. Flores masculinas con tres pétalos, tres sépalos, de color amarillo y seis estambres. Flores femeninas apétalas, ovario supero, de color pardo verdoso, perianto imbricado haciéndose visible el estigma (Muñoz *et al.* 1993). La inflorescencia tiene un raquis

central que puede medir hasta 2 m, con raquillas que portan flores masculinas en su parte distal, flores de ambos sexos en el centro y flores femeninas en la base (Molina 2001) (Figura 4). En el momento de mayor disponibilidad de polen de una inflorescencia, las flores femeninas están cerradas, lo que indica que hay cierto cruzamiento entre distintas inflorescencias de una misma palma o entre inflorescencias de diferentes palmeras. Esto se manifiesta en las diferencias morfológicas entre palmas de la misma población, así como entre poblaciones. (Molina 2001). Las inflorescencias son interfoliares, se desarrollan entre una y cinco por palma por año. La polinización es en general entomófila, siendo las abejas los vectores principales en esta tarea. El fruto es una drupa de color amarillo a rojizo, subgloboso, cubierto en la base por el perianto, comestible carnosos dulce (Figura 5). Hay una gran variabilidad en los colores de los frutos. En su interior presenta de una a tres semillas protegidas por un endocarpo endurecido.

Distribución geográfica

Butia odorata se distribuye en el este del Uruguay, principalmente en el departamento de Rocha, formando dos densos palmares el de Castillos y el de San Luis (Figura 6). Se encuentran en forma más aislada en los departamentos de Cerro Largo, Treinta y Tres, Maldonado y Lavalleja y también en Rio Grande do Sul, Brasil.

En Brasil en el estado de Rio Grande do Sul, en el área de Porto Alegre se cita la existencia de campos con *B. odorata* y cactáceas (Porto 1998) y en el Municipio de Santa Vitória do Palmar cerca de la frontera con Uruguay, se reconoce el palmar con dicho nombre pero que

G. Colominas



Figura 4. Detalle de la flor y espata de *Butia odorata*. Foto: G. Colominas.



Figura 5. Detalle de los frutos de *Butia odorata*. Foto: G. Colominas.

TERCERA PARTE

actualmente no alcanza el 30% de la extensión que tuvo antes de la llegada de la ganadería y la agricultura arrocerá (Oliveira y Teixeira 2009). El mayor desarrollo del cultivo del arroz, la menor presencia de otras especies arbóreas en la zona y ninguna protección legal de las palmeras son quizá las mayores causas de esta situación, en comparación con los palmares de Rocha en Uruguay.

Hábitat

Las características de la región son de un clima templado a subtropical húmedo, con precipitaciones durante todo el año y un promedio de 1.125 mm/año, con gran variabilidad entre años. La evapotranspiración potencial media es alta 1.150 mm/año. La capacidad de almacenamiento del suelo varía entre 50 y 150 mm (Durán 1991) y las temperaturas medias anual de 16 °C, con medias máxima de 21,5 °C y medias mínima de 10,8 °C. Las heladas son menores que en otros departamentos haciéndose notar la influencia marítima

(15 a 20 días/año). Los vientos predominantes son de dirección nordeste, y alcanzan su mayor intensidad en primavera. (PROBIDES 2000).

El palmar de Castillos se sitúa en los alrededores de la ciudad del mismo nombre entre las lagunas costeras de Castillos al sudoeste y Laguna Negra al este, es de mayor densidad. El palmar de San Luis, en la zona norte del departamento, resulta más extenso pero de menor densidad y está inserto en un territorio de bañados (San Miguel) y esteros (Santiagueño) (Baez y Jaurena 2000).

De acuerdo a la clasificación de categorías de paisajes según su relieve (Evia y Gudynas 2000), los palmares de *B. odorata* estarían incluidos en la Región Paisajística Planicies del Este, donde se concentran la mayoría de los humedales del país, con comunidades vegetales hidrófilas asociadas a un régimen de inundación permanente o temporario.

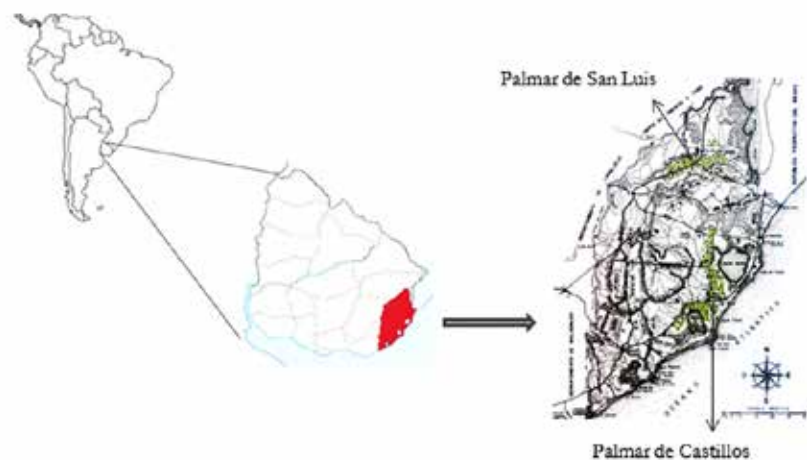


Figura 6. Mapa de ubicación geográfica de los palmares de *Butia odorata* de Castillos y San Luis en el departamento de Rocha. Fuente: PROBIDES 1995.

G. Colominas



Estos humedales se generaron a consecuencia de la interacción de dos ambientes fundamentales: abanicos aluviales evolucionando desde el oeste y planicies mareales por transgresiones marinas de diversa magnitud desde el este (Montaña y Bossi 1995). Estas planicies estarían identificadas por tres subregiones de acuerdo a nivel de altitud: en llanuras bajas, con comunidades hidrófilas paludosas (inundación permanente principalmente en invierno); medias con comunidades uliginosas (inundación esporádica) y altas donde crecen las pasturas naturales principalmente de ciclo estival, a su vez presenta cerros y serranías que interrumpen las llanuras en varios puntos de la región.

Butia odorata se desarrolla principalmente en las llanuras medias y altas, con suelos

bajos anegadizos (Figura 7 y 8) temporal o parcialmente, principalmente Gleysoles limosos (Gley húmicos diferenciados). Los suelos dominantes son profundos, imperfectos a pobremente drenados, algo diferenciados y de fertilidad alta. Asociados a estos, se encuentran ocupando las partes deprimidas del paisaje, Gleysoles menos diferenciados y peor drenados. El material geológico está constituido por sedimentos arcillo limosos de edad cuaternaria y Planosoles de texturas francas y limosas, profundos, de drenaje imperfecto y fertilidad media, de relieve plano con meso relieve débil. También están asociados Argisoles limosos y limo arcillosos, profundos de imperfecto drenaje y fertilidad media.

Otro paisaje que ocupa las palmeras de *B. odorata* con densidad variable y



Figura 7. Palmar de suelos bajos, Laguna Negra, Rocha. Foto: I. Guani.

TERCERA PARTE

G. Colominas



Figura 8. Palmar de pastizales delante y palmar en ladera de sierra en el fondo, Castillos. Foto: G. Colominas.



Figura 9. Palmar asociado a bosque ribereño, Castillos. Foto: G. Colominas.

nunca formando los palmares densos antes mencionados, son los pajonales asociados a montes ribereños (Del Puerto 1987) (Figura 9) y bosques nativos de las laderas de las sierras (Chebataroff 1974, Lombardo 1980) como es el caso del cerro de las Lechiguanas y la sierra de Navarro. Estos últimos se disponen sobre suelos superficiales a moderadamente profundos de textura arenosa franco gravilosa, con afloramientos rocosos (Figura 8). Son un caso muy particular, ya que se trata de un bosque serrano de palmar *B. odorata*, con las características xeromórficas de dicho paisaje, lo que demuestra la capacidad adaptativa de la especie a diferentes hábitats y su diversidad genética (Geymonat y Rocha 2009).

Vegetación asociada: comparación, diversidad e interacciones

Se pueden distinguir tres ecosistemas de palma con vegetación distinta. El más extenso es el palmar asociado a pastizales, donde la palma es el elemento arbóreo principal (con densidades que pueden variar entre 50 a 450 palmas/ha), asociada a un estrato herbáceo de pastizales, con gramíneas mayormente de ciclo estival de diferentes géneros como *Andropogon*, *Axonopus*, *Bothriocloa*, *Eragrostis*, *Paspalum*, *Panicum*, *Stenotaphrum*; leguminosas como *Adesmia bicolor* y otras de menor valor forrajero (ciperáceas y juncáceas). Estas últimas forman manchones específicos en zonas de inundación permanente de las llanuras bajas.

En las llanuras altas y medias se desarrolla básicamente una vegetación uliginosa, junto al tapiz herbáceo. Aparecen manchones de pajonales con comunidades monoespecíficas principalmente de *Panicum prionitis* (paja brava), *Paspalum quadrifarium* (paja mansa) y *Erianthus angustifolius* (paja estrelladora). También

hay caraguatales (*Eryngium pandanifolium*) asociados a sitios de inundación esporádica (Milot *et al.* 1987).

En esta área el pastoreo continuo del ganado, hace que no haya “renuevos” ya que son consumidos, asimismo el pisoteo constante que realiza el ganado en suelos de alta humedad dificulta la germinación. Esto data de la época de la introducción de la ganadería, de 1611 en adelante, modificando las relaciones entre los herbívoros nativos y el palmar, desplazándolos o desapareciéndolos.

En zonas donde la palma esta asociadas a *Eryngium* (caraguata), *Colletia Paradoxa* (espina de la cruz) y *Bromelia antiochana*, las plantas espinosas dificultan al ganado el acceso. En estas condiciones de humedad y semisombra generada por las plantas, se generan condiciones favorables para la germinación de las semillas de la palmera. Estas asociaciones se dan en los límites entre los pastizales y las laderas. En estas zonas si bien las plántulas pueden llegar a desarrollarse, al llegar a alturas a las cuales accede el ganado, desaparecen cuando disminuye la oferta forrajera de las especies más palatables, principalmente en invierno. Una práctica que se realiza y no favorece la regeneración, es la quema de los campos en estas áreas de especies espinosas forrajera no productivas, que destruyen las plántulas, si bien los ejemplares añejos rebrotan.

En un estudio realizado sobre la diversidad vegetal de herbáceas del campo natural del palmar de Castillos, mediante transectas, se encontraron 70 taxones y 23 familias (Rivas *et al.* 2014). El 87% de los taxones son nativos, y más allá de que la gran mayoría provee forraje para la ganadería (57% Poaceae), garantizan la conservación de los recursos hídricos y edáficos. La

TERCERA PARTE

importancia de la heterogeneidad encontrada en el campo natural debería estar considerada al proyectar programas de conservación del ecosistema palmar. En dicho estudio se encontraron diferencias consistentes entre la composición botánica del estrato herbáceo en el campo, con presencia de palmas, en comparación con el contiguo sin su presencia, atribuido a la adaptación de las especies a condiciones más sombrías y húmedas dados por el palmar, estas diferencias se acentuaban a mayor densidad de palmas por ha.

El palmar de parque, es una transición entre el palmar de pastizales y el palmar de bosque. Presenta especies asociadas de los otros dos ecosistemas. Las palmas se mezclan con árboles de bajo porte arbustos y pastizales.

Por último, está el palmar de bosque, que es el más rico en diversidad tanto de flora como de fauna. Presenta varios niveles de composición vegetal con distintas condiciones de humedad, temperatura y luminosidad. A pesar de su escasa densidad, las palmas componen el estrato arbóreo alto junto con *Ficus luschnathiana*, que germina fácilmente en la materia orgánica que se acumula entre las bases de las hojas secas de la palma, comportándose como una epífita hasta que sus raíces se insertan al suelo, engrosa su tronco utilizando la palma de tutor y con los años la palma muere estrangulada. Luego hay un estrato de árboles de menor altura, como *Blepharocalyx tweediei* (arrayán), *Myrsine laetevirens* (canelón), *Eugenia uniflora* (pitanga), *Scutia buxifolia* (coronilla) y arbustos, entre otros *Colletia paradoxa* (espina de la cruz), *Daphnopsis racemosa*, (envira), *Mytenus ilicifolius* (congorosa) y por debajo un estrato de gramíneas de pequeño porte, herbáceas y helechos como *Adiantum* y *Adiantopsis*.

En cada uno de estos ecosistemas también hay especies vegetales que viven y crecen sobre alguna parte de la palma. Debajo de las hojas y aprovechando la materia orgánica existente en los restos foliares crece un helecho de gran tamaño (*Polypodium catharinae*) y *Vittaria lineata* var. *graminifolia* característico por sus frondas lineales. En la base de las palmas crece un gran número de especies vegetales integrantes de micro flora, algas, hongos, líquenes y musgos.

Entre de las comunidades de musgos presentes, se destacan los del género *Grimmia* representado por varias especies recubriendo áreas secas de la base de los troncos de las palmas.

Otros géneros presentes *Fissidens* en las áreas de palmar de bosque, del género *Orthotrichum* se da preferentemente en el tronco de las palmas del lado sur, la cara menos expuesta a la insolación, y del género *Bryum* los más llamativos por su color plateado, sobre la base de los trocos de las palmas (Geymonat y Rocha 2009). Los líquenes, cada vez de mayor importancia debido a que se utilizan como indicadores de pureza ambiental, también están presentes, y se han encontrado más de 45 especies en el palmar de *Butia*, de los cuales la mitad habita en los troncos. De estos los más frecuentes son *Cladonia ahtii*, *C. palmicola* (endémica, solo crece sobre el tronco de la palma *Butia*), *C. miniata*, *Coccocarpia palmicola*, *Usnea ceratina* y *U. subscabrosa*. (Geymonat y Rocha 2009) (Figura 10).

Un hecho interesante es que en 1995 la ONG Casa Ambiental (de Castillos), durante la documentación de información de uso científico para la evaluación de la biodiversidad de los humedales, hallaron una nueva especie, *Parmotremopsis*

uruguayensis (Kurokawa y Osorio 2002), que fue descrita posteriormente. Esto demuestra los altos niveles de biodiversidad del ecosistema mencionados (Geymonat y Rocha 2009).

Fauna asociada

El ecosistema del palmar presenta gran variedad de nichos y hábitats para la fauna y conforma una perfecta simbiosis con insectos, mamíferos y aves.

Casi un 65% de aves no marinas citadas para Uruguay han sido registradas alguna vez en zonas del palmar. En el área de Castillos se contabilizó un total de 68 especies de las cuales 34 utilizan la palma para descanso, 18 para nidificar y 16 para alimentarse (frutas e insectos). Seis especies amenazadas fueron registradas en zonas del palmar, entre ellas: *Xantophar flavus* (dragón), *Heteroxolmis dominicana* (viudita) y *Sporophila palustris* (capuchino). (Geymonat y Rocha 2009).

Los mamíferos que se alimentan de los frutos sin dañar la semilla, como *Cerdocycon thous* (zorro de monte) y *Rhea americana* (ñandú), *Procyon cancrivorus* (mano pelada), *Nasua nasua* (coatí), han sido descritos como dispersores de semillas ya que en sus heces la semilla está intacta, y en algunos casos escarificada. Lamentablemente, las poblaciones de estos dispersores está en franca disminución. Los roedores por su parte, dañan las semillas al alimentarse con los frutos. El jabalí (*Sus scrofa*) se alimenta de las drupas rompiendo el endocarpio durante la masticación, lo cual facilita la germinación en algunos casos, aunque en la mayoría el endosperma se deteriora por la humedad y es alimento de distintos insectos.

Dos coleópteros que se alimentan de la semilla y que la hace parcial o totalmente inviable, son: *Bruchidae* y *Curculionidae*.

G. Colominas



Figura 10. Líquenes y musgos en los troncos de palmas. Foto: G. Colominas.

TERCERA PARTE

Las fases larvarias de estos se alimentan del endosperma de la semilla y la afectan en diferente grado, a veces solo carpelo y otras en su totalidad (San Martín *et al.* 1997).

Dentro de la fauna de agua dulce vinculada a los humedales temporales y permanentes, hay que destacar los peces estacionales (*Cynolebias* spp) caracterizados por su ciclo de vida anual. Las mojaras son las especies más representativas dentro del palmar, integrantes de la subfamilia Glandulocaudinae.

Usos, manejo y conservación

La recolección intensiva del fruto de *Butia odorata* para su consumo como alimento aparece documentado desde el inicio del periodo Arcaico (ca 8.500 años aP) (López *et al.* 2004). Según Dillehay (citado por López *et al.* 2004) existen registros para ese período de instrumentos de molienda. Esto, junto con piezas arqueológicas encontradas para partir cocos, hace pensar que la almendra (endosperma) formaba parte de la alimentación. Es probable que otras partes de las palmas como hojas para techos y cestería hayan sido utilizadas, esto se estima a partir de macro y micro restos de palmas encontrados en excavaciones arqueológicas (Dabiezies 2012). En la primera década de 1800 se puebla rápidamente la zona de los palmares. Con la ganadería introducida, aparecen los corrales de palmas, formados por palmas grandes que se trasplantaban formando un círculo para el manejo del ganado (Figura 11).

La miel de palma se extraía tras cortar la palma y dejarla inclinada para que drene la savia por el ápice. Esta se cocinaba después para poder consumirla, actividad que dejó de realizarse desde la sanción de ley de 1939 que prohíbe la tala de la palmera.

Otros usos que se le dio a la palma en la mitad del siglo XX, fue la extracción de fibra vegetal a partir de las hojas, instalándose fábricas para ello. La fibra era utilizada para la confección de relleno de colchones, felpudos, cuerdas suelas de calzado. Otra fábrica extraía el aceite de la semilla para la confección de jabones, y el subproducto se utilizaba para alimentar cerdos.

Otros siguen hasta el día de hoy utilizando el fruto para la elaboración de mermeladas, salsas, licores, relleno para bombones, helados y café a partir de la almendra. Estos se realizan en plantas elaboradoras locales que apuntan a utilizar buenas prácticas de cosecha y manufacturación, productos de alta calidad certificados, tecnología en la elaboración e innovación en el desarrollo de productos. También se puede obtener estos productos, elaborados artesanalmente por familias que los ofrecen en tradicionales puestos a la vera de ruta (Figuras 12 y 13).

Estos emprendimientos en el área de Castillos se sustentan con producciones de pulpa de 7.920 kg/ha cosechada, con un promedio de 36,9 kg de fruta por palma. En los palmares de San Luis la situación es diferente ya que el promedio por palma fue 5,3 kg de fruta por palma y 190 Kg de pulpa por ha (Rivas y Barilani 2004).

Estos resultados de producciones marcan diferencias en el potencial productivo entre las poblaciones, asociado a una mayor producción de infrutescencia por palmas, frutos por infrutescencia, peso de fruto y densidad de palmas (Tabla 1). A pesar de que el estudio fue sobre un área reducida y de solo un año, las diferencias encontradas entre las poblaciones de Castillos y San Luis se pueden asumir como consistentes (Rivas y Barilani 2004).

G. Colominas

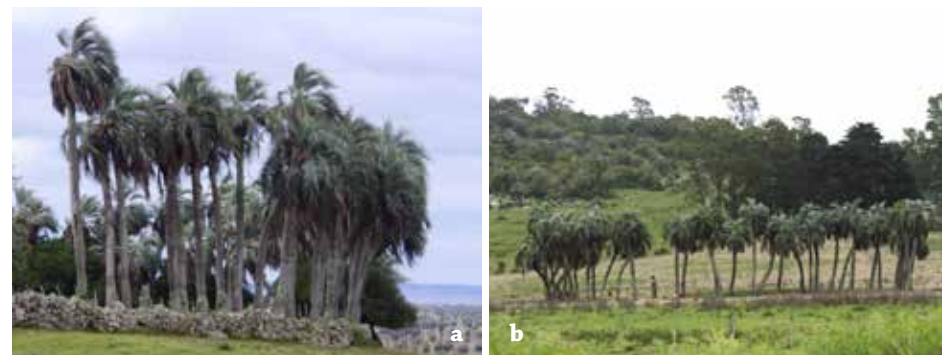


Figura 11. Corrales de palmas Ruta 16, Castillos. Fotos: G. Colominas.



Figura 12. a). Cocción de *Butia odorata* en paila. b) Almendras de *B. odorata*. Fuente: Betancurt y Crosa (2014).

Estos datos de rendimientos productivos son de gran valor para las propuestas de conservación y uso sustentable de la producción de frutos. En esta dirección, en el palmar de Castillos se estudió la densidad de palmas por ha en una superficie total de 11.500 ha.

La superficie que ocupa cada categoría es inversamente proporcional al número de palmeras por hectárea (Tabla 2). Las

mayores probabilidades de regeneración en diferentes ensayos de pastoreo se vieron que se dan en las zonas con densidades bajas de palmas por hectárea (Rivas 2005). Dado que las agrupaciones de *Butia odorata* se encuentra casi en su totalidad en predios privados, las medidas de conservación van a tener que contemplar las necesidades de los productores y la exclusión de áreas no son viables, de ahí la importancia de contar con un SIG

TERCERA PARTE

G. Colominas



Figura 13. Licor, salsa y mermelada de *Butia odorata*. Fotos: G. Colominas.

Tabla 1. Potencial productivo de las poblaciones de Castillo y San Luis, medias y desvíos estándar (Tomado de Rivas y Barilani 2004). La desviación estándar aparecen entre paréntesis. Letras iguales es una misma fila no difieren con $P \leq 0,001$ (ANAVA). IC(95%): Límites de intervalos de confianza de las medias.

Variable	General	Castillos	San Luis	IC(95%) Castillos	IC(95%) San Luis
n de frutos/ infrutescencia	1208,8 (±423,7)	1517a (±261,5)	934,9b (±346,2)	1298,3-1735,6	668,7-1201,0
Peso de fruto (g)	6,9 (±2,5)	8,1a (±2,6)	5,7b (±1,6)	7,3-8,8	5,1-6,2
Peso de endocarpo y semilla (g)	1,9 (±0,6)	2,2a (±0,5)	1,6b (±0,4)	2,1-2,4	1,4-2,0
Peso de pulpa (g)	5,0 (±2,1)	5,8a (±2,2)	4,1b (±1,4)	5,2-6,5	3,6-4,5
Diametro de frutos (mm)	22,4 (±2,7)	23,2a (±2,4)	21,4b (±0,3)	22,5-23-8	20,4-22,2
Peso de endocarpo / peso fruto	0,29 (±0,06)	0,29a (±0,06)	0,29a (±0,05)	0,27-0,30	0,26-0,30

Tabla 2. Densidad de palmas/ha. y porcentaje de superficie ocupada, en el palmar de Castillos. Tomado de Zaffaroni (2004).

Densidad	Palmas por Ha	% del total de Ha
Muy baja	menos de 50	48,6
Baja	50 a 150	33
Media	150 a 250	12
Alta	250 a 350	4,5
Muy alta	más de 350	1,9

(Sistema de Información Geográfico) de forma de continuar recabando información para poder integrar al análisis, como el uso de la tierra, el tamaño de cada predios, el tipo de producción agropecuaria, la situación socio-económica de los involucrados, son elementos importantes en la toma decisiones de la planificación (Zaffaroni 2004).

En ese sentido se evaluó durante nueve años, la evolución de renuevos de palmas en un predio ganadero registrando parcelas con: a) diferentes cargas de ganado, b) exclusión parcial y c) exclusión total. Los resultados fueron muy auspiciosos para la regeneración en el caso b, de tratamientos con exclusión temporal durante el invierno y pastoreo continuo el resto del año, no solo para las palmas sino también para otras especies de la pradera natural (Rivas op. cit.).

Luego de toda la información generada entre los diferentes actores durante estos últimos años, surgió una propuesta concreta de conservación. Se identificaron 18 predios con más de 100 ha de palmares en un área de aproximadamente 7.000 ha de palmar, casi el 70% de la superficie del mismo. Se recomienda la realización de un manejo de exclusión de pastoreo en invierno en el 5% de cada uno de estos

establecimientos y pastoreos continuos el resto del año con animales jóvenes preferentemente, durante un período de diez años (Rivas 2010). Este manejo permitirá una regeneración de zonas del palmar y no solo en los espacios fuera de los alambrados de los predios. Este hecho sumado a algunas iniciativas de reintroducción de palmas ha generado expectativas para conservar las palmas, el palmar y la flora asociada. Esto puede llevarse a cabo junto con el desarrollo de productos naturales artesanales derivados de la palma, del ecosistema y del ecoturismo que tiene un gran potencial en el área.

Bibliografía

- Baez, F. y M. Jaurena. 2000. Regeneración del palmar de *Butiá* (*Butiá capitata*) en condiciones de pastoreo. Relevamiento de establecimientos rurales de Rocha. PROBI-DES: documento de trabajo No. 27. 34 pp.
- Betancurt, P. y M. J. Crosa. 2014. Valorización de frutos nativos como forma del desarrollo local. Aprovechamiento agroalimentario del *Butiá* en Rocha. INIA Serie: FPTA No. 57. 72 pp.
- Chebataroff, J. 1974. Palmeras del Uruguay. Facultad de Humanidades y Ciencias. Montevideo, UY. 33 pp.
- Dabiez, J. M. 2012. *Butia*, naturaleza que se vuelve identidad. *Mas Vida* 1: 24.
- del Puerto, O. 1987. La extensión de las comunidades primitivas en el Uruguay. Notas Técnicas 1. Montevideo, Uruguay. 12 pp.

TERCERA PARTE

- Durán, A. 1991. Los Suelos del Uruguay. 2a ed. Hemisferio Sur. Montevideo Uruguay. 398 pp.
- Evia, G. y E. Gudynas. 2000. Ecología del paisaje en Uruguay, Aportes para la conservación de la diversidad Biológica, Junta de Andalucía, Dirección Nacional de Medio Ambiente (MVOTMA) y Agencia Española de Cooperación Internacional. Sevilla, España. 173 pp.
- Geymonat, G. y N. Rocha. 2009. M'botia. Ecosistema único en el mundo. Rocha, Uruguay, Casa Ambiental. 405 pp.
- Kurokawa, S. y Osorio, H. 2002., Comunicaciones Botánicas. *Museos Nacionales de Historia Natural y Antropología. Montevideo, Uruguay* 6 (123): 4.
- Lombardo, A. 1980. Las palmas de nuestra flora. Pp. 197-203. En: Banco de Seguros del Estado (Ed.), *Almanaque del Banco de Seguros del Estado*. Montevideo, Uruguay.
- López, J. M., A. Gascue y F. Moreno. 2004. La Prehistoria del Este de Uruguay: Cambio Cultural y Aspectos Ambientales. *Anales de Prehistoria y Arqueología* 20: 9-24.
- Montaña J. R. y J. Bossi. 1995. Geomorfología de los humedales, de la Cuenca de la laguna Merín en el departamento de Rocha. *PROBIDES* 64: 61-62.
- Millot, J. C., R. Methol y D. Risso. 1987. Relevamiento de Pasturas Naturales y Mejoramientos Extensivos en Áreas Ganaderas del Uruguay. Pp. 38-41 y 100-104. Facultad de Agronomía; Plan Agropecuario; FUCREA; DICOSE; CIAAB; SUL; Dirección Nacional de Suelos y Fertilizantes.
- Molina, B. 2001. Biología y conservación del palmar de Butiá (*Butia capitata*) en la Reserva de Biosfera Bañados del Este. Rocha, PROBIDES. 36 pp.
- Muñoz, J., P. Ross y P. Cracco. 1993. Flora Indígena del Uruguay. Árboles y arbustos ornamentales. Editorial Hemisferio Sur. Montevideo, Uruguay. 284 pp.
- Oliveira, O. A. y C. A. R. Teixeira. 2009. O Palmar de Santa Vitória do Palmar. Pp.319-323. En: Geymonat, G. y N. Rocha (Eds.), *M'Botia Ecosistema único en el mundo*. Casa ambiental. Rocha, Uruguay.
- Porto, M. L. 1998. As formações vegetais: evolução e dinâmica da conquista. Pp.74-58. En: Menegat, R., M. L. Porto, C. C. Carraro y L. A. D. Fernandes (Eds.), *Atlas Ambiental de Porto Alegre*. Universidade/UFRG, Porto Alegre, Brasil.
- PROBIDES, 1995. El Palmar, la palma y el butia. PROBIDES, Rocha, Uruguay. (Fichas didácticas: 4). 23 pp.
- PROBIDES, 2000. Plan Director, Reserva de Biosfera Bañados del Este Uruguay. Mosca Hnos. S.A. 159 pp.
- Ramsar. 2000. A contemporary report of Ramsar COP2, Groningen, 1984. Reproducido desde *IUCN Bulletin* 15 (4-6) April/June, 1984.
- Rivas, M. 2005. Desafíos y alternativas para la conservación *in situ* de los palmares de *Butia capitata* (Mart.) Becc. *Agrociencia* V (1-2): 161-168.
- Rivas, M., 2010. Conservación y utilización de los palmares de Rocha. Conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Seminario Biodiversidad. Piriápolis. Uruguay. 19 pp.
- Rivas, M. y A. Barilani. 2004. Diversidad, potencial productivo y reproductivo de los palmares de *Butia capitata* (Mart.)Becc. de Uruguay. *Agrociencia* 8 (1): 11-20.
- Rivas, M., M. Jaurena, L. Gutierrez y R. L. Barbieri. 2014. Diversidad vegetal del campo natural de *Butia odorata*(Barb.Rodr.)Noblick en Uruguay. *Agrociencia* 18 (2): 14-27.
- San Martín, H., C. Prigioni, A. Sappa y A. San Marín. 1997. Informe preliminar sobre algunos grupos zoológicos vinculados al ciclo anual de la palma Butia (*Butia capitata*) (Mart.) Becc. Pp. 121-128. En: Geymonat, G. y N. Rocha (Eds.), *M'Botia Ecosistema único en el mundo*. Casa ambiental. Rocha, Uruguay.
- UNESCO. 1976. Reservas de biosfera: la Estrategia de Sevilla y el Marco Estatutario de la Red Mundial. UNESCO, Paris, Francia.
- Zaffaroni, C. 2004. Distribución y mapeo de cinco categorías de densidades de los palmares de *Butia capitata* de Castillos (Rocha). Montevideo, Uruguay. 55 pp.

Palmar de *Butia odorata* en Laguna Negra, Rocha. Foto: I. Guani.

TERCERA PARTE: VENEZUELA



24. HUMEDALES DEL CAÑO LA PICA, ESTADO APURE, VENEZUELA: ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE LAS COMUNIDADES DE *Mauritiella aculeata* (ARECACEAE), CON CONSIDERACIONES DEL ENTORNO BIOFÍSICO

Ángel Fernández, Reina Gonto, Giuseppe Colonnello
y Wílmer Becerra

Resumen

Se presenta el análisis de la estructura y composición florística de las comunidades de bosques de galería de *Mauritiella aculeata* típicos de las vegas del caño La Pica. Se establece el Índice de Valor de Importancia para las especies de plantas que componen dicho bosque y se correlaciona la presencia de *M. aculeata* a lo largo de las transecciones hechas con características físicas como suelos, geomorfología e influencia de la dinámica hídrica.

Palabras clave. Bosques ribereños. Llanos eólicos. Río Capanaparo.

Introducción

Aspectos físico-naturales

El estado Apure se ubica en los Llanos del Orinoco ocupando una superficie de 76.500 km² (www.ine.gob.ve/documentos/Demografia). El área del estado donde se realizó el estudio (bosques ribereños del

caño La Pica) se incluye en una extensión de dunas (médanos) que ha recibido las denominaciones de planicie eólica (Chacón 1985), llanura eólica (Comerma y Luque 1971), 'campo de dunas del estado Apure y del Capanaparo' (González de Juana *et al.* 1980), 'planicie eólica bajo clima tropical seco' (MARNR 1982), 'planicie con médanos poco inundada' (Schargel 2003) y 'planicie eólica con médanos' (Schargel 2007). La figura 1 muestra la situación relativa del área que drena el caño La Pica, en la figura 2 se delimita la extensión con mayor densidad de dunas, por la cual fluye el caño mencionado.

El clima, marcadamente bi-estacional, corresponde al tipo Muy cálido y moderadamente lluvioso, con temperatura promedio igual o mayor a 26 °C, pluviosidad de 1.200 a 1.799 mm.año⁻¹ (Silva 2010), evaporación superior a la precipitación (2.200-2.500 mm.año⁻¹), y con un período de aguas bajas que se extiende por

TERCERA PARTE



L. M. Mesa-S



Figura 1. Situación relativa (rectángulo amarillo) del caño La Pica en el territorio venezolano. Fuente: https://upload.wikimedia.org/Mapa_Venezuela_Topografico.

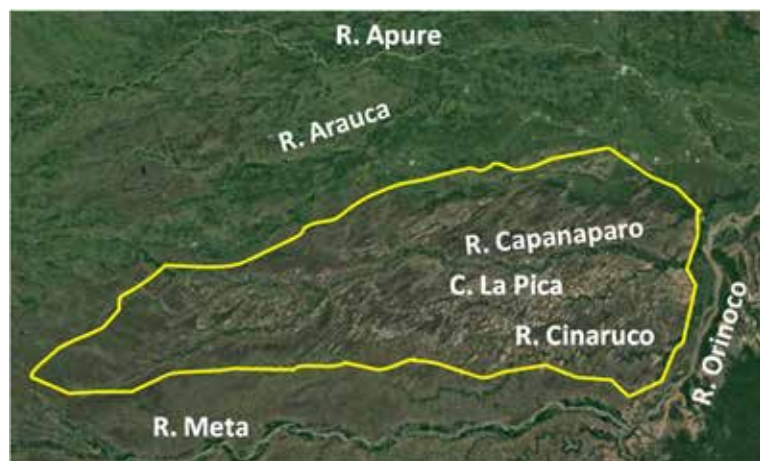


Figura 2. Extensión aproximada (línea amarilla) del área con mayor densidad de dunas drenada por el caño La Pica. Fuente: Google Earth (fecha de consulta 2/04/2016 @Google Inc.).

cinco meses (noviembre-marzo) (MARNR 1982). Se considera que esta planicie se originó bajo condiciones paleoambientales

de déficit hídrico durante el Pleistoceno superior (Schargel 2003). Existen evidencias de tipo biológico, como los relictos

de bosques secos y especies xerofíticas (cactáceas) rodeados por sabanas a orillas del caño La Pica, junto a ciertas especies de lagartos de clima más árido, que sólo podrían ser explicadas por un lapso climático mucho más seco que el actual (García Pérez, citado en Hétier y López 2003).

La planicie es un extenso campo de dunas de limos y arenas, dispuestas según la dirección de los vientos alisios del NE-SO, muchas aparentemente estabilizadas por la vegetación graminiforme de la sabana, aunque existen numerosos médanos activos, sin cobertura vegetal, en proceso de erosión y tránsito sobre la llanura. La mayoría son del tipo longitudinal, si bien en los casos en que los ápices frontales de dos médanos confluyen delinean una forma parecida a los barcanes o barjanes (Comerma y Luque 1971), términos utilizados para denotar dunas con forma de media luna, de tal forma que sus “cuernos”, apuntando en la dirección de los vientos, indican la dirección de su movimiento. Según estos mismos autores, la altura de estos médanos oscila entre 4 y 8 metros, con una anchura de 20 a 50 m y longitud de 100 a 500 m. Las pendientes rara vez superan el 10 % por el lado de barlovento (MARNR 1982), en tanto que el lado de sotavento, cóncavo y escarpado, puede llegar a 70 % de pendiente (COPLANARH 1974).

Con frecuencia, entre las dunas existen bajos o depresiones que se anegan durante la temporada de aguas altas y que han sido llamados “pozos de médanos” (Marrero y Rodríguez-Olarte 2014). Estos bajos incluso pueden mantener una reserva hídrica en los meses de aguas bajas y pueden aportar caudal hacia los caños y ríos que atraviesan la planicie. Entre estos cauces, que fluyen de modo

predominante con sentidos O-E y SO-NE hacia el río Orinoco, están el Capanaparo, del cual es afluente el caño La Pica, y el Cinaruco, en cuyas planicies deltáicas se albergan bosques inundables ribereños y/o siempreverdes, semidecíduos esclerófilos tipo caatinga amazónica y bosques con palmas o no (Rodríguez-Altamiranda 1999). Estos ríos presentan una marcada oscilación estacional en su caudal descendiendo significativamente en la época de verano (Figura 3).

El caño La Pica se origina en la laguna La Pica, localizada en las coordenadas 06°45'51"N-68°06'04"O, fluye con dirección general O-E, pero en varios tramos surca de manera oblicua a través del campo de dunas trazando un zigzag hasta desembocar a unos 90 km de su nacimiento, en la orilla derecha del río Capanaparo (coordenadas 06°56'41"N-67°17'54"O), relativamente cerca de la aldea Santa Ana. Este caño es un eje de drenaje con escasa a nula carga sedimentaria, de aguas oscuras color de té, debido a que contienen ácidos tánicos y húmicos y al igual que otros ríos llaneros no incorpora arcillas ni materiales finos en suspensión a su paso por sustratos arenosos muy lavados (Marrero 2011). En gran parte de su trayectoria el cauce está bordeado por bosque ribereño anegadizo con palmas.

Los suelos de las áreas de muestreo están caracterizados por su alto porcentaje de arena cuarzosa, lo que determina que en general, los de la planicie eólica sean clasificados como Quartzipsamments (Elizalde *et al.* 2007). Schargel (2003), establece diferencias entre los suelos de los médanos altos y medios, los cuales son ácidos (pH inferior a 5,5), con escasas bases intercambiables y excesivamente drenados respecto a los de los médanos bajos, donde se han

TERCERA PARTE



Figura 3. Rasgos del relieve en el entorno del sitio de muestreo 1, caño La Pica. La línea segmentada indica el límite de extensión aproximada de la mancha de inundación en periodo de aguas altas (abril-octubre). Foto: W. Becerra.

reconocido los Albaquults, Kandiaquults, Paleaquults, Plinthustults y los Histosoles (*sensu* Soil Survey Staff 2010), estos últimos con gran contenido de materia orgánica, propios de las áreas anegadizas o con drenaje deficiente (Figura 4).

Probablemente el suelo observado (barreno) en la localización 2 del estudio (bajío o depresión entre dunas), en condiciones menos húmedas que las del sitio 1, corresponde a un Histosol.

Las adaptaciones desarrolladas por las comunidades de plantas de estos ambientes al estrés que genera la inundación prolongada, seguida de una mayor o menor deficiencia de agua han sido ya mencionadas por Junk (1989), Ferreira (1997), Parolin (2001) y Parolin *et al.* (2004), entre otros. En el Caño La Pica observamos presencia de adaptaciones hidró y xeromórficas en troncos y raíces, tales como raíces aéreas y lenticelas, hojas



Figura 4. Suelo arenoso y húmedo, con abundantes raíces y otros restos vegetales. Nivel freático a aproximadamente 65 cm de profundidad. Sitio 2 (06°53'41"N-67°17'54"O). Foto: W. Becerra.

crasas así como formas de vida anuales, cuya floración y frutificación están sincronizadas al movimiento estacional de las aguas sobre las riberas.

Algunos autores han señalado a la duración de la inundación, al tipo de suelo, a las adaptaciones morfológicas de las especies y al relieve como las más importantes causas para la diversidad de especies y sectorización de éstas en bosques de aguas claras o negras (*igapó*) en la Amazonia (Keel y Prance 1979; Ferreira 1997; Ferreira y Stohlgren 1999).

Taxonomía de *Mauritiella aculeata* (Kunth) Burret

El género *Mauritiella* fue creado por Burret en 1935. Perteneció a la familia *Areceae*, la cual, con base en el análisis de las evidencias genética y morfológica es considerada monofilética (APG III 2009). *Mauritiella* a su vez está ubicada en la pequeña subfamilia *Calamoideae*, la cual

contiene tres tribus: *Calameae*, *Eugeissoleae* y *Lepidocaryeae* (Baker *et al.* 2000), la última con tres géneros: *Lepidocaryum* (una especie), *Mauritia* (dos especies) y *Mauritiella* (cuatro especies: *aculeata*, *armata*, *macroclada* y *pumila*) (Henderson *et al.* 1995, Bernal y Galeano 2010).

Mauritiella aculeata es de menor tamaño que las especies del género *Mauritia*, pues alcanza desde tres hasta 12 m de alto, con troncos generalmente agrupados (crecimiento cespitoso) y de siete a 16 cm de diámetro, los cuales presentan espinas, sobre todo en la base. De cinco a 12 hojas; peciolo de casi un metro de largo; blanco

cerosas en el envés y en la vaina peciolar, costapalmadas, con 60 a 120 folíolos, generalmente con espinas en el margen. La inflorescencia es intrapeciolar, con ramas y ramillas en las que hay flores pequeñas, masculinas o femeninas (planta dióica); la flores estaminadas son solitarias, con seis estambres y un pistilodio pequeño, las pistiladas agrupadas, con seis estaminodios y gineceo de tres lóculos y tres óvulos. Los frutos son elipsoides, de 4-5 x 3-4,5 cm, con una semilla rodeada de una pulpa suave, verde amarillentos hasta marrón rojizos, cubiertos por escamas superpuestas en 32 a 55 hileras. Las figuras 5 y 6 muestran aspectos de *M. aculeata*.



Figura 5. Frutos de *Mauritiella aculeata* que son dispersados por el agua. Foto: G. Colonnello.



L. M. Mesa-S

TERCERA PARTE



L. M. Mesa-S



Figura 6. Las espinas del tronco en *Mauritiella aculeata* son restos de las raíces aéreas. Foto: G. Colonnello.

Distribución de *Mauritiella aculeata*

Está distribuida desde Bolivia y Brasil hasta Ecuador, Colombia y Venezuela, siempre en bosques ribereños sobre suelos anegados o inundables y en bordes inundados de ríos y caños de aguas negras o claras (Junk 1982, Lasso 2014). En estos ambientes llega a formar comunidades densas y extensas (Figuras 7 y 8).

Usos de *Mauritiella aculeata*

Al igual que con las especies de *Mauritia*, las especies de *Mauritiella* son utilizadas por los pobladores de las localidades donde crece esta palma. A lo largo de su área de distribución, se conoce el aprovechamiento de los frutos para la preparación

de bebidas y helados a partir de la pulpa, tanto como el uso para la construcción de paredes y techos en viviendas con los troncos y hojas (Sánchez y Miraña 1991, Galeano 1992, Gragson 1995, Vásquez y Vásquez 2000, Dransfield *et al.* 2008, Mesa y Galeano 2013). También se le atribuyen propiedades medicinales entre comunidades indígenas en su área de distribución (Albán 1994), y como arte de pesca, al hacerse con sus hojas y pecíolos tapajes en caños y quebradas, o al usar las semillas como carnada (Kronik *et al.* 1999). Por otra parte, se conoce la dependencia estacional que ciertos grupos de animales tienen de la frutificación de esta palma, desde mamíferos y aves de gran a mediano



Figura 7. Palmar de *Mauritiella aculeata* en el caño La Pica. Foto: G. Colonnello.



Figura 8. Interior del palmar de *Mauritiella aculeata* en el caño La Guardia. Los elementos más altos son *Mauritia oleracea*. Foto: G. Colonnello.

TERCERA PARTE



L. M. Mesa-S

tamaño, hasta peces (Cerón y Mena 1994, Cerón 1995).

Materiales y metodos

Basados en imágenes satelitales y trabajo de campo, se localizaron las comunidades de *Mauritiella aculeata* que fueran logísticamente accesibles (Figura 9). Para la descripción del medio físico-natural se utilizaron datos y descripciones de informes técnicos y mapas que abarcan los sitios estudiados en campo. Previamente a la actividad de campo se compendiaron y analizaron datos geológicos, geomorfológicos, edafológicos, hidrográficos y climatológicos, así como cartografía a escala 1:100.000 y otras escalas más amplias, e imágenes de satélites. Para la comprobación organoléptica en campo de los rasgos edafológicos se hicieron perforaciones con barreno en una transección que cubrió diferentes formas de terreno en las inmediaciones del sitio 1 o primera

parcela en el caño La Pica: a) parte baja o distal de la duna adyacente al lecho menor del caño (perforación hasta 1,60 m), b) parte media de la duna (perforación hasta 1,60 m) y c) parte alta de la duna (perforación hasta 0,30 m). En el sitio 2 se realizó una excavación en una posición anegadiza en temporada lluviosa, correspondiente a una cubeta de desborde entre dunas (perforación hasta 0,70 m). Las comunidades vegetales se describieron usando dos enfoques: a) La descripción florística de las unidades de vegetación, por medio de inventarios en recorridos aleatorios. Los ejemplares en flor o fruto se colectaron, preservaron con métodos estándar y trasladaron al Herbario IVIC para su identificación. b) En dos localidades, una anegada y otra no anegada, se marcaron parcelas de 0,05 ha (50 x 10 m) divididas en 10 sub-parcelas de 5 x 10 m. En el centro de la parcela se dispuso una cinta métrica. Se midieron todos los individuos leñosos

enraizados mayores de 2 metros de alto, incluyendo árboles, lianas y hemiepífitas, con un diámetro $\geq 2,5$ cm DAP (diámetro a la altura del pecho, o a 1,3 m del suelo). Para el cálculo del área basal en el caso de plantas con tallos múltiples, se sumaron los diámetros de los fustes. Se colectaron muestras de las especies no identificadas en campo para su identificación, que posteriormente se depositaron en los Herbarios IVIC y CAR.

En cada sub-parcela se midieron las siguientes variables: número de individuos, especies, posición a lo largo de la cinta métrica y altura de copa, datos con los que se dibujó un perfil vertical siguiendo a Richards (1983). Se calculó el índice de valor de importancia (IVI) para cada especie presente en la muestra sumando la frecuencia absoluta, la abundancia absoluta y la dominancia absoluta (área basal) (*sensu* Mueller-Dombois y Ellenberg 1974), para un valor máximo de 300.

Resultados y discusión

Los humedales del caño La Pica

Los humedales ribereños de este sector de la planicie eólica ocupan franjas estrechas hasta más o menos amplias, a ambos lados de los cauces de ríos y caños. La cubierta vegetal del humedal de esta planicie apureña no es homogénea, ya que la dinámica de las aguas, el relieve y las características edáficas determinan la existencia de tres ambientes sometidos a diferentes regímenes de duración e intensidad de la inundación. Esto da lugar a *facies* de vegetación con grandes diferencias en composición y estructura:

1. El bosque de galería con *Mauritiella aculeata* como dominante; está asociado al cauce propiamente dicho

y por lo tanto se halla semi hasta permanente inundado. La lámina de agua varía entre 0,2 a 2,0 m. El relieve está conformado por montículos y zanjas o canales determinados por la erosión de las aguas del río y por el crecimiento de las plantas de *M. aculeata* y en ocasiones de *Campsiandra taphornii*, agrupadas en los túmulos que se forman a partir de la acumulación de sedimentos y restos vegetales. En estos, germinan y crecen especies que requieren de sustratos con menor nivel de inundación, tales como *Macrolobium multijugum*, *Simaba orinocensis* o *Scleria secans*. El bosque está conformado por una comunidad de leñosas con alturas de dosel entre 4 y 15 m y densidad de copas muy variable.

2. El bosque bajo y arbustal estacionalmente inundable alcanza de 2 a 6 m de alto y está conformado por un dosel relativamente continuo, en el cual dominan arbolitos y arbustos. En la zona de contacto entre el Bosque bajo y arbustal con el Bosque de galería con palmas *M. aculeata* es ocasional hasta frecuente y está acompañada por especies leñosas brevicaducifolias, muchas de ellas con hojas coriáceas y con tendencia al crecimiento agrupado en el ápice de las ramas. Las especies más importantes que crecen en este ambiente son *Hirtella racemosa* var. *hexandra*, *Eugenia florida*, *Ocotea* sp., *Ouratea panamica*, *Parahancornia oblonga*, *Cybianthus spicatus* y *Lagenocarpus guianensis* subsp. *guianensis*.
3. El herbazal estacionalmente inundable está ubicado en la posición topográfica más alta y solo se inunda en época de lluvias, aunque el nivel freático siempre es alto, aún durante la temporada de sequía.



Figura 9. Localización de los sitios de muestreo en el caño La Pica. Fuente: Google Earth (fecha de consulta 2/04/2016 @Google Inc.).

TERCERA PARTE

Ocasionalmente, en microcubetas, se observaron algunos individuos de *Mauritia flexuosa* e incluso alguna *M. aculeata*, entremezcladas con arbolitos de *Caraipa llanorum* o *Acosmium nitens* que crecen distantes unos de otros. En estos suelos de desarrolla una comunidad de plantas muy rara, generalmente sin arbustos, pero con frutices menores a 1 m de alto y con gran cantidad de hierbas anuales: *Xyris jupicai*, diversas eriocauláceas, *Rhynchanthera apurensis*, *Limnosporea spruceana*, dos especies de *Acisanthera*, *Utricularia erectiflora*, *Lobelia aquatica*, *Rhynchospora pilosa* subs. *arenicola* y *Drosera sessilifolia*, entre otras. En el anexo 1 se presentan las especies de plantas encontradas en los humedales del caño La Pica, discriminadas por el hábitat que ocupan y su forma de vida. La figura 10 esquematiza las diferentes comunidades del *continuum* vegetal que compone un humedal típico del caño La Pica.

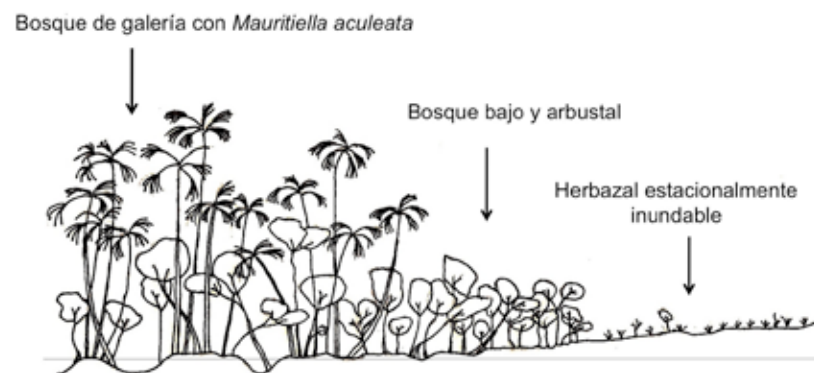


Figura 10. Diferentes comunidades de vegetación que componen el humedal del caño La Pica.

El bosque de galería de *Mauritiella aculeata*

Primera parcela (anegada)

El sector del caño La Pica en que se ubicó la primera parcela, mantiene una lámina de agua de aproximadamente 40 cm, aún en época de sequía, lo que la caracteriza como anegadiza (Figura 11). En ella se observaron tres estratos de plantas. El bajo entre 3 y 4 m de alto con *Couepia paraensis*, *Simaba orinocensis* y *Panopsis rubescens*. El medio de 7 a 8 m con *Campsandra taphornii*, Annonaceae sp. 1 y *Macrolobium multijugum*, y el alto de 10 a 12 m con *Eschweilera tenuifolia* y *Mauritiella aculeata*. El dosel no supera 14-15 m de alto y es discontinuo debido al hábito cespitoso de *M. aculeata* y muy probablemente a las irregularidades del relieve sumergido del cauce que influye la altura y estabilidad de los árboles.

Se encontraron pocas especies de hierbas acuáticas, enraizadas o flotantes, entre ellas dos especies de *Utricularia*, *Mayaca*



Figura 11. Interior de la parcela anegadiza. Foto: G. Colonnello.

sellowiana, *Eichhornia heterosperma* y *Cabomba furcata* (Figura 12), además de dos especies de ciperáceas: *Diplacrum guianense* sobre suelos húmedos pero no inundables y *Eleocharis capillacea* en orillas con inundación somera. Dos trepadoras se reportan, *Heteropterys orinocensis* y *Scleria secans*, que forma verdaderas cortinas de tallos y hojas cortantes, mientras que la leñosa *Psittacanthus eucalyptifolius* fue la única planta parásita observada (Figura 13). No se encontraron epífitas.

Según puede apreciarse en la tabla 1, apenas 12 especies de árboles con DAP > 2,5 cm se encontraron en la parcela, entre ellas *M. aculeata* con casi el 44% de los individuos y algo más del 46% del área basal de

los individuos medidos, es el dominante ecológico de estos ambientes, con el 35% del valor total de importancia ecológica de la comunidad. Le siguen en importancia *Eschweilera tenuifolia* y *Macrolobium multijugum*. En conjunto estas tres especies comparten más de 2/3 del peso ecológico en la comunidad del bosque ribereño. En contraste se determinaron cinco especies con dos o menos individuos: *Couepia paraensis* subsp. *glaucescens*, *Panopsis rubescens*, *Simaba orinocensis*, Myrtaceae sp. 1 e *Hirtella racemosa* var. *hexandra*, que juntas alcanzan el 6% del valor total de la importancia ecológica en la comunidad. Se contabilizaron 239 árboles, lo que equivale a 2.390 ind.ha⁻¹. En la figura 14 se presenta el perfil estructural de esta parcela.



L. M. Mesa-S

TERCERA PARTE



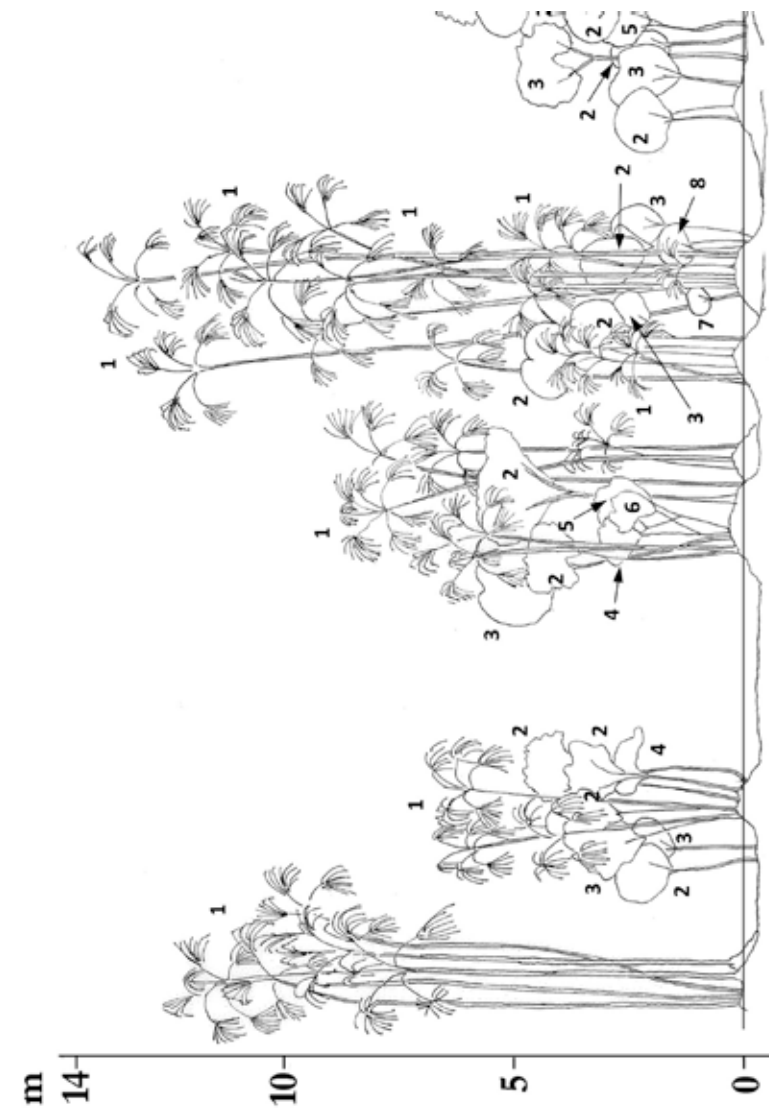
L. M. Mesa-S



Figura 12. Flores de la planta acuática *Cabomba furcata*. Foto: G. Colonnello.



Figura 13. Flores de la parásita *Psittacanthus eucalyptifolius*. Foto: R. Gonto.



Figuras 14. Perfil del bosque de galería con palmas, parcela 1 (anegada). 1) *Mauritiella aculeata*, 2) *Eschweilera tenuifolia*, 3) *Campsiandra taphornii*, 4) *Ouratea panamica*, 5) *Annonaceae* sp. 1, 6) *Cybianthus venezuelanus*, 7) *Hirtella racemosa* var. *hexandra*, 8) *Couepia paraensis* subsp. *glaucescens*, 9) *Panopsis rubescens*, 10) *Simaba orinocensis*, 11) *Myrtaceae* sp. 1, 12) *Macrolobium multijugum*.

TERCERA PARTE



L. M. Mesa-S

Tabla 1. Valores del índice de valoración de importancia (IVI) calculado para el muestreo de la parcela 1 (anegada).

Especies	No. árboles	Frecuencia	Área basal (m ²)	IVI
<i>Mauritiella aculeata</i>	105	7	0,671	104,79
<i>Eschweilera tenuifolia</i>	83	10	0,604	97,84
<i>Macrolobium multijugum</i>	11	6	0,071	24,99
<i>Annonaceae</i> sp. 1	8	5	0,026	16,19
<i>Ouratea panamica</i>	5	4	0,019	14,29
<i>Campsiandra taphornii</i>	12	3	0,023	13,17
<i>Cybianthus venezuelanus</i>	6	3	0,009	9,75
<i>Couepia paraensis</i>	2	2	0,005	5,6
<i>Panopsis rubescens</i>	2	2	0,015	4,1
<i>Simaba orinocensis</i>	2	1	0,006	3,44
<i>Myrtaceae</i> sp.1	2	1	0,002	3,16
<i>Hirtella racemosa</i>	1	1	0,001	2,68
Total	239		1,451	300

Segunda parcela (no anegada)

Por hallarse topográficamente más elevada que la primera, no se anega sino durante los periodos de aguas altas (Figura 15). Presenta un estrato principal de árboles con copas entre nueve y 12 metros de altura, ocupado por *M. aculeata*, *Eschweilera tenuifolia*, *Campsiandra taphornii*, *Micropholis gardneriana*, *Simaba orinocensis*, *Dulacia* sp., *Macrolobium multijugum* y *Licania apetala*. Otro estrato inferior por debajo de 6 m de alto, donde se encuentran *Nectandra* sp., *Panopsis rubescens*, *Duroia* sp. y *Tovomita spruceana*. El estrato herbáceo es prácticamente inexistente, debido al prolongado anegamiento del período lluvioso y solo se presenta en las posiciones topográficamente más elevadas del terreno, *Spathanthus bicolor*, y algunas hierbas acuáticas como *Cabomba furcata*, *Utricularia erectiflora*, *U. foliosa* y *Mayaca fluviatilis*. Las únicas trepadoras

fueron la hierba *Scleria secans* y una Bignoniaceae leñosa. Se observaron epífitas en árboles de los estratos bajo e intermedio: una orquídea estéril y *Tillandsia balbisaniana*. Fue evidente una gran cantidad de plántulas de *M. aculeata* que colonizan los suelos durante la temporada seca son eliminadas en el próximo período de inundación.

En la parcela se encontraron 13 especies de árboles con DAP > 2,5 cm. Aquí *Mauritiella aculeata* es la especie dominante, con más del 27% del valor ecológico del bosque, casi 41% del total de árboles censados y 20% del área basal de la comunidad. Le siguen en importancia *Eschweilera tenuifolia* y *Campsiandra taphornii*, entre estas tres especies se encuentran casi las dos terceras partes (179,31%) de la importancia ecológica total del bosque y el 64,6% de todos los árboles medidos

**Figura 15.** Aspecto del bosque de galería con palmas de la parcela 2 (no anegada). Foto: G. Colonello.**Tabla 2.** Valores del índice de valoración de importancia (IVI) calculado para el muestreo de la parcela 2 (no anegada).

Especies	No. árboles	Frecuencia	Área basal (m ²)	IVI
<i>Mauritiella aculeata</i>	53	8	0,362	82,26
<i>Eschweilera tenuifolia</i>	13	7	0,418	52,04
<i>Campsiandra taphornii</i>	18	8	0,226	45,01
<i>Micropholis gardneriana</i>	18	3	0,147	30,03
<i>Dulacia</i> sp.	2	2	0,276	22,39
<i>Laetia suaveolens</i>	12	3	0,050	17,34
<i>Macrolobium multijugum</i>	2	1	0,183	14,5
<i>Licania apetala</i>	4	3	0,086	13,2
<i>Nectandra</i> sp.	4	2	0,004	8,6
<i>Simaba orinocensis</i>	1	1	0,009	3,94
<i>Panopsis rubescens</i>	1	1	0,004	3,62
<i>Duroia</i> sp.	1	1	0,003	3,56
<i>Tovomita spruceana</i>	1	1	0,002	3,51
Total	130		1,773	300

TERCERA PARTE



L. M. Mesa-S

**Figura 16.** Frutos de *Parahancornia oblonga*. Foto: G. Colonnello.**Figura 17.** *Panopsis rubescens* en flor. Foto: R. Gonto.**Figura 18.** Frutos de *Licania apétala*. Foto: R. Gonto.

(Tabla 2). Por otro lado, las especies menos representadas son *Simaba orinocensis*, *Panopsis rubescens*, *Duroia* sp. y *Tovomita spruceana*, cada una con un solo individuo y 14,6% de la importancia ecológica total. Se censaron un total de 130 árboles, equivalentes a 1.300 ind.ha⁻¹. Algunas especies encontradas en estos ambientes aparecen en las figuras 16, 17 y 18. En la figura 19 se presenta el perfil estructural del palmar de esta parcela.

La riqueza de especies leñosas en las comunidades de *M. aculeata* del caño La Pica es muy baja, tan solo 12 a 13 especies fueron contabilizadas en las parcelas. Sin embargo, fuera de las parcelas se

observaron otras 46 especies leñosas entre árboles, arbustos y trepadoras, algunas de afinidad amazónica como *Laetia suaveolens*, *Macrosamanea discolor* var. *discolor*, *Leopoldinia pulchra*, *Panopsis rubescens* y la misma *M. aculeata*, además de otras reseñadas por Schargel y Aymard (1993), que aquí alcanzan su distribución más septentrional. Tampoco resultaron ricos en palmas estos ambientes, además de *M. aculeata*, solo se observaron otras cuatro especies de palmas en la vega inundable del caño, estas fueron *Mauritia flexuosa*, quizá la más conspicua, presente en suelos anegados todo el año; seguida de *Astrocaryum jauari* (Figura 20), *L. pulchra* y *Bactris bidentula*, ubicadas sobre suelos

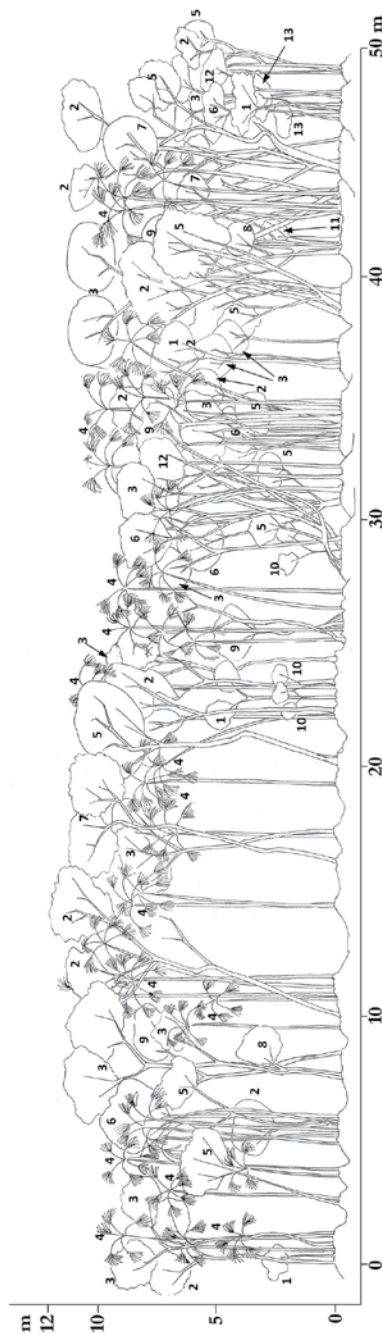


Figura 19. Perfil del bosque de galería con palmas, parcela 2 (no anegada). 1) *Licania apetala* var. *aperta*, 2) *Micropholis gradneriana*, 3) *Eschweilera tenuifolia*, 4) *Mauritiella aculeata*, 5) *Campsiandra taphornii*, 6) *Laetia suaveolens*, 7) *Dulacia* sp., 8) *Tovomita spruceana*, 9) *Macrolobium multijugum*, 10) *Nectandra* sp., 11) *Duroia* sp., 12) *Simaba orinocensis*, 13) *Panopsis rubescens*.



Figura 20. *Astrocaryum jauari*, común en el borde del bosque de galería. Foto: R. Gonto.

estacionalmente inundables, en bancos del río y en planos donde la inundación es de menor cuantía y duración.

Todo ello resulta comparable con la composición y la estructura de otras comunidades de palmas que crecen en hábitats de similares características ambientales, como por ejemplo las comunidades de *Roystonea oleracea* del Parque Nacional Turuépano, que tienen entre 10 y 13 especies (Colonnello *et al.* 2009 y en prensa). Igualmente los palmares de pantano del Delta Medio del Orinoco, compuesto por pocas especies, tales como *Mauritia flexuosa*, *Symphonia globulifera*, *Euterpe precatoria*, *Virola surinamensis*, *Protium heptaphyllum* y *Pterocarpus officinalis* (González-B. 2011).



L. M. Mesa-S

A las condiciones de prolongado anegamiento de estos ambientes, se agrega la pobreza de nutrientes de los suelos y las aguas. Según Stauffer (2000), la diversidad y abundancia de palmas está condicionada por una combinación de factores de carácter hidrológico, principalmente, por lo que es presumible que la duración de las inundaciones y las características químicas del agua en los caños y ríos (pH y oligotrofia del sistema) determinen las características más relevantes de la rizosfera y el consecuente establecimiento y crecimiento de las especies.

La densidad de los individuos adultos de *Mauritiella aculeata*, varió desde 1.060 ind.ha⁻¹, en la parcela de inundación estacional, hasta 2.100 ind.ha⁻¹ en la parcela de inundación permanente. Estos valores son muy superiores a la densidad de individuos adultos de *Mauritia flexuosa* en comunidades boscosas (92 ind.ha⁻¹), morichales abiertos (156 ind.ha⁻¹), o morichales cerrados (300 ind.ha⁻¹), de los Llanos Centrales de Venezuela (Ponce *et al.* 1996, González-B. 1987), hasta valores que varían en la Amazonia entre 15 y 645 ind.ha⁻¹ (Khan y de Granville 1992). O en comunidades dominadas por palmas, en las tierras bajas de la amazonia venezolana: *Leopodinia piassaba* (3-390 ind.ha⁻¹), y *Attalea maripa* (180-580 ind.ha⁻¹) (Aymard *et al.* 2009). Estas diferencias pueden deberse a la alta densidad (porte pequeño de la planta) y al patrón de agrupamiento mostrado (crecimiento cespitoso).

Conclusiones

En Venezuela las comunidades de *Mauritiella aculeata*, asociadas al caño La Pica son características de ambientes oligotróficos en ríos de aguas negras. Ello se refleja en la composición florística, en la baja riqueza de especies y en las características

TERCERA PARTE



L. M. Mesa-S

morfológicas de adaptación a ambientes fuertemente restrictivos como son la esclerofilia, así como la inclinación de las hojas, las raíces aéreas, la abundancia de lenticelas y los ritmos fenológicos observados en algunas especies. *Mauritiella aculeata* es la planta dominante en los ambientes de bosque de galería inundables, gracias al alto número de individuos presentes por unidad de área, en comunidades vegetales caracterizados por la baja diversidad vegetal.

Bibliografía

- Albán, J. A. 1994. La mujer y las plantas útiles silvestres en la comunidad Cocama-Cocamilla de los ríos Samiria y Maraón. Informe. Proyecto WWW 7560. Lima, 85 pp.
- APG III (The Angiosperm Phylogeny Group). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Aymard, A. G., R. Schargel, P. Berry y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no inundables, Estado Amazonas, Venezuela. *BioLlania* 9: 6-251.
- Baker, W. J., J. Dransfield y T. A. Hedder-son. 2000. Phylogeny, character evolution, and a new classification of the Calamoid plants. *Systematic Botany* 25: 297-322.
- Bernal, R. y G. Galeano. 2010. Notes on *Mauritiella*, *Manicaria* and *Leopoldinia*. *Palms* 54 (3): 119-132.
- Cerón M., C. E. y P. Mena V. 1994. Etnobotánica y notas sobre la diversidad vegetal en la comunidad Cofán de Sinagüé, Sucumbíos, Ecuador. *EcoCiencia*, Fundación Ecuatoriana de Estudios Ecológicos. 260 pp.
- Cerón, C. E. 1995. Etnobiología de los Cofanes de Dureno: Provincia de Sucumbíos, Ecuador. Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales. Conservación Internacional y Ediciones Abya Yala. Serie Pueblos del Ecuador 1. 214 pp.
- Chacón M., E. J. 1985. Ecological and spatial modeling. Mapping ecosystems, landscape changes and plant species distribution in Llanos del Orinoco, Venezuela. Tesis doctoral, Wageningen Universitaat, the Netherlands y the International Institute for Geo-Information Science and Earth Observation. Enschede. 238 pp.
- Colonnello, G., M. A. Oliveira-Miranda, H. Álvarez y C. Fedón. 2009. Parque Nacional Turuépano, Estado Sucre, Venezuela: unidades de vegetación y estado de conservación. *Memoria de Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 172: 5-35
- Colonnello, G., J. R. Grande y I. Márquez M. 2016. *Roystonea oleracea* communities in Venezuela. *Botanical Journal of the Linnean Society* 82 (2): 439-450. doi:10.1111/boj.12445
- Comerma, J. A. y M. O. Luque. 1971. Los principales suelos y paisajes del estado Apure. *Agronomía Tropical* 21 (5): 379-396.
- Dransfield, J., N. Uhl, C. Asmussen, W. J. Baker, M. Harley y C. Lewis. 2008. *Genera Palmarum. The evolution and classification of palms*. University of Chicago Press. 732 pp.
- Elizalde, G., J. Vilorio y A. Rosales. 2007. Geografía de suelos de Venezuela. Pp. 402-537. En: Grau, C. (Ed.), *GeoVenezuela 2. Medio físico y recursos ambientales*. Fundación Empresas Polar. Caracas, Venezuela.
- Ferreira, L. V. 1997. Is there a difference between the white water floodplain forests (várzea) and black water floodplain forests (igapó) in relation to number of species and density?. *Brazilian Journal of Ecology* 1 (2): 60-62.
- Ferreira, L. V. y T. J. Stohlgren. 1999. Effects of river level fluctuation on plant species richness, diversity, and distribution in a floodplain forest in Central Amazonia. *Oecologia* 12 (4): 582-587
- Galeano, G. 1992. Las palmas de la región de Araracuara. Estudios en la Amazonia colombiana. Vol. 1. Bogotá. 181 pp.
- González-B., V. 1987. Los Morichales de los llanos orientales: un enfoque ecológico. Ediciones Corpoven Caracas. 48 pp.
- González-B., V. 2011. Los bosques del delta del Orinoco. Pp. 197-240. En: Aymard, G. (Ed.), *Bosques de Venezuela: un homenaje a Jean Pierre Veillon*. BioLlania edición especial (10).
- González de Juana, C., J. M. Iturralde de A. y X. Picard C. 1980. Geología de Venezuela y de cuencas petrolíferas. Tomos I y II. Ediciones Foninves. 1era. edición. Caracas. 1012 pp.
- Gragson, T. L. 1995. Pumé exploitation of *Mauritia flexuosa* (Palmae) in the llanos of Venezuela. *Journal of Ethnobiology* 15 (2): 177-188.
- Henderson, A. G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton University Press. New Jersey. 353 pp.
- Hétier, J. M. y R. López F. (Compiladores). 2003. Tierras llaneras de Venezuela. CI-DIAT. Mérida. 549 pp.
- Junk, W. J. 1982. Amazonian floodplains: their ecology, present and potential use. *Revue Hydrobiologie Tropicale* 15 (4): 285-321.
- Junk, W. J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonia. Pp. 47-64. En: Holm-Nielsen, L. B., I. C. Nielsen, H. Balslev (Eds.), *Tropical Forest Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, London.
- Keel, S. H. y Prance, G. T. 1979. Studies of the vegetation of a black water igapó (Rio Negro-Brazil). *Acta Amazonica* 9: 645-655.
- Khan, F. y J. J. de Granville. 1992. Palms in Forest Ecosystems of Amazonia. Springer-Verlag, Berlin. 172 pp.
- Kronik, J. 1999. Fééjahisuu: fééne jatimejé hiyaachi suunu. Palmas de los nietos de la tierra y montaña verde del centro. Centro de Investigación de desarrollo, Copenhague. 69 pp.
- Lasso, C. A. 2014. Tipología de aguas (blancas, claras y negras) y su relación con la identificación y caracterización de los humedales de la Orinoquia. Pp. 50-61. En: Lasso, C. A., A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo (Eds.), *XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia- Venezuela)*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- MARNR (Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables). 1982. Región Natural 15. Llanuras eólicas y altiplanicie del Capanaparo-Meta, estado Apure. Sistemas Ambientales Venezolanos. Proyecto VEN / 79 / 001. Dir. Sectorial General de Planificación y Ordenación del Ambiente. Caracas. 121 pp.
- Marrero, C. 2011. Humedales de los llanos venezolanos. UNELLEZ. Barinas. 160 pp.
- Marrero, C. y D. Rodríguez-Olarte. 2014. Pozos de médanos. Pp. 219-220. En: Lasso, C. A. A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y E. Trujillo (Eds.), *XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia-Venezuela)*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.
- Mesa, L. y G. Galeano. 2013. Usos de las palmas en la Amazonia colombiana. *Caldasia* 35 (2): 351-369.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley y Sons, New York. 570 pp.
- Parolin, P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia* 128: 326-335.
- Parolin, P., J. Adis, W. A. Rodrigues, I. Amaral y M. T. F. Piedade. 2004. Floristic study of an igapó floodplain forest in Central Amazonia, Brazil (Tarumã-Mirim, Rio Negro). *Amazoniana* 18 (1/2): 29-47.
- Ponce, M. E., J. Brandin, V. González-B. y M. A. Ponce. 1996. Causas de la mortalidad en plántulas de *Mauritia flexuosa* L.f. *Eco-trópicos* 9 (1): 33-38.
- Richards, P. W. 1983. The three dimensional structure of a Tropical forest. Pp. 3-10. En: Sutton, S. L., Whitmore, T.C. y A.C. Chadwick (Eds.), *Tropical rain forest: Ecology and Management*. Special Publication, Nº 2 of the BES, Blackwell Scientific, Oxford.
- Rodríguez-Altamiranda, R. 1999. Conservación de humedales en Venezuela. Inven-

TERCERA PARTE



L. M. Mesa-S

- tario, diagnóstico ambiental y estrategia. Comité Venezolano de la UICN. Caracas-Venezuela. 110 pp.
- Sánchez, M. y P. Miraña. 1991. Utilización de la vegetación arbórea en el medio Caquetá: 1. El árbol dentro de las unidades de la tierra, un recurso para la comunidad Miraña. *Colombia Amazónica* 5 (2): 69- 98.
 - Schargel, R. 2003. Geomorfología y suelos de los llanos venezolanos. Pp. 89-181. En: Hétier, J. M. y R. López Falcón (Compiladores). Tierras llaneras de Venezuela. CI-DIAT. Mérida. 549 pp.
 - Schargel, R. 2007. Aspectos físico-naturales, geomorfología y suelos. Pp. 21-42. En: Duno de Stefano, R., Aymard, G. y O. Huber (Eds.), *Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de los llanos de Venezuela*. Fundación para la Defensa de la Naturaleza (FUDENA), Fundación Empresas Polar y Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser" (FIBV). Caracas.
 - Schargel, R. y G. Aymard. 1993. Observaciones sobre suelos y vegetación en la llanura eólica limosa situada entre los ríos Capanaparo y Riecito, estado Apure, Venezuela. *BioLlania* 9: 110-147.
 - Silva L., G. A. 2010. Tipos y sub-tipos climáticos de Venezuela. Trabajo de ascenso a la categoría de profesor titular. Esc. Geografía, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes. Mérida. 79 pp.
 - Soil Survey Staff. 2010. Keys to Soil Taxonomy. United States Department of Agriculture - Natural Resources Conservation Service. Eleventh edition. Washington DC. 346 pp.
 - Stauffer, F. 2000. Taxonomía de las palmas del Estado Amazonas. En: F. Stauffer (ed.). Contribución al estudio de las palmas (Arecaceae) del Estado Amazonas. Venezuela. *Scientia Guianae* 10: 1-120.
 - Vásquez, J. B. y M. Vásquez R. 2000. El intercambio de productos forestales diferentes de la madera en el ámbito de Iquitos-Perú. *Folia Amazónica* 11 (1-2): 99-111.

Anexo 1. Listado de especies. A: árbol, a: arbusto, su: sufrutice, tr: trepadora, h: hierba, e: epífita, he: helecho, p: palma, pa: parásita.

Familia	Especie	Hábitat	Forma de vida
Apocynaceae	<i>Parahancornia oblonga</i>	Bosque bajo con arbustal	A
Arecaceae	<i>Astrocaryum jauari</i>	Bosque de galería con palmas	p
	<i>Bactris bidentula</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Leopoldinia pulchra</i>	Bosque de galería con palmas	p
	<i>Mauritia oleracea</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	p
	<i>Mauritiella aculeata</i>	Bosque de galería con palmas	p
Bignoniaceae		Bosque de galería con palmas	tr
Bromeliaceae	<i>Tillandsia balbisiana</i>	Bosque bajo con arbustal	e
	<i>Tillandsia flexuosa</i>	Bosque bajo con arbustal	e
	<i>Tillandsia balbisiana</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	e
Burmanniaceae	<i>Burmannia bicolor</i>	Herbazal inundable	h
Cabombaceae	<i>Cabomba furcata</i>	Bosque de galería con palmas	h
Caesalpiniaceae	<i>Campsiandra taphornii</i>	Bosque de galería con palmas	A
	<i>Chamaecrista diphylla</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Macrolobium multijugum</i>	Bosque de galería con palmas	A
Campanulaceae	<i>Lobelia aquatica</i>	Herbazal inundable	h
Chrysobalanaceae	<i>Couepia paraensis subsp. glaucescens</i>	Bosque de galería con palmas	A, a
	<i>Hirtella racemosa</i> Lam. var. <i>hexandra</i>	Bosque de galería con palmas	a
	<i>Licania apetala</i> var. <i>aperta</i>	Bosque de galería con palmas	A, a
	<i>Licania heteromorpha</i> var. <i>heteromorpha</i>	Bosque de galería con palmas	A
Clusiaceae	<i>Caraipa llanorum subsp. llanorum</i>	Bosque bajo con arbustal	a, A

TERCERA PARTE



L. M. Mesa-S

Anexo 1. Continuación.

Familia	Especie	Hábitat	Forma de vida
Clusiaceae	<i>Tovomita spruceana</i>	Bosque de galería con palmas	A
Cyperaceae	<i>Cyperus haspan</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Cyperus odoratus</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Cyperus surinamensis</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Diplacrum guianense</i>	Bosque de galería con palmas	h
	<i>Eleocharis</i> sp.	Herbazal inundable	h
	<i>Eleocharis capillacea</i>	Bosque de galería con palmas	h
	<i>Eleocharis minima</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Eleocharis mitrata</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Lagenocarpus guianensis</i> subsp. <i>guianensis</i>	Bosque bajo con arbustal	h
	<i>Rhynchospora</i> sp.	Herbazal inundable	h
	<i>Rhynchospora barbata</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Rhynchospora globosa</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Rhynchospora hirsuta</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Rhynchospora imeriensis</i>	Bosque bajo con arbustal	h
	<i>Rhynchospora pilosa</i> subs. <i>arenicola</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Rhynchospora puber</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Rhynchospora spruceana</i>	Bosque bajo con arbustal, Herbazal inundable	h
	<i>Rhynchospora trispicata</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Scleria microcarpa</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Scleria reticularis</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Scleria secans</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	tr
Droseraceae	<i>Drosera sessilifolia</i>	Herbazal inundable	h
Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon humboldtii</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Eriocaulon tenuifolium</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Paepalanthus lamarkii</i>	Bosque bajo con arbustal, Herbazal inundable	h

Anexo 1. Continuación.

Familia	Especie	Hábitat	Forma de vida
Eriocaulaceae	<i>Philodice hoffmannseggii</i>	Herbazal inundable	h
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus lindbergii</i>	Herbazal inundable	h
Fabaceae	<i>Acosmium nitens</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	A
	<i>Ormosia costulata</i>	Bosque de galería con palmas	A
Gentianaceae	<i>Coutoubea ramosa</i>	Herbazal inundable	h
Lauraceae	<i>Nectandra</i> sp.	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	a
	<i>Ocotea</i> sp.	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	A, a
	<i>Ocotea cymbarum</i>	Bosque de galería con palmas	A
Lecythidaceae	<i>Eschweilera tenuifolia</i>	Bosque de galería con palmas	A
Lentibulariaceae	<i>Utricularia</i> sp.	Herbazal inundable	h
	<i>Utricularia erectiflora</i>	Bosque de galería con palmas, Herbazal inundable	h
	<i>Utricularia foliosa</i>	Bosque de galería con palmas, Herbazal inundable	h
Loranthaceae	<i>Psittacanthus eucalyptifolius</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	pa
Lycopodiaceae	<i>Lycopodiella cernua</i>	Herbazal inundable	he
Lythraceae	<i>Cuphea antisiphilitica</i> var. <i>antisiphilitica</i>	Herbazal inundable	su
	<i>Cuphea odonellii</i>	Herbazal inundable	h
Malpighiaceae	<i>Heteropterys orinocensis</i>	Bosque de galería con palmas	tr
Malvaceae	<i>Byttneria genistella</i>	Bosque bajo con arbustal, Herbazal inundable	h
Mayacaceae	<i>Mayaca fluviatilis</i>	Bosque de galería con palmas, Herbazal inundable	h
	<i>Mayaca sellowiana</i>	Bosque de galería con palmas, Herbazal inundable	h

TERCERA PARTE



L. M. Mesa-S

Anexo 1. Continuación.

Familia	Especie	Hábitat	Forma de vida
Melastomataceae	<i>Acisanthera limnobios</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Acisanthera nana</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Comolia leptophylla</i>	Herbazal inundable	a
	<i>Desmoscelis villosa</i>	Bosque bajo con arbustal, Herbazal inundable	su
	<i>Miconia aplostachya</i>	Bosque de galería con palmas	a
	<i>Poteranthera pusilla</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Rhynchanthera apurensis</i>	Herbazal inundable	a
	<i>Rhynchanthera sp.</i>	Herbazal inundable	a
	<i>Tibouchina spruceana</i>	Bosque bajo con arbustal	a
	<i>Tococa coronata</i>	Bosque de galería con palmas	a
Mimosaceae	<i>Macrosamanea discolor var. discolor</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	A, a
Moraceae	<i>Ficus mathewsii</i>	Bosque bajo con arbustal	A, a
Myrtaceae	<i>Eugenia florida</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	a
Ochnaceae	<i>Ouratea panamica</i>	Bosque bajo con arbustal	A, a
	<i>Sauvagesia erecta</i>	Bosque bajo con arbustal, Herbazal inundable	h
Olacaceae	<i>Dulacia cyanocarpa</i>	Bosque de galería con palmas	a
	<i>Dulacia sp.</i>	Bosque de galería con palmas	A
Onagraceae	<i>Ludwigia sp.</i>	Herbazal inundable	a
Orchidaceae		Bosque de galería con palmas	e
Orobanchaceae	<i>Buchnera palustris</i>	Herbazal inundable	h
Plantaginaceae	<i>Conobea aquatica</i>	Herbazal inundable	h
Poaceae	<i>Echinochloa colona</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Oplismenus burmannii</i>	Bosque bajo con arbustal	h

Anexo 1. Continuación.

Familia	Especie	Hábitat	Forma de vida
Polygalaceae	<i>Polygala savannarum</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Polygala subtilis</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Securidaca pendula</i>	Herbazal inundable	a, tr
	<i>Coccoloba dugandiana</i>	Bosque de galería con palmas	a
Pontederiaceae	<i>Eichhornia heterosperma</i>	Bosque de galería con palmas	h
Primulaceae	<i>Cybianthus spicatus</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	a
	<i>Cybianthus venezuelanus</i>	Bosque de galería con palmas	A
Proteaceae	<i>Panopsis rubescens</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	A, a
Rapateaceae	<i>Spathanthus bicolor</i>	Bosque de galería con palmas	h
Rubiaceae	<i>Alibertia latifolia</i>	Bosque bajo con arbustal	a
	<i>Duroia genipoides</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	a
	<i>Duroia sp.</i>	Bosque bajo con arbustal	A
	<i>Limnosipanea spruceana</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Pagamea guianensis var. guianensis</i>	Bosque bajo con arbustal	a
	<i>Palicourea croceoides</i>	Bosque bajo con arbustal	a
	<i>Perama hirsuta</i>	Herbazal inundable	h
Salicaceae	<i>Laetia suaveolens</i>	Bosque de galería con palmas	A
Sapotaceae	<i>Micropholis gardneriana</i>	Bosque de galería con palmas	A, a
Simarubaceae	<i>Simaba orinocensis</i>	Bosque de galería con palmas, Bosque bajo con arbustal	A
Xyridaceae	<i>Xyris sp.</i>	Herbazal inundable	h
	<i>Xyris jupicai</i>	Bosque bajo con arbustal, Herbazal inundable	h
	<i>Xyris laxifolia</i>	Herbazal inundable	h



25. COMUNIDADES CON *Roystonea oleracea* DE VENEZUELA: ASPECTOS FITOGEOGRÁFICOS Y PRINCIPALES COMPONENTES FLORÍSTICOS

José Ramón Grande-Allende y Giuseppe Colonnello

Resumen

Las comunidades de *Roystonea oleracea* representan una de las facies más característica de la zona de bosque semidecíduo de la región Caribe del norte de Suramérica. Se extienden a zonas transicionales de las regiones andina y guayanesa, la isla de Trinidad, Las Antillas Menores y unidades de bosque siempreverde asociadas a ambientes estuarinos (incluyendo bosques de pantano y manglares). Estudios recientes, llevados a cabo durante los últimos ocho años en Venezuela (el país con el mayor número de poblaciones de la especie), han permitido esclarecer los principales patrones florísticos y estructurales de las comunidades originales, así como algunos patrones sucesionales de las comunidades intervenidas. En el presente trabajo se presentan y discuten los principales resultados obtenidos, haciendo énfasis en los patrones florísticos. Se proponen tres áreas principales de distribución (occidente, centro y oriente) y cinco áreas secundarias o subgrupos, con diferentes especies, tipos de vegetación y/o condiciones ecológicas. Los resultados obtenidos se comparan con los disponibles en la literatura de los países

adyacentes, y se discuten las implicaciones fitogeográficas. La información generada puede servir de base para el desarrollo de programas de conservación, y puede aportar pistas sobre la biogeografía de los tipos de bosque involucrados.

Palabras clave. Bosques de pantano. Bosques de manglar. Bosques semidecíduos. Bosques siempreverdes.

Introducción

El género *Roystonea* O. F. Cook (Arecaceae) constituye uno de los elementos florísticos más característico de la subregión biogeográfica Caribe (Morrone 2002), e incluye diez especies y una variedad de hábito arbóreo monocaule, generalmente superior a los 15 m de altura (Zona 1996). De acuerdo a la información disponible en la literatura, solo *Roystonea regia* (Kunth) O. F. Cook y *R. oleracea* (Jacq.) O. F. Cook var. *oleracea* forman agrupaciones naturales densas, en las cuales representan el elemento dominante o codominante (en Sarukhán 1968 se mencionan “palmar[es] de *Rosystonea* sp.”, sin indicación del nombre de la especie). Si bien de la primera especie, ampliamente distribuida en

TERCERA PARTE



G. Colonnello

Mesoamérica, el sur de México y las islas del Caribe, solo se han realizado estudios ecológicos para Cuba (Borhidi 1988 y 1996, Borhidi y Herrera 1977, Borhidi y Muñiz 1984, Huber y Riina 2003), donde se encuentra asociada a suelos con buen drenaje de la zona de bosques semidecíduos y bosques “siempreverdes estacionales” (agrupados dentro de la categoría “montes semicaducifolios” en Bisse 1988), se sabe que también puede crecer en áreas anegables del estado mexicano de Veracruz (Zona 1996). De *Roystonea oleracea* var. *oleracea*, en cambio, se dispone de información sobre comunidades de bosque semidecíduo y siempreverde, donde la especie domina o codomina (Figura 1), para un amplio sector del norte de Suramérica y, en menor proporción, del Caribe suroccidental, e incluye Venezuela (Colonnello y Grande 2010, Colonnello *et al.* 2009, 2012a y b, 2014, 2016 a y b, González-B.

2003 y 2011, Marrero 2011, Rosales *et al.* 1993, y referencias allí citadas), Trinidad y Tobago (Beard 1944 y Bonadie 1998), Colombia (Galeano y Bernal 2005, 2010) y Barbados (Zona 1996). Las comunidades de *Roystonea regia* de Cuba comparten con las comunidades de *Roystonea oleracea* de Venezuela y Trinidad y Tobago (únicas con información florística publicada) las especies *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Malvaceae), *Samanea saman* (Jacq.) Merr. y *Dalbergia ecastapylum* (P. Browne ex L.) Taub. (Fabaceae), así como los géneros *Sabal* Adans. (Arecaceae), *Cordia* L. (Boraginaceae), *Lonchocarpus* Kunth (Fabaceae) y *Swietenia* Jacq. (Meliaceae) (Beard 1944 y Bonadie 1998). En ambos casos, las especies acompañantes corresponden a elementos típicos del área neotropical y caribe, con ninguna o muy pocas especies exóticas, las cuales suelen estar restringidas a comunidades fuertemente

intervenidas. Se desconoce si *Roystonea princeps* (Beccari) Burret (Read 1972) y *R. dunlapiana* Allen (Lot-Helgueras 1991 y Zona 1996), cercanamente emparentadas entre sí según Zona (1996), y también reportadas para humedales, forman comunidades densas similares a las ya mencionadas. *Roystonea oleracea* var. *jenmanii* (Waby) Zona, hasta ahora solo conocida con seguridad bajo cultivo, tal vez coexista con la variedad típica en el nordeste de Venezuela, formando agrupaciones más o menos densas asociadas a lugares con topografía baja y alto nivel freático, estacionalmente inundadas. Todas las comunidades que se encuentran en la zona de bosque semidecíduo se encuentran fuertemente amenazadas como consecuencia de una fuerte presión humana, que data de tiempos coloniales, y se asocia fundamentalmente a la expansión de la frontera agrícola, debido a su ubicación sobre terrenos con alta fertilidad (Colonnello *et al.* 2016b, Borhidi y Herrera 1977). En el caso de Venezuela, dichos enclaves suelen encontrarse, además, cerca de algunos de los centros poblados más grandes del país, donde la expansión urbana, los desarrollos turísticos, la explotación forestal desordenada y la agricultura de subsistencia han venido jugando un papel cada vez más importante desde inicios del siglo XX (Colonnello *et al.* 2016b). Producto de dicha intervención, algunas comunidades apenas conservan a la propia *Roystonea* o pocas especies más dentro del componente arbóreo del dosel original, y se encuentran más o menos integradas al herbazal antrópico que las rodea (Borhidi y Herrera 1977, Colonnello *et al.* 2016a y b, Zona 1991) (Figura 1). En algunos casos, sin embargo, llegan a formarse comunidades boscosas secundarias en las que se recrean parcialmente las condiciones originales (Borhidi 1988, Colonnello *et al.* 2014).

Tomando en cuenta el grado actual de conocimiento sobre las comunidades de *Roystonea oleracea* de Venezuela, y con base en los resultados reportados en la literatura para los países adyacentes, se plantearon los siguientes objetivos: 1) establecer la distribución de las comunidades de *R. oleracea* en el país, 2) detallar los principales elementos florísticos que conforman dichas asociaciones, 3) establecer su clasificación a nivel nacional, 4) establecer comparaciones con otras áreas con comunidades naturales de la misma especie de los países adyacentes (Colombia, Barbados y Trinidad y Tobago) y 5) plantear las implicaciones del conocimiento florístico para el desarrollo eficiente de planes de conservación, tanto de *R. oleracea* como de los tipos de bosque en los cuales esta se desarrolla. Para mayores detalles sobre los aspectos fisionómico-estructurales, ecológicos y de conservación, véanse Colonnello *et al.* (2016a y b).

Materiales y métodos

Durante los últimos ocho años se han estado llevando a cabo importantes esfuerzos de mapeo y caracterización ambiental, florística y fisionómico-estructural de las comunidades de *Roystonea oleracea* de Venezuela, incluyendo evaluaciones del estado de conservación, dinámica sucesional y usos por parte de las comunidades locales (Colonnello *et al.* 2009, 2012a y b, 2014, 2016a y b, Colonnello y Grande 2010). De la totalidad de enclaves ubicados (Figura 2), se escogieron 26 lugares (Tabla 1) donde se levantaron parcelas de 0,1 ha (100 m x 10 m) para el estudio de la flora vascular, divididos en 10 subparcelas de 10 m x 10 m (metodología de acuerdo a Keeley y Fotheringham 2005); dos de las parcelas estudiadas (Caparo 2 y 3) solo abarcaron



Figura 1. Comunidad de *Roystonea oleracea* en la localidad de Los Cristales (área de distribución central, subgrupo 3; estado Lara, Venezuela). Foto: G. Colonnello.

TERCERA PARTE



G. Colonnello

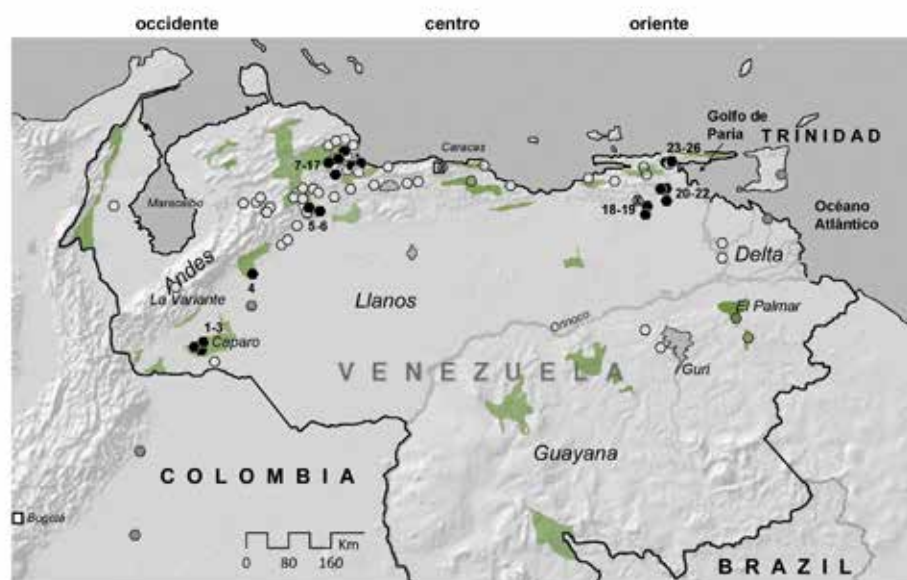


Figura 2. Mapa de distribución de las comunidades espontáneas de *Roystonea oleracea* presentes en Venezuela y los países adyacentes (adaptado de Colonnello *et al.* 2016a). El área correspondiente a la zona remanente con bosques semideciduos aparece resaltada en verde, y fue estimada a partir del mapa de vegetación de Venezuela de Huber y Oliveira-Miranda (2010). Los hexágonos negros corresponden a las parcelas estudiadas (11-12, 13-14 y 24-26 corresponden a las mismas localidades), los grises a localidades no visitadas señaladas en la literatura, y los grises con una “x” a comunidades reportadas en la literatura que han sido eliminadas. Las tres áreas principales de distribución (occidente [parcelas 1-4], centro [parcelas 5-17] y oriente [parcelas 18-26]) son propuestas con base en los resultados del análisis de aglomeración que se muestra en la figura 4.

0,04 ha, debido a la ausencia de comunidades no intervenidas de extensión suficiente. Se anotaron datos ecológicos como tiempo y profundidad de la inundación, posición geomorfológica, características del suelo y grado de intervención. Para las subparcelas sólo se consideraron individuos cuyos tallos presentaran diámetros a la altura del pecho (DAP) superiores o iguales a 2,5 cm. Adicionalmente, para las herbáceas y las plántulas, se establecieron

2 cuadratas de 1 m² por subparcela (una a cada lado de la línea longitudinal media, cerca del centro, para un total de 20 m² por parcela). Las especies fueron colectadas en alcohol isopropílico al 35% con agua y secadas en estufa a una temperatura de ca. 60 °C, y están depositadas en los herbarios CAR y VEN. El sistema de clasificación empleado sigue a APG IV (APG IV 2016) para las angiospermas y Christenhusz *et al.* (2011) para los helechos y sus afines.

No se consideraron aquellas especies que solo se encontraron creciendo en la zona abierta de la parcela S. Bárbara 3, en pleno proceso de regeneración. Con el fin de establecer numéricamente los valores de diversidad de las parcelas se calcularon, solo tomando en cuenta los datos de las subparcelas (excluyendo a las cuadratas), la riqueza y los índices de diversidad de Shannon (H') y Simpson (1-D). Para generar una clasificación de las comunidades estudiadas, se realizó un análisis de aglomeración UPGMA (Unweight Pair-Group Average, por sus siglas en inglés) con distancias de Jaccard, usando el programa MVSP 3,0 (Kovach 1998). En ambos casos, los datos considerados corresponden a la matriz de presencia-ausencia de las especies estudiadas en las subparcelas. Adicionalmente, y con el fin de establecer el valor de dominancia, se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI) por especie, considerando solo aquellos individuos con DAP $\geq$ 2,5 cm. Las especies y valores de IVI considerados son los mismos que en Colonnello *et al.* (2016a) para individuos con DAP $\geq$ 2,5 cm (subparcelas), pero se incluyen especies adicionales, posteriormente identificadas, correspondientes a algunas de las herbáceas presentes en las cuadratas. Los valores de IVI corresponden a la suma de los valores de densidad relativa (porcentaje de individuos), frecuencia relativa (porcentaje de subparcelas) y dominancia relativa (porcentaje de área basal, calculada a partir de los valores de DAP), y con ellos se realizó un análisis de aglomeración UPGMA con distancias Cuadrado, usando también MVSP 3,0 (Kovach 1998). La terminología sobre tipos de vegetación sigue a Huber y Oliveira-Miranda (2010). Así pues, se consideran bosques siempreverdes aquellos con menos de 25% de individuos deciduos (que pierden sus hojas

durante la estación de sequía), y bosques semideciduos aquellos donde 25-75% de los individuos pertenecientes a las especies arbóreas dominantes pierden sus hojas durante la época de sequía (al igual que en Huber y Alarcón 1988).

Resultados y discusión

Producto del estudio de 26 parcelas en 21 localidades de Venezuela (Tabla 1, Figura 2), y 85 levantamientos puntuales no exhaustivos de la flora vascular en el resto del área de distribución, pudo generarse un mapa de las localidades donde actual o históricamente han existido comunidades de *Roystonea oleracea*, un ecosistema previamente poco estudiado (Colonnello *et al.* 2009, Balslev *et al.* 2011, Marrero 2011). Dos de ellas son consideradas extintas: una en el valle de Caracas, reportada por Spence (1878); probable origen del topónimo “Los Chaguaramos” en la ciudad de Caracas), y la otra en la localidad de Santa Bárbara de Maturín, en el estado Monagas (Steyermark 1946). Las dos localidades en el extremo oeste del delta del río Orinoco corresponden a comunidades espontáneas, cuyas poblaciones de *Roystonea* probablemente se deriven de eventos recientes de naturalización, a partir de poblaciones cultivadas (Colonnello *et al.* 2016b). Algunas localidades no fueron visitadas, pero pudieron ser ubicadas con la ayuda de imágenes de satélite y mediante la consulta de la literatura especializada, tanto para Venezuela como para los países adyacentes.

Las comunidades de *Roystonea oleracea* que fueron estudiadas presentaron extensiones reducidas (< 1-100, rara vez 100-6000 ha) dentro de áreas mucho mayores de bosques semideciduos (húmedos y tropófilos, en su mayoría transformados en pastizales) y en menor

TERCERA PARTE



G. Colonnello

Tabla 1. Ubicación de las parcelas estudiadas. Se incluye la superficie aproximada de la comunidad muestreada y los valores de IVI (Índice de Valor de Importancia) y número de individuos por hectárea (ind.ha⁻¹) para *Roystonea oleracea* (Jacq.) O.F. Cook var. *oleracea* (Arecaceae). Solo se consideraron aquellos individuos cuyos tallos (excluida la zona apical con hojas) al menos igualaban la altura del pecho.

	Coordenadas geográficas	No. en la Figura 2	Superficie (ha)	<i>Roystonea oleracea</i>	
				IVI	ind.ha ⁻¹
Caparo 1	07°28'46,29"N-71°01'19,32"O	1	1	42,33	100
Caparo 2	07°28'15,37"N-70°57'20,71"O	2	2,5	43,44	90
Caparo 3	07°26'23,70"N-70°56'59,50"O	3	1,5	34,6	70
Caimital	08°42'45,58"N-70°04'36,47"O	4	10	90,32	320
Los Cristales	09°51'12,90N-68°11'37,30O	5	15	141,54	340
Torrellero	09°43'36,70N-69°08'48,50O	6	52	16,76	450
S. Bárbara 1	10°41'51,52"N-68°26'33,71"O	7	100	55,97	300
S. Bárbara 2	10°42'17,56"N-68°26'34,88"O	8	90	74,47	340
S. Bárbara 3	10°41'50,94"N-68°26'40,82"O	9	60	73,64	150
La Siete	10°38'21,99"N-68°36'25,02"O	10	150	90,42	400
El Tuque (1 y 2)	10°48'37,51"N-68°21'03,03"O	11 y 12	120	47,39 y 91,15	560 y 440
S. Miguel (1 y 2)	57°57'31,74"N-68°30'24,91"O	13 y 14	80	34,23 y 23,16	170 y 90
Las Yeguas	10°05'55,36"N-68°39'59,25"O	15	6	75,46	250
Las Colonias	10°55'48,11"N-68°39'59,25"O	16	5	158,72	670
El Charal	10°50'27,52"N-68°46'49,14"O	17	15	76,48	280
La Toscana	09°49'28,60"N-63°22'24,30"O	18	8	51,72	120
La Candelaria	09°41'39,50"N-63°24'45,70"O	19	8	77,85	160
Cachipo	09°55'50,88"N-63°02'45,72"O	20	25	57,13	140
Caripito río	10°08'6,00"N-63°03'22,50"O	21	50	27,89	40
Caripito puerto	10°08'18,20"N-63°02'47,20"O	22	50	62,26	170
Catuaro 1	10°33'44,91"N-63°01'54,74"O	23	6000	70,6	200
Catuaro 2-4	10°33'0,69"N-63°02'26,92"O	24, 25 y 26		31, 29,7 y 52,3	80, 70 y 160

proporción bosques siempreverdes, con gran variabilidad en cuanto a composición florística y amplia distribución en el norte del país (Colonnello *et al.* 2016a). Las parcelas de las localidades de Catuaro, Caripito y Las Yeguas corresponden a bosques siempreverdes, el resto (menos S. Miguel 2, de tipo estacional) a bosques semidecíduos húmedos (bosques semi-siempreverdes) del acuerdo sistema de tipos de vegetación de Huber y Oliveira-Miranda (2010). Muestran tres o cuatro estratos, dos o tres de leñosas más el soto-bosque, éste último compuesto de hierbas de hasta 2 m de alto, plántulas y juveniles, con densidades bajas, moderadas o altas (Colonnello *et al.* 2016a). En el estrato superior se incluyen emergentes de hasta 35 m de alto, en el segundo estrato árboles de 15-20 m, y en el estrato inferior árboles y arbustos de 2-7 m (Colonnello *et al.* 2016a). Las lianas y hemiepífitas son por lo general escasas, y las epífitas, en general, muy escasas. Las densidades de *Roystonea* en las subparcelas varían de 70 a 670 ind.ha⁻¹ (Tabla 1), y son similares a las registradas para comunidades de otras especies de palmas monocaules altas del norte de Suramérica, como *Mauritia flexuosa* L. f., para la cual 92 ind.ha⁻¹ en matrices boscosas siempreverdes, 156 ind.ha⁻¹ en pantanos malos y 300 ind.ha⁻¹ en pantanos densos de Los Llanos de Venezuela (González-B. 1987 y Ponce *et al.* 1996) y 475 ind.ha⁻¹ en una matriz de bosque de pantano siempreverde en el departamento de Arauca, Llanos Orientales de Colombia (Pérez y Mijares 2013). En *Leopoldinia pias-saba* Wallace, 3-390 ind.ha⁻¹ en el estado Amazonas de Venezuela y en *Attalea maripa* (Aubl.) Mart., 180-580 ind.ha⁻¹ en el estado Amazonas de Venezuela (Aymard *et al.* 2009). A pesar de abarcar diversos tipos de vegetación, el bioclima es siempre de tendencia semihúmeda a seca, de tipo

tropófilo macrotérmico (submesotérmico en la extinta comunidad de Caracas) o xérico submesotérmico (occidente del estado Lara y estado Mérida). La naturaleza semisiempreverde o siempreverde de la gran mayoría de las comunidades estudiadas se debe a la alta humedad del sustrato, asociado a depresiones anegables, márgenes de ríos y ambientes estuarinos. La comunidad de la parcela S. Miguel 2 mostró condición semidecídua estricta, asociada a lapsos reducidos de inundación y bajas densidades de la especie. La información disponible sobre los suelos de las comunidades de *Roystonea oleracea* indica Tropaquents (Rosales *et al.* 1993), Histosoles (Colonnello *et al.* 2009 y 2016a) y diversos tipos de suelos minerales, predominantemente minerales o predominantemente orgánicos, con altas concentraciones de cationes intercambiables, texturas relativamente finas y baja o muy baja salinidad (Colonnello y Grande 2010, Colonnello *et al.* 2014 y 2016a).

Distribución de las comunidades de *Roystonea oleracea* en Venezuela

Las comunidades de *Roystonea oleracea* constituyen uno de los aspectos más llamativos del paisaje de la zona de bosques semidecíduos macrotérmicos y el borde inferior de la zona submesotérmica del norte de Venezuela (Huber y Oliveira-Miranda 2010), sobre todo en aquellos lugares donde se presentan suelos planos y fértiles con alto nivel freático. El intervalo altitudinal oscila entre 0 y ca. 1.000 m s.n.m., e incluye amplios sectores de las áreas caribe (Los Llanos, La Costa y Centro-Occidente) y guayanesa (nordeste de la Reserva Forestal de Imataca y alrededores del embalse de Guri), así como algunas localidades de las regiones florísticas de Los Andes y la depresión del Lago de Maracaibo (esta última también

TERCERA PARTE



G. Colonnello

caribeña). Cabe destacar, sin embargo, que el concepto de bosque semideciduo es considerado aquí en un sentido amplio, e incluye tanto la selva alisia seca (propia- mente semidecidua o subdecidua) como la húmeda (propia- mente semisempre- verde o subsiempreverde) de la terminología geobotánica de Vareschi (1992), equivalentes de los bosques semideciduos estacionales o tropófilos y bosques semideciduos húmedos u ombrófilos de Huber y Oliveira-Miranda (2010). Se corresponde además, con los términos “Selva de lodazal” y “Palmar de pantano” para el área de Los Llanos y la cuenca del río Guarápiche (Ara y Arends 1985) y la región de Caripito (Canales 1985), y “Zona apamatera” (Castillo *et al.* 1984) para la cuenca del río Guarápiche. Si bien esta especie puede encontrarse como un elemento disperso en los bosques semisempre- verdes cercanos a Caucagua (región de Barlovento, en el estado Miranda) y Guasualito (hacia el extremo oeste del estado Apure, cerca de la frontera con Colombia), donde prefiere los márgenes de las lagunas o “esteros”, suele formar agrupaciones densas (“chaguaramales” *sensu* Rosales *et al.* 1993, *Roystonea oleracea* Palm Swamps” *sensu* Bonadie 1998, “selvas de bajío” *sensu* Kochaniewicz y Plonczak 2004, “bosques de chaguaramos” *sensu* Colonnello y Grande 2010 y Colonnello *et al.* 2012b, “chaguaramales” o “maporales” *sensu* Huber y Oliveira-Miranda 2010, “chaguaramales” y “bosques con chaguaramos” *sensu* Colonnello *et al.* 2014 y *Roystonea oleracea* communities *sensu* Colonnello *et al.* 2016a), donde constituye el elemento dominante o codominante, en depresiones anegables y márgenes de cursos de agua de las planicies costeras de Venezuela y la isla de Trinidad (Bonadie 1998, Colonnello y Grande 2010, Colonnello *et al.* 2009, 2012a, 2014), incluyendo el golfo de

Paria (ca. 6.000 ha más o menos continuas en torno al Parque Nacional Turuépano, probablemente la mayor concentración de la especie en el mundo; Oliveira-Miranda *et al.* 2010), el delta del río Orinoco (Colonnello *et al.* 2016a y González-B. 2011) y terrenos estacionalmente inundables de las terrazas aluviales de la vertiente oriental del piedemonte andino en Venezuela y Colombia (Kochaniewicz y Plonczak 2004, Aymard *et al.* 2011, Marrero 2011) y los valles de la región central, centro-occidental y oriental de Venezuela, en los estados Lara, Yaracuy, Aragua, Sucre y Monagas (Colonnello *et al.* 2016a). Aunque muy rara vez, también pueden encontrarse comunidades de esta especie en depresiones de colinas y montañas bajas adyacentes a los valles del Centro-Occidente del país (estados Yaracuy y Lara) y el norte de la región guayanesa (estado Bolívar, en los alrededores del embalse de Guri (Rosales *et al.* 1993 y José R. Grande A. obs. pers.). Hasta ahora sólo han sido localizadas unas pocas comunidades de < 1 ha al oeste de Los Andes. Estas incluyen una sola comunidad en la depresión del Lago de Maracaibo, fuertemente intervenida, y algunas comunidades cerca de La Variante, en el municipio Sucre del estado Mérida, muy similares desde el punto de vista fisionómico (pocos individuos en enclaves húmedos) con las que se encuentran en el valle del río Curarigua, cerca de la población homónima del estado Lara. En ambos casos no ha podido verificarse si se trata de eventos de naturalización reciente, como ocurre en algunas zonas del estado Delta Amacuro (Colonnello *et al.* 2016a), o elementos relictuales, como ha sido propuesto para las comunidades de *Copernicia tectorum* y las sabanas de *Trachypogon* de la provincia biogeográfica Maracaibo (Huber 2008; clasificación biogeográfica de acuerdo a Morrone 2002).

Las comunidades del estado Mérida, desarrolladas sobre las terrazas que bordean el valle del río Chama, se hayan asociadas a bosques semideciduos azonales del bolsón árido de Lagunillas, fuertemente transformados por el cultivo intensivo de la caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L. [Poaceae]). En dichos bosques predominan, dentro de los fragmentos mejor conservados, individuos dispersos de unos 15-20 m de altura de *Erythrina fusca* Lour. (Fabaceae) y especies del género *Ficus* L. (Moraceae) y, en los lugares más intervenidos, herbazales altos con *Samanea saman*. A pesar de que la zona con alta humedad freática y bosques semideciduos se extiende, con doseles progresivamente más altos, hasta los 1800-2000 m s.n.m. (donde comienzan a aparecer elementos florísticos del bosque nublado), sólo han sido detectadas comunidades naturales en la mencionada localidad (La Variante). *Roystonea oleracea*, sin embargo, se cultiva con éxito en las áreas verdes, zonas residenciales y plazas públicas de la ciudad de Mérida, donde alcanza probablemente su límite máximo en altitud (Braun 1970a y Zona 1996). Los reportes para la sierra de Perijá (Ginés *et al.* 1953 y Stauffer 2003), basados en una colección citada por Ginés *et al.* (1953) deben ser descartados, pues corresponden a una especie de menor porte, aún por determinar.

A pesar de que las comunidades de *Roystonea oleracea* han sido consideradas recientemente como un tipo de bosque siempreverde, dentro del grupo de los bosques de palmas (Huber y Oliveira-Miranda 2010), solo han sido encontradas formando parte de unidades de vegetación propiamente siempreverdes en algunas de las regiones estuarinas del norte de Venezuela, incluyendo el golfo de Paria, la planicie costera del estado

Delta Amacuro y el denominado Golfo Triste de los estados Carabobo, Yaracuy y Falcón. *Roystonea oleracea* coexiste allí con especies propias del bosque de manglar (*Rhizophora racemosa* G. Mey., *R. harrisonii* Leechm. [Rhizophoraceae] y *Avicennia germinans* (L.) [Acanthaceae] en los estuarios del golfo de Paria y Delta Amacuro y *R. mangle* L. [Rhizophoraceae] en la desembocadura del río Sanchón, en el Golfo Triste) y los bosques de *Pterocarpus officinalis* (Huber y Oliveira-Miranda 2010, González-B. 2011, Colonnello *et al.* 2014 y 2016a). Forma parte integral, además, del bosque medio denso de *Sapium glandulosum* y *Spondias mombin* asociado al diapiro de barro de Pedernales modelado en los sedimentos de la Formación La Pica (González-B. 2011).

Al igual que en el caso de otras palmas, como *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. y las especies de los géneros *Attalea* Kunth y *Ceroxylon* Bonpl. ex DC., no se ha encontrado a *Roystonea oleracea* formando parte de herbazales naturales o “sabanas” anegables, como si ocurre para *Copernicia tectorum* (Kunth) Mart. y *Mauritia flexuosa* (Huber y Oliveira-Miranda 2010). En algunos casos, sin embargo, *Roystonea oleracea* se encuentra inmersa en herbazales secundarios como remanente del bosque original, pero resulta severamente dañada como consecuencia de las quemadas y los vientos huracanados (Colonnello *et al.* 2014 y 2016).

Comunidades densas, similares a las encontradas hasta ahora en localidades sobre sustrato mineral o predominantemente mineral, han sido recientemente ubicadas en el norte de la Reserva Forestal de Imataca (estado Bolívar), entre Upata y Guasipati, particularmente en los

TERCERA PARTE

alrededores de la población de El Palmar (Colonnello *et al.* 2016b).

Clasificación a nivel nacional y principales componentes florísticos

Las comunidades de *Roystonea oleracea* de Venezuela albergan no menos de 286 especies de plantas vasculares, correspondientes a 282 angiospermas (133 géneros en 60 familias) y 4 especies de monilófitos (3 géneros en 3 familias), ubicadas en 26 parcelas al norte del río Orinoco (hexágonos negros en el mapa de la Figura 2). 163 especies corresponden a árboles (incluyendo todas las palmas erectas), 25 a arbustos y sufrutices, 68 a lianas (principalmente leñosas, incluyendo la palma trepadora *Desmoncus horridus* Splitg. ex Mart. ssp. *horridus*), 28 a hierbas y solo dos a hemiepipfitas. Las epífitas se mostraron, en general, escasas, y no fueron consideradas para los análisis estadísticos. El índice de diversidad de Shannon (H') varió de 1,63 (en Las Yeguas) hasta 3,3

(en Caparo 1). El índice de Simpson (1-D) varió de 0,69 (en Las Colonias) a 0,95 (en Caparo 1). El número total de especies de las principales familias de angiospermas (≥ 3 spp) puede apreciarse en la figura 3. Al igual que en las comunidades de *Mauritia flexuosa*, las familias Arecaceae, Fabaceae y Moraceae muestran un elevado número de taxones, pero a diferencia de estas, las Fabaceae ocupan el primer lugar, las Rubiaceae muestran una mayor importancia florística, las Melastomataceae son muy escasas y las Lauraceae se encuentran completamente ausentes (Pérez y Mijares 2013).

Los resultados del análisis de aglomeración mostrado en la figura 4 corroboran la clasificación propuesta por los autores en una reciente publicación (Colonnello *et al.* 2016a) (Figura 3), si bien difieren en los detalles del área central, donde se clarifican los subgrupos mediante la exclusión de las especies herbáceas que solo fueron

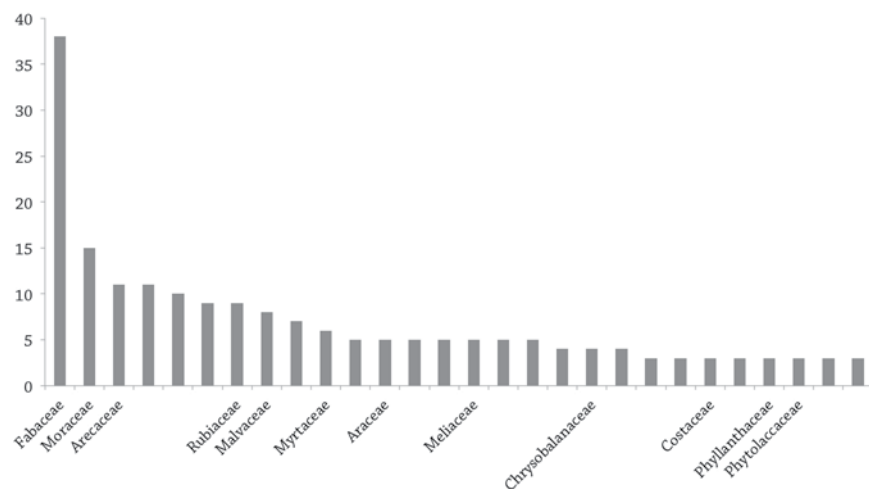


Figura 3. Principales familias de angiospermas (≥ 3 spp) presentes en las comunidades de *Roystonea oleracea* de Venezuela (clasificación de acuerdo a APG IV 2016).

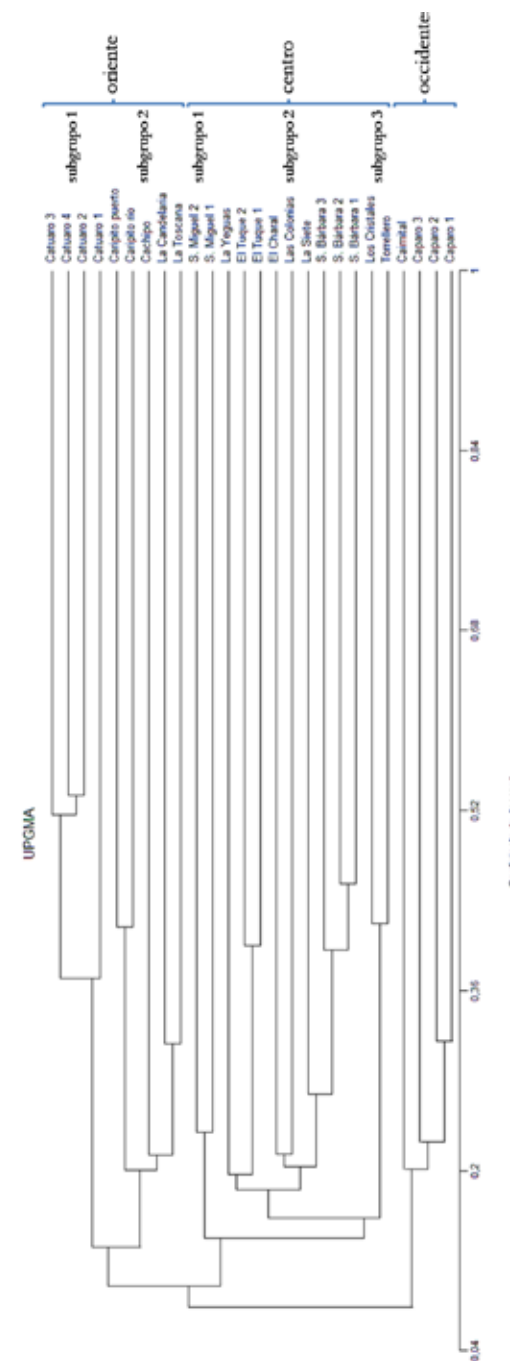


Figura 4. Análisis de aglomeración (UPGMA) con distancias de Jaccard para la matriz de presencia-ausencia de las especies con DAP $\geq 2,5$ cm, presentes en las diferentes parcelas de 0,1 ha (0,04 ha en Caparo 2 y Caparo 3). Se señalan las tres principales áreas de distribución y sus principales subgrupos.

G. Colonnello



TERCERA PARTE

encontradas en las cuadratas. En términos generales, se diferencian tres áreas de distribución: oriente, centro y occidente (Figura 2). En la primera de ellas (oriente) abundan *Desmoncus horridus*, *Erythrina fusca*, *Ficus maxima* Mill. (Moraceae), *Inga vera* Willd. (Fabaceae), *Pterocarpus officinalis* Jacq. (Fabaceae) y *Tabebuia rosea* (Bertol.) DC. (Bignoniaceae) y se incluyen dos subgrupos. El primero de ellos incluye las parcelas de Catuaro, hacia el extremo nordeste, sobre terrenos deltaicos (con abundancia de especies siempreverdes, propias del manglar y los bosques de *Pterocarpus officinalis*) y el otro, hacia el sureste, integra las parcelas de Caripito, Cachipo, La Toscana y La Candelaria (en los valles de los ríos Aragua, Guanipa y Guarapiche del estado Monagas) y presenta especies como *Spondias mombin* (Anacardiaceae), *Virola surinamensis* (Rol. ex Rott.) Warb. (Myristicaceae), *Ceiba pentandra*, *Ficus* sp. 2 (Moraceae) y *Coccoloba latifolia* Poir. (Polygonaceae). En segundo lugar, se diferencia un grupo central (predominantemente en matrices tropófilas), con abundancia de *Andira inermis* (Sw.) Kunth (Fabaceae), *Bactris major* var. *major*, *Ficus maxima*, *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae), *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae), *Spondias mombin* y *Tabebuia rosea*, en cual se pueden diferenciar tres subgrupos menores, solo superficialmente relacionados con la abundancia de *Roystonea*: el primero de ellos incluye las parcelas de la finca San Miguel (parcelas S. Miguel 1 y 2), sobre suelos minerales y con el menor índice de dominancia de dicha especie entre el total de las parcelas estudiadas (correspondiente a S. Miguel 2, con IVI=23,16), así como especies acompañantes únicas, propias de las facies sobre suelo seco del bosque semidecuido de la región. El tercer subgrupo, una simple variación de segundo, se ubica hacia el extremo

sur del área, incluye a las parcelas de Torrellero y Los Cristales, sobre suelos con alto contenido de materia orgánica, y presenta especies únicas como *Anacardium excelsum* (Bertero y Balb. ex Kunth) Skeels (Anacardiaceae) e *Hirtella triandra* Sw. (Chrysobalanaceae), por lo que se encuentra relacionado con los mijaguales o rodales densos de *Anacardium excelsum* ("mijao") propuestos por Marrero (2011). Un tercer grupo, finalmente, es diferenciable en el occidente del país, reúne las localidades ubicadas en el estado Barinas, e incluye a las parcelas de Caimital y Caparo (en matrices predominantemente ombrófilas), las cuales se caracterizan por presentar suelos minerales y abundancia de *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart (Fabaceae), *Attalea butyracea*, *Bactris major* var. *major*, *Calopogonium caeruleum* (Benth.) Sauvalle (Fabaceae), *Casearia* sp.1 y *Luehea seemannii* Triana y Planch. (Malvaceae).

Los árboles (Figura 6) incluyen tanto especies de porte bajo (p. e. *Trichilia* spp [Meliaceae], *Annona glabra* L. [Annonaceae] y *Brownea* spp [Fabaceae]) como alto, algunas de las cuales sobrepasan con frecuencia los 20 y hasta los 30 m de altura (p. e. *Ceiba pentandra*, *Hura crepitans* y *Anacardium excelsum*). Dos especies de estranguladoras fueron identificadas: *Clusia* cf. *rosea* Jacq. (Clusiaceae) y *Ficus* sp. 2 (ambas del área oriental). Las familias más importantes, de acuerdo al número de especies, son: Fabaceae (26 spp, incluyendo 12 Mimosoideae, 11 Faboideae y 3 Caesalpinioideae), Moraceae (15 spp) y Arecaceae (10 spp), seguidas de las Polygonaceae (6 spp), Meliaceae y Rubiaceae (5 spp), las Malvaceae (anteriormente en Bombacaceae), Euphorbiaceae y Myrtaceae (4 spp cada una). Las familias Bignoniaceae, Lecythidaceae, Salicaceae, Sapotaceae,

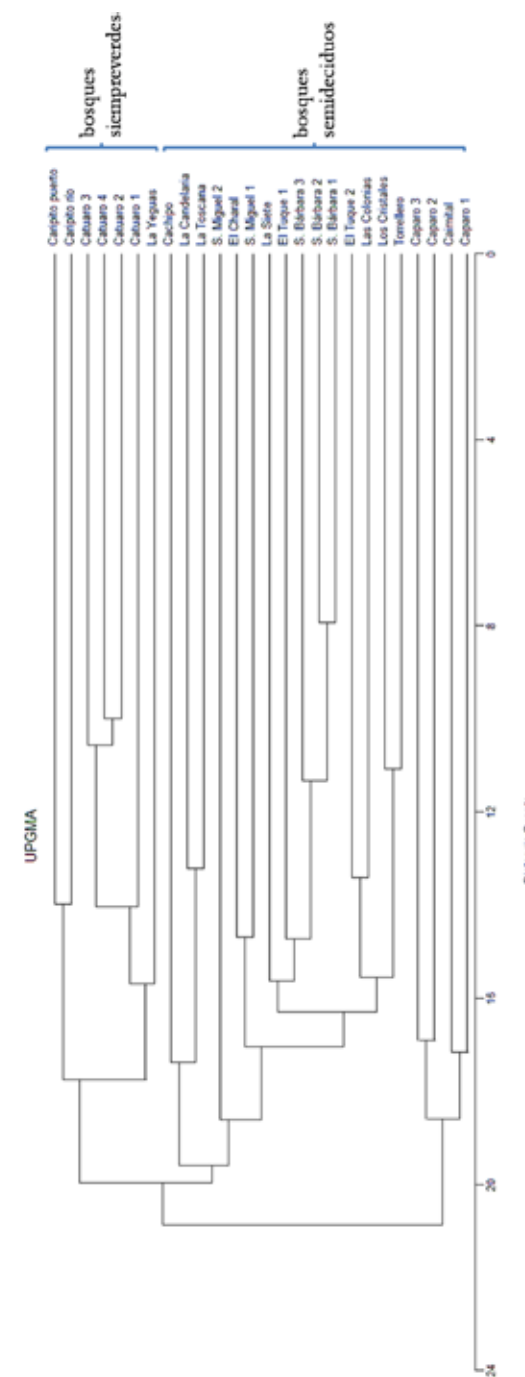


Figura 5. Análisis de aglomeración (UPGMA) con distancias cuerda para la matriz de valores de IVI de las especies presentes en las diferentes parcelas de 0,1 ha (0,04 ha en Caparo 2 y Caparo 3), incluyendo solo individuos con DAP $\geq 2,5$ cm. Se diferencian dos áreas principales, una de ellas en matrices de bosques semidecuidos (parcelas del área central exceptuando Las Yeguas, más todas las parcelas del área occidental) y la otra en matrices de bosques siempreverdes (la mayor parte de las parcelas del área oriental, más Las Yeguas). Las formaciones siempreverdes corresponden a bosques de manglar y bosques de *Pterocarpus officinalis*.

G. Colonnello



TERCERA PARTE



G. Colonnello



Figura 6. Algunos de los árboles más característicos de las comunidades de *Roystonea oleracea* de Venezuela. a) *Couroupita guianensis* Aubl. (Lecythidaceae). b) *Crateva tapia* L. (Capparaceae). c) *Tabebuia rosea* (Bertol.) D C. (Bignoniaceae). d) *Triplaris americana* L. s.l. (Polygonaceae). e) *Gustavia poeppigiana* O. Berg (Lecythidaceae). f) *Brownea coccinea* Jacq. ssp. *coccinea* (Fabaceae: Caesalpinioideae). g) *Annona glabra* L. (Annonaceae). h) *Ficus maxima* Mill. (Moraceae). Fotos: G. Colonnello.

Chrysobalanaceae y Clusiaceae presentan tres especies cada una, mientras que las familias restantes solo presentan una o dos especies. Las palmas erectas suman 10 especies, incluyendo *Roystonea oleracea*: *Attalea butyracea* (Mutis ex L. f.) Wess. Boer (presente en las áreas occidente y centro), *Attalea maripa* (en Cachipo y Caripito puerto), *Bactris major* Jacq. var. *major* (presente en todas las áreas de distribución salvo en el subgrupo 1 de oriente), *Bactris* sp. 1 (en Cachipo), *Euterpe oleracea* Mart. (en oriente, salvo en el subgrupo 1), *Euterpe precatoria* Mart. (solo en Chachipo), *Manicaria saccifera* Gaertn. (solo en Caripito río), *Sabal mauritiiformis* (H. Karst.) Griseb. (solamente en localidades centrales) y *Arecaceae* sp. 1 (solo en Cachipo).

Las lianas representan un componente bastante conspicuo de las comunidades estudiadas, habiéndose encontrado 68 especies en 18 familias. Las más frecuentes pertenecen a las Fabaceae (10 spp), Sapindaceae (7 spp), Bignoniaceae y Malpighiaceae (5 spp cada una), Smilacaceae (3 spp) y Apocynaceae, Combretaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae y Phytolaccaceae (2 spp cada una). Del total de especies de lianas, 11 aún no ha podido ser identificadas por falta de material foliar, floral y/o frutal. Las especies con mayor constancia (presentes en mayor número de parcelas) fueron: *Paragonia pyramidata* (Rich.) Bureau (Bignoniaceae), en 13 parcelas; *Dalbergia ecastaphyllum* (Fabaceae), *Clitoria javitensis* (Kunth) Benth. (Fabaceae) y *Machaerium* sp. 1 vel spp aff. (Fabaceae) siete veces cada una; *Desmoncus horridus* ssp. *horridus* (Arecaceae), Malpighiaceae sp. 1, *Calopogonium caeruleum* (Fabaceae) y *Paullinia alata* L. (Sapindaceae) seis veces, y *Tanaecium jaroba* Sw. (Bignoniaceae) y *Seguieria*

americana L. (Phytolaccaceae), cinco veces cada una. Las trepadoras herbáceas, entre las cuales se encuentran *Iseia luxurians* (Moric.) O'Donell (Convolvulaceae) y *Mesechites trifidus* (Jacq.) Müll. Arg. (Apocynaceae) solo se incluyeron en las subparcelas de las localidades del área central (una localidad cada una), en tanto que *Melothria pendula* L. (Cucurbitaceae) y *Passiflora* sp. 1 (Passifloraceae) fueron censadas en las cuadratas de las parcelas del subgrupo 1 del área oriental. La especie *Paullinia venezuelana* Radlk. (Sapindaceae), con frutos maduros amarillos, y endémica de los bosques semidecíduos del norte del país, se hallaba a pocos metros del área de estudio, en la finca San Miguel (parcelas S. Miguel 1 y 2).

Las hierbas incluyen representantes terrestres y acuáticos, incluyendo 28 especies en 13 familias. Las familias con más especies incluyen Heliconiaceae (7 spp), Araceae y Marantaceae (3 spp cada una), Amaryllidaceae (2 spp: *Crinum erubescens* L. f. ex Aiton e *Hymenocallis tubiflora* Salisb.) y Costaceae (2 spp: *Costus arabicus* L. y *C. scaber* Ruiz y Pav.). Sólo tres especies correspondientes a pteridófitos (helechos y afines), actualmente en el grupo de las Monilophyta, cada una en una familia distinta, fueron censadas en las parcelas ubicadas en el área central (*Acrostichum danaeifolium* Langsd. y Fisch. [Pteridaceae], *Nephrolepis rivularis* (Vahl) Mett. ex Krug [Nephrolepidaceae] y *Thelypteris serrata* (Cav.) Alston [Thelypteridaceae]). *Equisetum giganteum* L. (Equisetaceae) fue encontrada en diversas localidades en las proximidades de Barquisimeto y Curarigua, pero no fue censada en ninguna de las parcelas. Un número importante de herbáceas frecuentes no fueron incluidas en las cuadratas, debido a lo escaso de sus poblaciones, o su patrón de distribución

TERCERA PARTE



G. Colonnello

fuertemente agregado. Estas incluyen especies del género *Caperonia* A. St.-Hil. y *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae), *Ludwigia* L. (Onagraceae) y *Cyperus* L. (Cyperaceae), así como *Aconisia grandis* (Hitchc. y Chase) J. R. Grande, *Ocellochloa stolonifera* (Poir.) Zuloaga y Morrone y *Dallwatsonia pilosa* (Sw.) J. R. Grande (Poaceae, previamente incluidas en *Panicum* L.). Tampoco se incluyen las hierbas ruderales que solo se encontraron en la porción despejada de la parcela en estado de recuperación (S. Bárbara 3). *Eulophia alta* (L.) Fawc. y Rendle (Orchidaceae), una orquídea muy escasa, fue encontrada fuera de la parcela de la localidad Las Colonias, mientras que *Justicia effusa* D. N. Gibson (Acanthaceae), una especie claramente amenazada sobre la cual aún no se disponen de datos poblacionales adecuados (Colonnello *et al.*, 2014) no fue incluida en las cuadratas, pero se encontró en algunas parcelas de las cuencas de los ríos Aroa y Tocuyo. Algunas especies adicionales de aráceas lemnoides y una Lentibulariaceae (*Utricularia gibba* L.) fueron colectadas en microambientes lóticos dentro de algunas de las localidades estudiadas. En el subgrupo 1 del área de distribución oriental *Acrostichum aureum* L. (Pteridaceae), *Amaranthus australis* (A. Gray) J. D. Sauer (Amaranthaceae), *Anthurium jenmanii* Engl. (Araceae) y *Drymonia serrulata* (Jacq.) Mart. (Gesneriaceae) constituyen elementos florísticos característicos.

Las hemiepífitas incluyen solo dos especies, *Macfadyena uncatata* (Andrews) Sprague y Sandwith (Bignoniaceae) y *Monstera adansonii* (Araceae). Esta última especie es uno de los elementos más característicos de las comunidades de *Roystonea* a lo largo del país.

Las epífitas solo abundan en comunidades con doseles muy abiertos, generalmente

debidos a la intervención antrópica. Las mismas incluyen, principalmente, especies de Bromeliaceae y Orchidaceae, y al menos una especie de *Peperomia* Ruiz y Pav. (Piperaceae, en el área de Caparo) y *Epihyllum* Haw. (Cactaceae, en el subgrupo 1 del área oriental). La escasez en epífitas parece ser una característica común a los bosques semidecíduos macrotérmicos del norte de Venezuela, al menos en lo que respecta a la región de Los Llanos (Aymard y González-B. 2007).

De acuerdo a la clasificación propuesta, 86 especies (43 de ellas exclusivas) se encuentran en el área occidental, 150 especies (97 de ellas exclusivas) en el área central, y 92 especies (58 de ellas exclusivas) en el área oriental (Tabla 2). El área occidental es la más homogénea en términos de la composición florística, con 32 de 86 especies (37%) compartidas por la mitad o más de las parcelas, en tanto que las áreas oriente y centro presentan solo 7 de 92 (8%) y 7 de 150 (5%) especies compartidas por la mitad o más de las parcelas (Tabla 2). De acuerdo a los valores de IVI (≥ 20 al menos en una parcela), y su presencia en más de la mitad de las parcelas estudiadas, *Tabebuia rosea* y *Ficus maxima* representan los principales elementos que relacionan las áreas centro y oriente, mientras que *Triplaris americana* L. s.l. (Polygonaceae) asocia las áreas occidente y centro. Las especies de *Heliconia* L. (Heliconiaceae) (Figura 7) resultan muy comunes en las localidades estudiadas, y también permiten establecer relaciones entre las tres principales áreas de distribución. Así, por ejemplo, *Heliconia humilis* y *H. bihai* s.l. son dos taxones estrechamente emparentados que se encuentran entre los elementos más típicos de las áreas de distribución septentrionales. La primera de ellas, endémica del noroeste de América del Sur (norte de Colombia y

Tabla 2. Número total de especies e índices de exclusividad y homogeneidad para las áreas de distribución de comunidades de *Roystonea oleracea* de Venezuela, con base en las 26 parcelas estudiadas. *Se indican promedio y desviación estándar; solo se consideran las especies de las subparcelas (DAP $\geq 2,5$ cm). **Calculado como el porcentaje de especies exclusivas para cada área entre el número total de especies en todas las parcelas. ***Calculado como el porcentaje de especies presentes en la mitad o más de las parcelas de cada área.

	Occidente	Centro	Oriente
n especies total	86	150	92
n especies por parcela*	35 $\pm$ 3,4	27 $\pm$ 8,8	19,6 $\pm$ 8,7
Exclusividad**	15%	35%	63%
Homogeneidad***	37%	5%	8%

Venezuela), es la especie más común en las localidades del área central, mientras que la segunda, un elemento típicamente antillano (y en menor grado también guayanés y amazónico), permite agrupar, junto con *H. spathocircinata* Aristeg. (relativamente común en el oriente del Escudo Guayanés y la isla de Trinidad) las localidades del subgrupo 2 del área oriental. *Heliconia episcopalis* Vell. y *H. latispatha* Benth. son exclusivas del área occidental, si bien *H. metallica* Planch. y Linden ex Hook. permite establecer relaciones con las parcelas más occidentales del área central. *Heliconia hirsuta* L. f., *H. marginata* (Griggs) Pittier y *H. psittacorum* L. f. son especies de amplia distribución para las localidades estudiadas, al igual que a lo largo del área neotropical. Apenas 17 del total de 286 especies (tan solo el 6%) son compartidas por las tres principales áreas florísticas del país (occidente, centro y oriente), *Bactris major* var. *major*, *Cecropia peltata* L. (Urticaceae), *Ceiba pentandra*, *Couroupita guianensis* Aubl. (Lecythidaceae), *Guazuma ulmifolia*, *Inga ingoides* (Rich.) Willd. (Fabaceae), *Ruprechtia cruegeri* Griseb. ex Lindau (Polygonaceae), *Sapium glandulosum*, *Spondias mombin* y

Tabebuia rosea como elementos leñosos, *Calopogonium caeruleum*, *Machaerium* sp. 1 vel spp aff., Malpighiaceae sp. 1 y *Phryganocydia corymbosa* (Vent.) Bureau y K. Schum. (Bignoniaceae) como lianas, *Monstera adansonii* Schott (Araceae) como hemiepífita, y *Calathea lutea* (Aubl.) Schult. (Marantaceae) como hierba. Ninguna especie, además de la propia *Roystonea oleracea*, se encontró en la totalidad de las localidades inventariadas (todas las señaladas en el mapa de la Figura 2).

La alta variabilidad observada en cuanto a la riqueza de especies y los índices de diversidad, parece estar relacionada con la variación en las condiciones ambientales, entre las cuales destacan el régimen hidrológico y el tipo de sustrato (Colonnello *et al.* 2016a). En términos generales, las parcelas con largos periodos de inundación y sustratos orgánicos mostraron los menores valores de riqueza y diversidad ($S = 10-21$, $H' = 1,63-2,24$, $1-D = 0,69-0,87$), incluyendo Las Yeguas, Las Colonias y Catuaro 1-4; los sitios con sustrato fuertemente mineral y menores tiempos de inundación (Caparo 1, S. Miguel 2 y Cachipo), por el contrario, mostraron mayor riqueza



G. Colonnello



Figura 7. Especies del género *Heliconia* L. (Heliconiaceae) presentes en dos o más de las parcelas estudiadas. a) *Heliconia humilis* Jacq. b) *H. bihai* (L.) L. s.l. (morfortipo de las localidades del área de distribución oriental). c) *H. spathocircinata* Aristeg. d) *H. marginata* (Griggs) Pittier. Fotos: G. Colonnello.



Continuación figura 7. Especies del género *Heliconia* L. (Heliconiaceae) presentes en dos o más de las parcelas estudiadas. e) *H. metallica* Planch. y Linden ex Hook. f) *H. episcopalis* Vell. g) *H. latispatha* Benth. (una de las dos variantes cromáticas del área de Caparo). h) *H. hirsuta* L. f. (uno de los dos morfotipos del área de distribución occidental). Fotos: G. Colonnello.

TERCERA PARTE



G. Colonnello

y mayores valores de diversidad ($S=36-40$, $H'=2,80-3,29$, $1-D=0,88-0,95$). La influencia de sustratos hidromórficos locales y la inundación temporal o permanente parece limitar, pues, el número de especies de plantas vasculares. La riqueza de las comunidades de *Roystonea oleracea* (10-40 spp por 0,1 ha y $DAP \geq 2,5$ cm), por otro lado, es considerablemente menor a la de los bosques macrotérmicos no inundables ubicados cerca de las áreas de muestreo, en los cuales se reportan entre 56 y 140 spp para igual tamaño de parcela y valores mínimos de DAP (Aymard 2011 y Aymard *et al.* 2011). A pesar de que los valores de precipitación promedio anual para las comunidades de *Roystonea oleracea* (865 a 1.418 mm) no muestran un patrón claro en su distribución a largo del país, la riqueza en especies es, en general, mayor en Los Llanos (área occidental) y menor en el área oriental, en concordancia con el gradiente florístico del norte del país, el cual muestra un incremento en el número de especies desde el delta del Orinoco hasta Los Andes (Huber *et al.* 1998).

Si bien *Roystonea oleracea* resulta diagnóstica dentro de determinados subtipos forestales, como ha sido mostrado para el área de Los Llanos Occidentales (Kochaniewicz y Plonczak 2004), la alta heterogeneidad florística observada a lo largo del área general de distribución permite asumir que las comunidades con alta densidad de la especie solo deben verse como una facies del bosque circundante, asociada a suelos especialmente húmedos, con características estructurales e hidrológicas particulares. El grado de dominancia de *Roystonea oleracea*, además, resulta muy variable dependiendo de la parcela considerada (Tabla 1), y parece estar relacionado con el tipo de sustrato y el régimen de inundación. Así, por ejemplo,

en la Reserva Forestal de Caparo (parcelas Caparo 1, 2 y 3 del área occidental), *Attalea butyracea* (tratada por algunos autores como *A. maracaibensis* Mart.) y *Bactris major* exhiben valores de IVI superiores a los de la propia *Roystonea*, mientras que en el área central (parcelas S. Bárbara 1 y 2 y S. Miguel 1 y 2), sobre suelos predominantemente minerales, *Hura crepitans*, *Gustavia poeppigiana* O. Berg (Lecythidaceae) y *Bactris major* llegan a presentar valores superiores de dominancia. En el área oriental (parcelas de Caripito y Catuaro), *Pterocarpus officinalis*, *Ficus maximay* *Erythrina fusca* presentan igualmente valores altos de dominancia, y solo en la parcela Catuaro 1 *Roystonea oleracea* es la especie con mayor valor de IVI. En los valles estrechos a lo largo de los ríos Aragua y Guanipa (parcelas de La Toscana y La Candelaria, respectivamente) *Tabebuia rosea* y *Virola surinamensis* presentan los mayores valores de IVI luego de *Roystonea oleracea*, si bien disminuyen en importancia en las parcelas de la planicie costera (Cachipo y Caripito puerto) y llegan a estar ausentes en las parcelas de la planicie deltaica (parcelas de Catuaro). Un análisis de aglomeración adicional, usando los datos de IVI, pero empleando la distancia Cuerda y el algoritmo UPGMA (Figura 5), arroja una clasificación similar a la observada en la figura 4, si bien la marcada dominancia de *Pterocarpus officinalis*, especie siempreverde propia de las planicies costeras en las inmediaciones del litoral marino, agrupa a la parcela de Las Yeguas, en el centro del país, con las localidades de Caripito y Catuaro, en el extremo nordeste. Las parcelas de Caripito, sin embargo, se diferencian de las de Catuaro y Las Yeguas, por los mayores valores de IVI de las especies propias del bosque de manglar. En las tres áreas principales la cantidad de materia orgánica y la duración

de la época de inundación se relaciona positivamente con la densidad y área basal de *Roystonea oleracea*.

En cuanto a las comunidades secundarias, solo se dispone de datos para la cuenca del río Aroa (Colonnello *et al.* 2014 y 2016). Según dichos estudios, *Guazuma ulmifolia*, *Hura crepitans* y *Tabebuia rosea* son las especies típicas del bosque secundario, y *Roystonea oleracea*, *Bactris major*, *Hura crepitans* y *Tabebuia rosea* las especies pioneras en la recolonización de los pastizales antrópicos bajo uso ganadero (Colonnello *et al.* 2014). En aquellos lugares donde no se aplican herbicidas y se excluye al ganado, las comunidades de *Roystonea* pueden regenerarse en apenas 20 años (Colonnello *et al.* 2014 y 2016).

Las comunidades de *Roystonea oleracea* en el contexto regional (Venezuela, Colombia, la isla de Trinidad, Barbados y Las Antillas Menores)

Roystonea oleracea es la especie más alta y vistosa de su género, y tal vez también la más valiosa como ornamental (Henderson *et al.* 1995, Zona 1996). Si bien ha sido ampliamente cultivada desde hace siglos en forma de hileras solitarias ("avenidas de chaguaramo") o en líneas paralelas (generalmente de contorno rectangular) en jardines, haciendas, parques industriales, plazas públicas y áreas verdes en general (Braun 1996, observación personal), en estado natural solo habita los bosques de Las Antillas Menores, de donde sería originaria según Pintaud *et al.* (2008), Barbados (Read 1979 y Zona 1996), la isla de Trinidad, el norte de Venezuela (incluyendo el extremo nordeste del estado Bolívar) y Los Llanos Orientales de Colombia (Zona 1996), en no menos de 115 localidades (Figura 2). Se encuentra

naturalizada, además, en Guyana, Surinam y la Guayana Francesa (Boggan *et al.* 1992), así como en la isla de Antigua (Bailey 1949), Panamá (Svenning 2002) y el bosque atlántico de Brasil (Nascimento *et al.* 2013, Zucaratto y dos Santos 2014). Hasta ahora, sin embargo, solo se tiene certeza de la existencia de comunidades densas naturales en Venezuela, Colombia y la isla de Trinidad (referencias citadas).

De acuerdo al esquema biogeográfico de Morrone (2002), obtenido a partir de análisis panbiogeográficos, el norte de Venezuela está incluido en la subregión Caribeña, con tres provincias principales: Llanos Venezolanos, Costa Venezolana y Maracaibo. Tal como puede ser observado en el gráfico de aglomeración de la figura 4 y en el mapa de la figura 2, la clasificación obtenida con base en los datos de presencia-ausencia de especies muestra un patrón congruente, donde las localidades de occidente, en la provincia Llanos Venezolanos, son mantenidas aparte de las localidades más septentrionales, correspondientes a la provincia Costa Venezolana. Además de esto, la clasificación obtenida muestra que las localidades orientales, al este de la depresión de Unare, son sensiblemente distintas a las localidades centrales, en concordancia con la subdivisión clásica del sistema montañoso del norte del país según Huber *et al.* (1998), pero incluyendo el estado Lara y el este del estado Falcón. Tal vez las diferencias florísticas más notorias entre estas dos áreas sean la presencia de *Heliconia humilis* Jacq. (Heliconiaceae), *Triplaris americana* s.l. (Polygonaceae) y *Brownea coccinea* Jacq. ssp. *coccinea* (Fabaceae) en el área central, y *H. bihai* (L.) L. s.l. (Heliconiaceae), *Virola surinamensis* y *B. coccinea* ssp. *capitella* (Jacq.) D. Velásquez y G. Agostini (Fabaceae) en la oriental. En cuanto a la subdivisión del

TERCERA PARTE



G. Colonnello

área oriental, las parcelas de Catuaro y, en menor proporción, también las de Caripito (Figuras 3-5 y 4-3), muestran una clara influencia del área deltaica como Planicie Cenagosa Costera Nororiental de (González-B. 2011), y son separadas del resto de las localidades, ubicadas en áreas no estuarinas, en los dos análisis de aglomeración (Figuras 4-3 y 5-4). Dicho patrón parece guardar relación, igualmente, con el sistema de Morrone (2002), donde el área del delta del Orinoco se incluye en una provincia separada (Guyana Húmeda), la cual se extiende al este, a través de las tres Guayanas, hasta el norte del estado brasileño de Amapá. Las diferentes localidades de la región guayanesa y la localidad de La Variante (en Los Andes) caen dentro del límite de la provincia Llanos Venezolanos, mientras que la única localidad conocida para el estado Zulia se ubica dentro de la adyacente provincia de Maracaibo. Las especies registradas hasta ahora en las comunidades mejor conservadas corresponden a taxones típicos de la región Neotropical, especialmente de la subregión Caribeña, con algunos elementos guayano-amazónicos en las parcelas ubicadas en el área oriental, adyacentes a las provincia biogeográfica de Guyana y Guyana Húmeda (p. e. *Attalea maripa* y *Virola surinamensis*); unas pocas especies, originarias del Neotrópico, se encuentran también en los trópicos del viejo mundo, probablemente por dispersión humana reciente (*Albizia niopoides*, *Piper umbellatum* L. [Piperaceae], *Samanea saman* y *Struchium sparganophorum* (L.) Kuntze [Asteraceae]) o dispersión natural (*Ceiba pentandra*) o poseen origen incierto, pero presentan una distribución pantropical por mecanismos de dispersión natural (*Rhizophora mangle* [no incluida en las parcelas] y *Acrostichum aureum*). *Amaranthus australis*, presente en las

parcelas Catuaro 1 y Catuaro 3 (subgrupo 1 del área de distribución oriental), es propia de ambientes estuarinos del nordeste de Venezuela, las tres Guayanas y México, si bien se extiende hasta el sureste de los Estados Unidos. Exceptuando las hierbas de la porción abierta de la parcela en regeneración (S. Bárbara 3) y *Terminalia catappa* L. (Combretaceae), ninguna de las especies censadas corresponde a exóticas. Individuos aislados de dicha especie, proveniente del sudeste de Asia, han sido observados en algunas localidades, incluyendo la parcela de Las Colonias, algunas localidades someramente inventariadas en la cuenca del río Tocuyo (Colonnello y Grande 2010), y ciertas localidades del delta del río Orinoco, en bosques de *Sapium glandulosum* y *Spondias mombin* (González-B. 2011). A pesar de que *Roystonea oleracea* (considerada entonces como *Roystonea venezuelana* L. H. Bailey) no se incluye de manera explícita en ninguna de las regiones “palmísticas” de Braun (1970b), la misma entraría, de acuerdo con los datos de distribución actual, en las regiones semiárida (como especie azonal), Los Llanos y La Guayana. De acuerdo al sistema de Henderson *et al.* (1995), las comunidades de *Roystonea oleracea* se encuentran en las regiones Caribe, Amazónica y Andina (esta última representada tan solo por la localidad de La Variante).

Algunas regiones con comunidades de *Roystonea oleracea* en Venezuela aún no han sido adecuadamente prospectadas, o en ellas aún no se han establecido parcelas, si bien poseen elementos florísticos particulares que vale la pena mencionar. Entre ellas destacan Los Valles de Aragua (con *Swietenia macrophylla* King [Meliaceae]), la región de Barlovento, en el oriente del estado Miranda (con una

especie diferente de *Triplaris* Loebl. ex L. [Polygonaceae]) y la Reserva Forestal de Imataca, con claros elementos guayaneses (incluyendo *Virola elongata* (Benth.) Warb. [Myristicaceae]). *Roystonea oleracea* var. *jenmanii* solo se conoce con seguridad bajo cultivo, en el jardín botánico de Georgetown (Guyana). Poblaciones con características similares (láminas foliares inferiores inclinadas ca. 45° sobre la horizontal), sin embargo, fueron halladas recientemente en las cercanías de Cumana, en el estado Sucre (observación personal). Los ejemplares aberrantes se encontraron mezclados con individuos típicos de *Roystonea oleracea* var. *oleracea* en matrices boscosas con especies propias del subgrupo 2 del área de distribución oriental, y presentaron hojas con láminas deciduas y vainas persistentes. En la cuenca baja del río Caroní, en las inmediaciones de la represa de Guri, Rosales *et al.* (1993) reportan los géneros *Jacaranda* Juss. (Bignoniaceae) y *Virola* Aubl. (Myristicaceae), presentes en el subgrupo 2 de la región oriental.

Fuera de Venezuela, las comunidades de *Roystonea oleracea* se conocen principalmente de la isla de Trinidad (Trinidad y Tobago), gracias al trabajo realizado por Bonadie (1998) en el humedal de Nariva. Aunque usando un método de muestreo sensiblemente distinto (cinco parcelas de 20 m x 25 m para individuos con DAP ≥ 10 cm, más inventario de todas las especies presentes), los datos aportados permiten asegurar que las comunidades de *Roystonea* muestran allí una gran similitud con las de Venezuela, con no menos de 45 especies compartidas, incluyendo todos los taxones con DAP ≥ 10 cm. Se evidencia, además, que el número total de especies (74) presentes en los 2.500 m² de las cinco parcelas levantadas es

comparable al encontrado en superficies de tamaño similar en Venezuela, y que el número de individuos por clases de diámetro y altura es igualmente muy parecido. La presencia de *Acrostichum aureum*, *Avicennia germinans*, *Desmoncus horridus* subsp. *horridus* (sic. “*Desmoncus orthacanthos* Mart.”, Henderson 2011), *Heliconia spathocircinata*, *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae) y *Smilax cumanensis* Humb. y Bonpl. ex Willd. (Smilacaceae), permitirían ubicar esta localidad dentro del área oriental de comunidades de *Roystonea* elaborada para Venezuela, probablemente entre las comunidades de Catuaro (subgrupo 1), sobre sustrato orgánico, y aquellas del subgrupo 2, sobre sustrato mineral o predominantemente mineral. Al igual que la localidad de Yaguaracual (estado Sucre, en el área oriental, sin parcela levantada), La Candelaria (*idem*) y algunos puntos de la cuenca baja del río Caroní (Rosales *et al.* 1993) el humedal de Nariva (Bonadie y Bacon 2000) presenta tanto comunidades de *Mauritia flexuosa* como de *Roystonea oleracea*. Los datos sobre comunidades procedentes de Colombia son muy escasos, y no permiten deducir patrones similares a los señalados hasta ahora para Venezuela y Trinidad. Para dicho país, de hecho, solo se dispone de un mapa de distribución potencial de la especie (Galeano y Bernal 2010), y algunos datos sobre su estado de conservación (Galeano y Bernal 2005). Tomando como base la ubicación geográfica de las comunidades reportadas (Figura 2), podría suponerse, sin embargo, que guardan una mayor relación con aquellas que se encuentran presentes en el área occidental de Venezuela. En Barbados, *Roystonea oleracea* crece de manera natural en cavidades rocosas dispersas a lo largo de la isla (Zona 1996), pero se desconoce si llega a formar grupos densos. No se dispone

TERCERA PARTE



G. Colonnello

de mayor información para Guadalupe, Dominica ni Martinica.

Importancia del estudio florístico de las comunidades de *Roystonea oleracea*, e implicaciones para la conservación de la especie y los bosques adyacentes del área Caribe

Los bosques semidecíduos y siempreverdes del área Caribe, entre los 0 y 1000 m s.n.m. se encuentran fuertemente amenazados por actividades humanas (p. e. Diners-stein *et al.* 1995). Los escasos fragmentos que aún persisten permanecen poco conocidos desde el punto de vista de su composición de especies, estructura, procesos y patrones biogeográficos. Justo en ese tipo de ambientes, e igualmente amenazadas, prosperan *Roystonea oleracea* -VU, A2c para Venezuela (Stauffer 2003)-, y NT para Colombia (Galeano y Bernal 2005), y sus comunidades asociadas de Venezuela, como VU y EN en el área oriental y CR en el área central (Oliveira-Miranda *et al.* 2010), altamente amenazadas en el área occidental (Guevara *et al.* 2011 y Colonnello *et al.* 2016b), la isla de Trinidad (Bonadie 1998) y Colombia -EN- (Galeano y Bernal 2010). La alta tasa de mortalidad, observada recientemente en poblaciones cultivadas de las ciudades del norte del país (Contreras *et al.* 2013 y Colonnello *et al.* 2014), pone en evidencia la importancia de mantener a las poblaciones naturales como reservorio de germoplasma. La alta concentración de individuos de *Roystonea oleracea* proporciona, además, abundante refugio y zonas de anidación para las aves psitácidas y los primates (Bonadie 1998, Bonadie y Bacon 2000, Colonnello y Grande 2010, Colonnello *et al.* 2014 y Zona 1991), representa una fuente potencial de alimento y aceite industrial y provee de materiales de construcción para cabañas

rurales y muebles rústicos (Colonnello y Grande 2010, Colonnello *et al.* 2014 y Zona 1991). Aunque todavía se desconocen muchos aspectos de la ecología de *Roystonea oleracea*, la alta producción de frutos podría ser crucial en la supervivencia de la fauna local, incluyendo representantes terrestres y acuáticos.

El alto grado de estructura en la clasificación obtenida (Figuras 3 y 4) y su elevada congruencia con clasificaciones previas, elaboradas para áreas geográficas más reducidas (Castillo *et al.* 1984, Ara y Arends 1985, Canales 1985) o considerablemente más extensas (Morrone 2002, Aymard 2011 y Aymard *et al.* 2011) sugiere que los patrones fitogeográficos observados se corresponden con los de las unidades de bosque donde las comunidades de *Roystonea oleracea* se encuentran incluidas. Este hecho permite afirmar que la información obtenida podría ayudar a predecir patrones biogeográficos más generales para los tipos de bosque involucrados, además de patrones filogeográficos para *Roystonea oleracea* y sus especies acompañantes. Los resultados obtenidos hasta ahora, por lo tanto, pueden servir de base para el establecimiento de zonas protegidas y corredores ecológicos, a través de los cuales se pueda asegurar la preservación de la mayor diversidad posible de poblaciones de la especie y ecosistemas asociados. Por ser ampliamente conocida y formar parte de la cultura local, *Roystonea oleracea* podría ser utilizada, además, como especie bandera en los proyectos de conservación del norte del país, junto a los psitácidos, felinos y demás grupos carismáticos. El bajo nivel de invasión por exóticas y los datos preliminares sobre regeneración, permiten predecir que, en aquellos parajes donde se protejan de manera adecuada,

los fragmentos aún existentes pueden servir de núcleos de regeneración para nuevas comunidades. Extender el estudio intensivo de las comunidades de *Roystonea oleracea* a la isla de Trinidad, Colombia, Las Antillas Menores y regiones adicionales de Venezuela, comparar sus características con las del bosque primario adyacente, y establecer corredores ecológicos entre las áreas actualmente aisladas, son las tareas más urgentes en el estudio y conservación de estos majestuosos ecosistemas.

Bibliografía

- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- Ara, E. y E. Arends. 1985. Los bosques de Venezuela. Pp. 45-51. En: Ara, E. (Coord.), *Atlas de la vegetación de Venezuela*. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. División de Vegetación, Caracas, Venezuela.
- Aymard C., G. A. 2011. Bosques húmedos macrotérmicos de Venezuela. Pp. 33-46. En: Aymard C. G. A. (Ed.), *Bosques de Venezuela: un homenaje a Jean Pierre Veillon*. Biollania Edición Especial (10).
- Aymard C., G. A. y V. González-B. 2007. Consideraciones generales sobre la composición florística de los bosques de Los Llanos de Venezuela. Pp. 59-72. En: Duno de Stefano, R., G. A. Aymard C. y O. Huber (Eds.), *Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de Los Llanos de Venezuela*. FUDENA, Fundación Empresas Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser, Caracas, Venezuela.
- Aymard C., G. A., R. Schargel, P. E. Berry y B. Stergios. 2009. Estudio de los suelos y vegetación (estructura, composición florística y diversidad). Pp. 6-250. En: Aymard C., G. A. (Ed.), *Bosques macrotérmicos no inundables, estado Amazonas, Venezuela*. Biollania Edición Especial (9).
- Aymard C., G. A., J. A. Farreras y R. Schargel. 2011. Bosques secos macrotérmicos de Venezuela. Pp. 155-177. En: Aymard C. G. A., (Ed.), *Bosques de Venezuela: un homenaje a Jean Pierre Veillon*. Biollania Edición Especial (10).
- Bailey, L. H. 1949. Royal palms: *Roystonea* - new enumeration. *Gentes Herbarium* 8: 114-134.
- Balslev, H., F. Kahn, B. Millán, J.-C. Svenning, T. Kristiansen, F. Borchsenius, D. Pedersen y W. L. Eiserhardt. 2011. Species diversity and growth forms in tropical American palm communities. *Botanical Review* 77: 381-425.
- Beard, J. S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25: 127-158.
- Bisse, J. 1988. *Árboles de Cuba*. Editorial Científico-Técnica, La Habana, Cuba. 384 pp.
- Boggan, J., V. Funk, C. Kelloff, M. Hoff, G. Cremers y C. Fueillet. 1992. Checklist of the plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana). Smithsonian Institution, Washington, DC., USA. 363 pp.
- Bonadie, W. A. 1998. The ecology of *Roystonea oleracea* palm swamp forest in the Nariva Swamp (Trinidad). *Wetlands* 18 (2): 249-255.
- Bonadie, W. A. y P. R. Bacon. 2000. Year-round utilization of fragmented palm swamp forest by Red-bellied macaws (*Ara manilata*) and Orange-winged parrot (*Amazona amazonica*) in the Nariva Swamp (Trinidad). *Biological Conservation* 95: 1-5.
- Borhidi, A. 1988. Vegetation dynamics of the savannization process on Cuba. *Vegetation* 77: 177-183.
- Borhidi, A. 1996. Phytogeography and vegetation ecology of Cuba. Second edition, revised and enlarged. Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary. 923 pp.
- Borhidi, A. y R. Herrera. 1977. Génesis, características y clasificación de los ecosistemas de sabana en Cuba. *Ciencias Biológicas* 1: 115-130.
- Borhidi, A. y O. Muñiz, 1984. Mapa de la vegetación de Cuba. Imprenta Juceplan, La Habana.
- Braun, A. 1970a. Notas sobre las palmas cultivadas en Venezuela *Acta Botanica Venezuelica* 5 (1-4): 33-94.

TERCERA PARTE



G. Colonnello

- Braun, A. 1970b. Las regiones palmísticas de Venezuela y sus climas. *Acta Botanica Venezuelica* 5 (1-4): 9-12.
- Braun, A. 1996. El chaguaramo: sus afinidades, sus características y su cultivo. Editorial Litho-Tip, Caracas, Venezuela. 32 pp.
- Canales, H. 1985. La cobertura vegetal y el potencial forestal del Territorio Federal Delta Amacuro (sector: norte del río Orinoco), Zona 12/IT/270. Serie de Informes Técnicos, MARNNR, División de Información e investigación del Ambiente, Sección de Vegetación, Maturín, Venezuela. 131 pp.
- Castillo, A., D. Rodríguez, P. Zamora y I. Malavé. 1984. Observaciones fenológicas de 26 especies de árboles localizados en la zona apamatera de la Reserva Forestal de Guarapiche, estado Monagas. Serie Informes Científicos DGSIIA/IC/65, MARNNR, División de Vegetación, Caracas, Venezuela. 36 pp.
- Christenhusz, M. J. M., X. C. Zhang y H. Schneider. 2011. A linear sequence on extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* 19: 7-54.
- Colonnello, G., M. A. Oliveira-Miranda, H. Álvarez y C. Fedón. 2009. Parque Nacional Turuépano, Estado Sucre, Venezuela: unidades de vegetación y estado de conservación. *Memoria de La Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 172: 5-35.
- Colonnello, G. y J. R. Grande-Allende. 2010. Evaluación y conservación de la biodiversidad vegetal de los humedales remanentes en áreas de uso ganadero en la cuenca del río Tocuyo. Informe presentado al Banco Federal (LOCTY). 69 pp.
- Colonnello, G., L. Rodríguez y R. Guinaglia. 2012a. Caracterización estructural y florística de un bosque con palmas anegado (chaguaramal) en la península de Paria, estado Sucre, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 35: 1-26.
- Colonnello, G., J. R. Grande-Allende y M. A. Oliveira-Miranda. 2012b. Distribución de los bosques con chaguaramo (*Roystonea oleracea*) en el norte de Venezuela. *En: Libro de Resúmenes del I Congreso Venezolano de Ciencia, Tecnología e Innovación en el marco de la LOCTI y del PEII*. ONCTI, Caracas, Venezuela. Tomo 1, p. 120.
- Colonnello, G., J. R. Grande-Allende y M. A. Oliveira-Miranda. 2014. Distribución, estructura y composición florística de los bosques de *Roystonea* (chaguaramales) de la cuenca del río Aroa (Venezuela). *Acta Biologica Venezuelica* 34: 35-60.
- Colonnello, G., J. R. Grande-Allende y I. Márquez Molina. 2016a. *Roystonea oleracea* (Arecaceae) communities in Venezuela. *Botanical Journal of the Linnean Society* 82 (2): 439-450. doi:10.1111/boj.12445
- Colonnello, G., S. Zambrano, S. y J. R. Grande-Allende. 2016b. Conservación de las comunidades de *Roystonea oleracea* (palma "chaguaramo" o "mapora") en Venezuela. Pp. ¿?. *En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
- Contreras, P. Y., R. Marciano y J. A. Clavijo A. 2013. Superficie de distribución del daño severo ocasionado por *Brassolis sophorae* L. 1758 (Lepidoptera: Nymphalidae: Brassolini) a las palmas de Caracas, Venezuela. *En: Libro de resúmenes del X Congreso Venezolano de Ecología*. Mérida, Venezuela. 18-23 de noviembre de 2013.
- Dinerstein, E., D. M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe. Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF-US), Banco Mundial, Washington, D.C. 135 pp.
- Galeano, G. y R. Bernal. 2005. Palmas. Pp. 59-224. *En: Calderón, E., G. Galeano, N. García, (Eds.), Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen 2: Palmas, Frailejones y Zamiás*. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia- Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Bogotá, Colombia.
- Galeano, G. y R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia. Guía de campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Bogotá, Colombia. 688 pp.
- Ginés, Hno., E. Foldats y F. Matos. 1953. Flórula de la cuenca del Río Negro, Perijá. Pp. 345-549. *En: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle (Ed.), La región de Perijá y sus habitantes*. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas, Venezuela.
- González-B., V. 1987. Los morichales de los Llanos Orientales, un enfoque ecológico. Ediciones Corpoven, Caracas, Venezuela. 56 pp.
- González-B., V. 2003. La vegetación y su dinámica en el tiempo del Parque Nacional Laguna de Tacarigua y áreas adyacentes. Informe de avance Proyecto Fonacit No. S1-2000000627. Caracas.
- González-B., V. 2011. Los bosques del Delta del Orinoco. Pp. 197-240. *En: Aymard C., G. A. (Ed.), Bosques de Venezuela, un homenaje a Jean Pierre Veillon*. BioLlania Edición Especial (10).
- Guevara, G., J. R., O. E. Carrero A., M. Costa T. y A. Magallanes. 2011. Las selvas alisias: una hipótesis fitogeográfica para el área transicional del piedemonte andino y Los Llanos Altos Occidentales de Venezuela. Pp. 178-188. *En: Aymard C., G. A. (Ed.), Bosques de Venezuela, un homenaje a Jean Pierre Veillon*. BioLlania Edición Especial (10).
- Henderson, A. 2011. A revision of *Desmoncus* (Arecaceae). *Phytotaxa* 35: 1-88.
- Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton, Princeton University Press, USA. 376 pp.
- Huber, O. 2008. Breve síntesis de los grandes paisajes vegetales de Venezuela. Pp. 41-56. *En: Hokche, O., P. E. Berry y O. Huber (Eds.), Nuevo catálogo de la Flora Vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser, Caracas, Venezuela.
- Huber, O. y C. Alarcón. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela, escala 1:2.000.000. The Nature Conservancy, MARNR, Oscar Todtmann Editores, Caracas, Venezuela.
- Huber, O., R. Duno, R. Riina, F. Stauffer, L. Papaterra, A. Jiménez, S. Llamozas y G. Orsini. 1998. Estado actual del conocimiento de la flora en Venezuela. Documentos Técnicos de la Estrategia Nacional de Diversidad Biológica. Caracas, Venezuela. 153 pp.
- Huber, O. y R. Riina. 2003. *Glosario fitoecológico de las Américas: vol. 2: México, América Central e islas del Caribe, países hispanoparlantes*. UNESCO, CoroLab Humboldt, Caracas, Venezuela. 474 pp.
- Huber, O. y M. A. Oliveira-Miranda. 2010. Ambientes terrestres de Venezuela. Pp. 27-89. *En: Rodríguez, J. P., F. Rojas Suárez y D. Giraldo Hernández (Eds.), Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Provita, Shell, Lenovo. Caracas, Venezuela.
- Keeley, E. J. y C. J. Fotheringham. 2005. Plot shape effects on plant species diversity measurements. *Journal of Vegetation Science* 16: 249-256.
- Kochaniewicz, G. y M. Plonczak. 2004. Variaciones de la composición florística en un subtipo de bosque de la "Selva de Bajío" en la Reserva Forestal de Caparo, Llanos Occidentales de Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 48: 55-67.
- Kovach, W. L. 1998. MVSP, a multivariate statistical package for Windows. Version 3.0. Pentraeth: Kovach Computing Services.
- Lot-Helgueras, A. 1991. Vegetación y flora vascular acuática del estado de Veracruz. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- Marrero, C. 2011. La vegetación de los humedales de agua dulce de Venezuela. Pp. 250-263. *En: Aymard C., G. A. (Ed.), Bosques de Venezuela: un homenaje a Jean Pierre Veillon*. BioLlania Edición especial (10).
- Morrone, J. J. 2002. Presentación sintética de un nuevo esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe. Pp. 267-275. *En: Costa, C., S. A. Vanin, J. M. Lobo y A. Melic (Eds.), Proyecto de Red Iberoamericana*

TERCERA PARTE

- na de Biogeografía y Entomología Sistemática *PrIBES* 2002. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, España.
- Nascimento, M. T., R. Miranda de Araújo, M. Lima Dan, E. Barros, J. M. Fagundes Netto y B. Alvarenga. 2013. The imperial palm (*Roystonea oleracea* (Jacq.) O. F. Cook) as an invasive species of a wetland in Brazilian Atlantic forest. *Wetlands Ecology and Management* 21: 367-371.
 - Oliveira-Miranda, M. A., O. Huber, J. P. Rodríguez, F. Rojas Suárez, R. de Oliveira Miranda, M. Hernández Montilla, S. Zambrano Martínez y D. Giraldo Hernández. 2010. Riesgo de eliminación de los ecosistemas terrestres de Venezuela. Pp. 107-235. En: Rodríguez J. P., F. Rojas Suárez y D. Giraldo Hernández (Eds.), *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Provita, Shell, Lenovo. Caracas, Venezuela.
 - Pérez, K. E. y F. J. Mijares. 2013. Distribución, composición, estructura y estado de conservación de los morichales en el departamento de Arauca, Colombia. Pp. 99-118. En: Lasso, A. C., A. Rial y V. González-B. (Eds.), *Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia-Venezuela Parte I. Serie Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, parte VII*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, Colombia.
 - Pintaud, J.-C., G. Galeano, H. Balslev, R. Bernal, F. Borchsenius, E. Ferreira, J.-J. de Granville, K. Mejía, B. Millán, M. Moraes, L. Noblick, F. W. Stauffer y F. Kahn. 2008. Los palmares de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. *Revista Peruana de Biología* 15 (Suplemento 1): 7-29.
 - Ponce, M. E., J. Brandín, V. González-B. y M. A. Ponce. 1996. Causas de la mortalidad en plántulas de *Mauritia flexuosa* L. f. *Eco-trópicos* 9: 33-38.
 - Read, R. W. 1972. Palmae (Arecaceae). Pp. 73-76. En: Adams, C. D. (Ed.), *Flowering Plants of Jamaica*. University of the West Indies, Mona, Jamaica.
 - Read, R. W. 1979. Palmae. Pp. 320-367. En: Howard, R. A. (Ed.), *Flora of the Lesser Anti-lles*. Vol. 3: *Monocotyledoneae*. Arnold Arboretum, Jamaica Plain, USA.
 - Rosales, J., E. Briceño, B. Ramos y G. Picón. 1993. Los bosques ribereños en el área de influencia del embalse Guri. *Pantepui* 5: 3-23.
 - Sarukhán, K. J. 1968. Los tipos de vegetación arbórea de la zona cálido-húmeda de México. Pp. 3-46. En: Pennington, T. D. y K. J. Sarunkhán (Eds.), *Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México D.F. y Roma (México e Italia).
 - Spence, J. M. 1878. The land of Bolívar or war, peace and adventure in the Republic of Venezuela. Vol. 2. Second edition. Sampson Low, Marston, Searle y Ruvinston, London, UK. 345 pp.
 - Stauffer, F. 2003. *Roystonea oleracea* (Jacq.) O. F. Cook. Pp. 345. En: Llamozas, S., R. Duno de
 - Stefano, W. Meier, R. Riina, F. Stauffer, G. A. Aymard C., O. Huber y R. Ortiz (Eds.), *Libro Rojo de la Flora Venezolana*. PROVITA, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser, Caracas, Venezuela. 555 pp.
 - Steyermark, J. A. 1946. Exploración botánica a las regiones orientales de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 10 (67): 259-276.
 - Svenning, J. C. 2002. Non-native ornamental palms invade a secondary tropical forest in Panama. *Palms* 46: 81-86.
 - Vareschi, V. 1992. *Ecología de la vegetación tropical*. Edición especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas, Venezuela. 306 pp.
 - Zona, S. 1991. Notes on *Roystonea* in Cuba. *Principes* 35 (4): 225-233.
 - Zona, S. 1996. *Roystonea* (Arecaceae: Arecoideae). *Flora Neotropica* 71: 1-35.
 - Zucaratto, R. y A. dos Santos Pires. 2014. The exotic palm *Roystonea oleracea* (Jacq.) O. F. Cook (Arecaceae) on an island within the Atlantic Forest Biome: naturalization and influence on seedling recruitment. *Acta Botanica Brasilica* 28 (3): 417-421.



Foto: J. R. Grande



26.

CONSERVACIÓN DE LAS COMUNIDADES DE *Roystonea oleracea* (PALMA "CHAGUARAMO" O "MAPORA") EN VENEZUELA

Giuseppe Colonnello, Sergio Zambrano-Martínez y José Ramón Grande-Allende

Resumen

La palma *Roystonea oleracea*, conocida en Venezuela como "chaguaramo" o "mapora", forma comunidades de palmas que se encuentran en áreas geomorfológicamente deprimidas y anegables de suelos fértiles, dentro de una matriz de bosques generalmente semidecuidos de diferentes zonas de vida. Las comunidades de *Roystonea*, se distribuyen a través de un arco que va desde el suroeste hasta el sureste del país, incluyendo los estados orientales Sucre y Monagas, los del centro oeste Yaracuy, Falcón y Lara (principalmente en cuencas de ríos como Sarare, Tocuyo, Yaracuy y Aroa) y el estado Barinas (en el suroeste). En el estado Bolívar se han reportado en los alrededores del lago de Guri y de El Palmar. La intervención humana en éstas comunidades y en los bosques semidecuidos ha sido intensa, e incluye la deforestación para el cultivo (*Saccharum officinale*, *Citrus* spp), la extracción de productos forestales y fauna silvestre, y la creciente expansión urbanística y turística. En general la cobertura de estos ambientes, se ha reducido en un 20-30% en los últimos 25

años, y específicamente en las áreas estudiadas entre 5 y 11%. En estos sectores la fragmentación se incrementó entre el 12 y el 77%. La supervivencia y conservación de las comunidades de *Roystonea* se encuentra comprometida a través de todo el país, lo que acarrea la pérdida gradual de los valores ecosistémicos asociados.

Palabras clave. Arecaceae. Comunidades de plantas. Conservación de plantas. Neotrópicos. Sistemas de información geográfica.

Introducción

Un paisaje que está incrementando rápidamente en el trópico son los pastizales secundarios, donde los únicos elementos arbóreos son palmas y otros árboles distribuidos de manera aislada o formando grupos pequeños de tipo relictual, más o menos conservados. Dichos individuos constituyen las especies leñosas remanentes del bosque preexistente que las contenía y pudieron permanecer en pie porque sobrevivieron a la quema, resultaban difíciles de talar o rebrotaron rápidamente luego del desmonte. Así, por

TERCERA PARTE

ejemplo ente las palmas, en Venezuela se encuentra *Ceroxylon ceriferum* (palma de cera) en las cordilleras centrales, entre cultivos de flores o frutales; *Attalea butyracea* (palma de agua) en los piedemontes de los Andes Occidentales, *Acrocomia aculeata* (palma corozo) en los Llanos Altos Centrales, *Copernicia tectorum* (palma llanera) en Llanos Bajos Centrales y *Roystonea oleracea* (chaguaramo) en el centro-occidente del país, todas ellas entre pastizales para la ganadería extensiva o cañaverales y frutales. Se encuentran como individuos aislados o formando poblaciones o comunidades relictuales, más o menos densas, con alto riesgo de extinguirse localmente. Este tipo de especies, productoras frecuentemente de frutos comestibles y consideradas de especial valor escénico o que suministran sombra, fueron llamadas “los árboles que la selva dejó atrás” (Laborde *et al.* 2005).

La degradación y fragmentación de los ecosistemas constituyen una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad y los servicios ecosistémicos. Cerca del 60% de los ecosistemas a nivel mundial se encuentran degradados (Groom *et al.* 2006). Uno de los grandes desafíos de las ciencias ambientales en la actualidad, ha sido tratar de conocer la distribución y extensión histórica de los ecosistemas para poder determinar el grado de intervención antrópica, y poder adoptar medidas de conservación (Turner y Taylor 2003). En Venezuela, son varias las experiencias en este sentido, que han envuelto diferentes ecosistemas: al norte y sur del Lago de Maracaibo (Tachack *et al.* 2010), Cordillera de Los Andes (Tachack-García y Carrasquel 2010), Cordillera de La Costa (Portillo-Quintero *et al.* 2010) y Llanos Centrales (Zambrano-Martínez y Rodríguez 2010), entre otros. El objetivo de este trabajo fue hacer una evaluación

preliminar del estado de conservación de las comunidades de *Roystonea oleracea* que actualmente persisten en Venezuela, y de los bosques que las contienen, en tres de las áreas en que prevalecen.

Las comunidades de *Roystonea* en Venezuela

En Venezuela, *Roystonea oleracea* (Jacq.) O.F. Cook var. *oleracea* forma extensas comunidades anegables donde la especie constituye el elemento dominante o co-dominante que define tanto su estructura como su fisionomía. Las comunidades con una alta dominancia de *Roystonea oleracea* son conocidas como “chaguaramales” en las regiones centrales y orientales y “maporales” en el occidente del país (Colonnello *et al.* 2009, Colonnello *et al.* 2012, Colonnello *et al.* 2014) (Figura 1). Las primeras evidencias de estas comunidades densas de palmas en el país se deben a un dibujo del Valle de Caracas del siglo XVIII (Spence 1878) (Figura 2), aunque el primer reporte científico corresponde a Steyermark (1946). Las principales comunidades se distribuyen en el norte del río Orinoco, desde el occidente (estado Barinas) en las llanuras del río Caparo (Kochaniewicz y Plonczak 2004), a través de los estados centrales (Figura 3), hasta el noreste y en los estados Monagas y Sucre (Figura 4) (Aymard *et al.* 2011, Marrero 2011, Colonnello y Grande 2014). Al sur del Orinoco, la palma ha sido reportada al oeste del Lago de Guri (Figura 5) (Rosales *et al.* 1993) y fue observada por los autores en las cercanías de El Palmar, al noreste de la Reserva Forestal Imataca. Comunidades dominadas por *Roystonea*, incluyendo ca. 6.000 ha de vegetación densa hasta dispersa y alterada, han sido descritas en el noreste del país en los humedales del Golfo de Paria (Colonnello *et al.* 2009, Colonnello *et al.* 2012). Además de su



Figura 1. Comunidad de *Roystonea oleracea*, localizada en una depresión en un paisaje colinoso de la cuenca del río Sarare, estado Lara. Foto: G. Colonnello.



Figura 2. Un chaguaramal en Caracas, alrededor de 1860 (Spence 1878). Por los rasgos topográficos que se observan, el lugar corresponde a la actual urbanización de Los Chaguaramos.

importancia como ornamental, *Roystonea oleracea* es usada también en la construcción de casas rurales, así como para aliviar las dolencias estomacales (Stauffer 2007). Los indígenas Warao, que habitan el delta del Orinoco y áreas aledañas, colectan

larvas de los troncos caídos, o derribados, al igual que hacen con la palma *Mauritia flexuosa* L.f.. Igualmente aprovechan el palmito de la zona apical de crecimiento. Estos usos son de reciente aparición debido a la naturalización de *Roystonea*

C. A. Lasso

TERCERA PARTE



Figura 3. Comunidad a lo largo del caño Santa María, estado Yaracuy. Foto: G. Colonnello.



Figura 4. Relicto de chaguaramal en la localidad de Yaguaracual, estado Sucre. Foto: G. Colonnello.



C. A. Lasso



Figura 5. Comunidades de *Roystonea* entre lomeríos al este del lago de Guri. Foto: G. Colonnello.

en el delta durante los últimos 10-20 años (Colonnello *et al.* 2016).

En Venezuela se han inventariado y mapeado 111 localidades que incluyen superficies menores a 1 ha hasta de más de 800 ha (Figura 6). La mayor parte de ellas consisten en relictos de otrora extensos bosques semidecuidos y en menor grado siempreverdes, entre plantaciones de caña de azúcar, pastizales altos y centros poblados (Colonnello *et al.* 2016). De acuerdo con el mapa de vegetación de Venezuela (Huber y Alarcón 1988), las comunidades de *Roystonea* se encuentran entre formaciones de bosques tropófilos decuidos y semidecuidos, con una precipitación media anual que varía entre 1.100 y 2.000 mm. Los tipos de suelos son principalmente alfisoles, suborden Udalfs, e inceptisoles de los subórdenes Udepts

y Ustepts, con la excepción de las localidades “Caripito” y “Delta”, donde dominan los Aquepts (Elizalde *et al.* 2010).

Si bien en las comunidades de *Roystonea* se han reportado 286 especies de plantas vasculares, la riqueza específica de las comunidades (individuos $\geq 2,5$ cm en parcelas de 0,1 ha) varió entre 10 y 40, con un índice de diversidad de Shannon que varió entre 1,63 a 3,3. Para un análisis pormenorizado de los aspectos florísticos y fitogeográficos de estas comunidades ver Grande y Colonnello (2016, este volumen).

La estructura de las comunidades presenta de tres a cuatro estratos leñosos: el superior (con emergentes de hasta 35 m de alto (Figura 7B) (palmas emergentes de alrededor de 50 m en El Palmar, Figura 7C); una segunda capa de hasta 15-20 m de

TERCERA PARTE

altura, y una tercera de 2 a 6-7 m (Figura 7). Es posible asegurar un cuarto estrato de hierbas (hasta de 2 m) y plántulas, cuya densidad varía desde baja hasta alta especialmente, *Heliconia* spp y *Calathea lutea*.

Las comunidades de *Roystonea* muestran, en general, un estrato inferior considerablemente más denso que el intermedio y el superior, debido posiblemente a las altas tasas de regeneración tanto de la

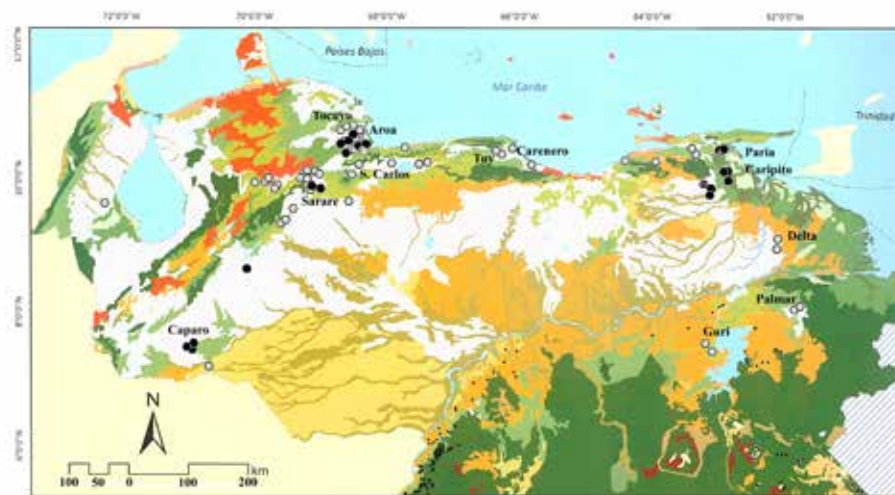
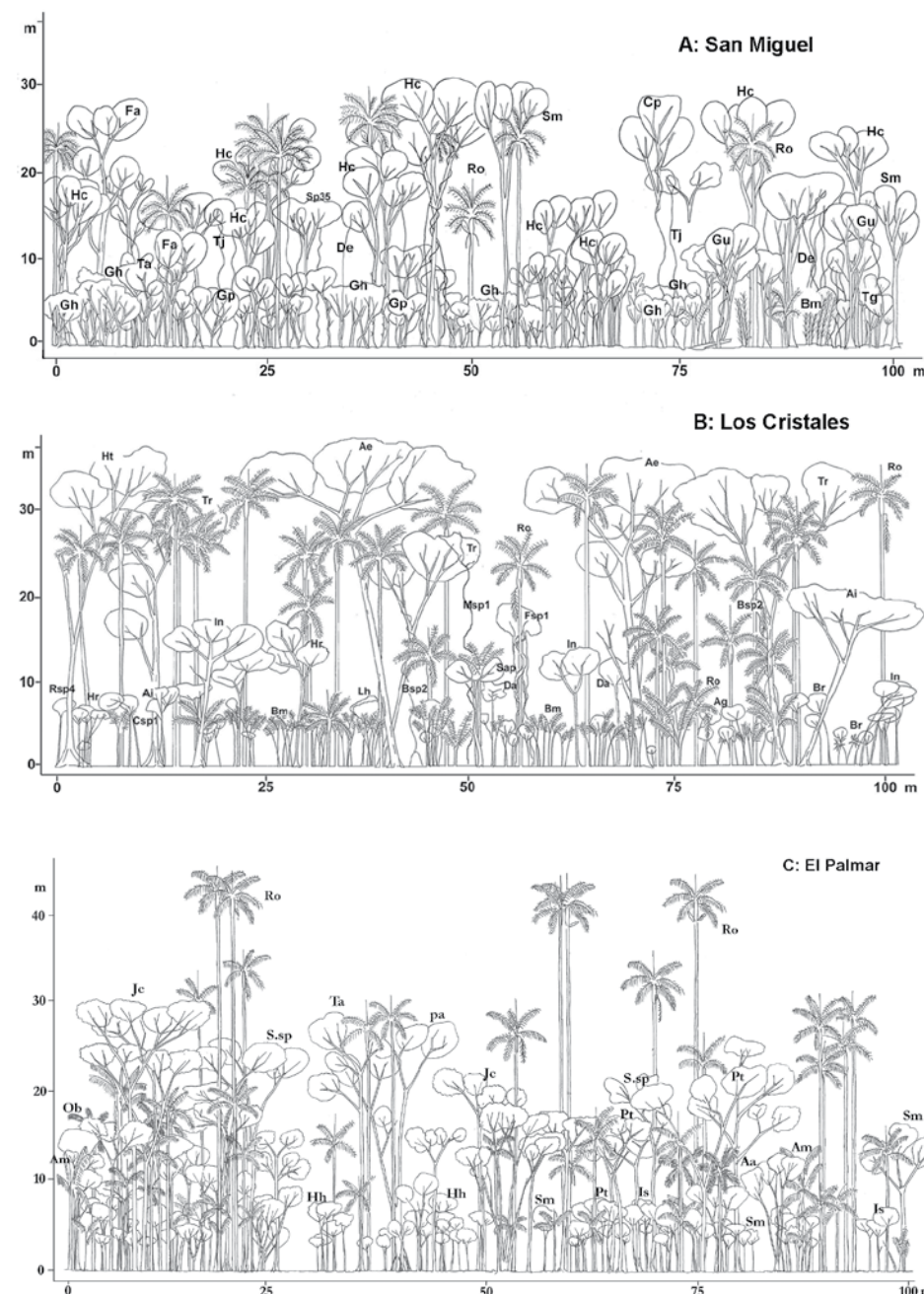


Figura 6. Mapa de la vegetación natural de Venezuela (adaptado de Huber y Oliveira-Miranda 2010). Distribución de las comunidades de chaguaramos (hexágonos grises, solo se muestran las principales), parcelas estudiadas en detalle (hexágonos negros). Sectores Sarare, Aroa, El Palmar. La trama rayada, corresponde a las áreas intervenidas.

Figura 7. A) Perfil vertical de la comunidad de *Roystonea oleracea*, S. Miguel 1, en el sector Aroa. (Bm: *Bactris major*; Cp: *Ceiba pentandra* (fuera de parcela); De: *Dalbergia ecastophyllum*; Fa: *Ficus amazonica*; Gh: *Gustavia hexapetala*; Gp: *Gustavia poeppigiana*; Gu: *Guazuma ulmifolia*; Hc: *Hura crepitans*; Ro: *Roystonea oleracea*; Sm: *Spondias mombin*; Sp. 35; Tj: *Tanaesium jaroba*; Ta: *Triplaris americana*; Tg: *Trichanthera gigantea*). B) Perfil vertical de la comunidad de *Roystonea oleracea*, Los Cristales, en el sector Sarare (Rsp4: Rubiaceae sp.4; Ht: *Hirtella triandra*; Ai: *Andira inermis*; Csp1: *Casearia* sp.1; Tr: *Tabebuia rosea*; Ro: *Roystonea oleracea*; Hr: *Hirtella* cf. *racemosa*; Bm: *Bactris major*; Lh: *Lonchocarpus* cf. *hedyosmus*; Msp1: *Malpighiaceae* sp.1; Ae: *Anacardium excelsum*; Fsp.1: *Ficus* sp.1; Bsp2: *Bignoniaceae* sp. 2; Sap: *Sapotaceae* sp.1; In: *Inga nobilis*; Da: *Dendropanax arboreus*; Br: *Boehmeria ramiflora*). C) Perfil vertical de la comunidad de *Roystonea oleracea*, sector El palmar: Am: *Attalea maripa*; Hh: *Hirtella hispidula*; Is: *Inga splendens*; Jc: *Jacaranda caucana*; Ob: *Oenocarpus bataua*; pa: palo de agua; Pt: *Platymiscium trinitatis*; Ro: *Roystonea oleracea*; Sm: *Stylogyne micrantha*; S.sp.: *Seguiera* (cf. *americana*). Tomado de Colonnello et al. (2016).



C. A. Lasso



TERCERA PARTE

palma como de las otras especies componentes. La cobertura de plántulas y juveniles de *Roystonea* es particularmente alta en las parcelas con mayor número de individuos adultos. Estas comunidades tienen una densidad de palmas, variable, que depende del tipo de sustrato en que se desarrollan. Suelos predominantemente minerales muestran un número menor de palmas (Figura 7A y C), mientras que suelos orgánicos o minerales con una capa superior orgánica sostienen una densidad mayor de palmas (Figura 7B). Las densidades por hectárea de *Roystonea oleracea*, varían incluyendo individuos juveniles y adultos, entre 70 y 670 Ind.ha⁻¹ (Colonnello *et al.* 2016).

En general en Venezuela, estas comunidades son eliminadas para producir pastizales y terrenos agrícolas, de forma similar a otras comunidades con palmas en Suramérica (Montúfar *et al.* 2011), dejando solamente los individuos adultos en pie. Sin embargo si no se alteran las condiciones hidrológicas y las nuevas plántulas transportadas por animales y viento no son removidas, la comunidad de palmas se puede re-establecer en pocas décadas. Por otra parte, si se mantienen las perturbaciones, la comunidad se extingue localmente (Colonnello *et al.* 2014).

Cambios espacio-temporales de las comunidades boscosas asociadas a *Roystonea oleracea*

Las áreas estudiadas corresponden a tres sectores en las cuencas de los ríos Aroa (2.746 km²) y Sarare (1.524 km²), en el centro-occidente del país y la localidad de “El Palmar” (1.376 km²) hacia sur-oriente, en donde se ha confirmado la presencia de varias comunidades de *Roystonea* (Figura 6). Los tipos de vegetación considerados, dentro del área potencial de distribución

de comunidades de *Roystonea* fueron: i) bosque medio-alto (dosel 20-35 m de altura), primario, con poca alteración en su estructura; ii) bosque secundario o parcialmente alterado (como en el caso anterior, o de alturas significativamente menores); iii) bosques semidecíduos con comunidades de palmas o de distribución potencial de estas comunidades (similares a los bosques medio-altos); y iv) no bosque, el cual contiene herbazales, sabanas, quemas, cultivos, centros poblados y suelo desnudo. El análisis se realizó en base a cuatro escenas de los satélites Landsat Thematic Mapper (TM) y The Operational Land Imager (OLI), de fechas 1990 y 2015 respectivamente (Zambrano-Martínez, datos no publicados). Para 1990 en el sector Aroa, entre bosques altos y secundarios, la cobertura fue aproximadamente del 44%. Para 2015 el no bosque aumentó en un 25% y las áreas potenciales de las comunidades de *Roystonea* se redujeron en un 4%. En el sector Sarare, para 1990, la cobertura de bosques primarios y secundarios fue del 43% y para el 2015 de 27%, la proporción del no bosque aumentó en un 14% y las potenciales comunidades de *Roystonea* aumentaron en un 8%. En 1990, el Sector El Palmar reportó 61% de bosques primarios y secundarios, para el año 2015 se estimó un total de 54%, adicionalmente un aumento del no bosque en 24%, y una reducción marginal de las comunidades de palmas. Los sectores con reducción de la cobertura de comunidades potenciales de *Roystonea* en los 25 años, corresponden a Aroa con 20% y El Palmar con 5% (Figuras 8 y 9).

En cuanto a la fragmentación o incremento del número de parches de las coberturas evaluadas (Figuras 8 y 10), la fragmentación a nivel de las potenciales comunidades de palmas, disminuyó en el



C. A. Lasso

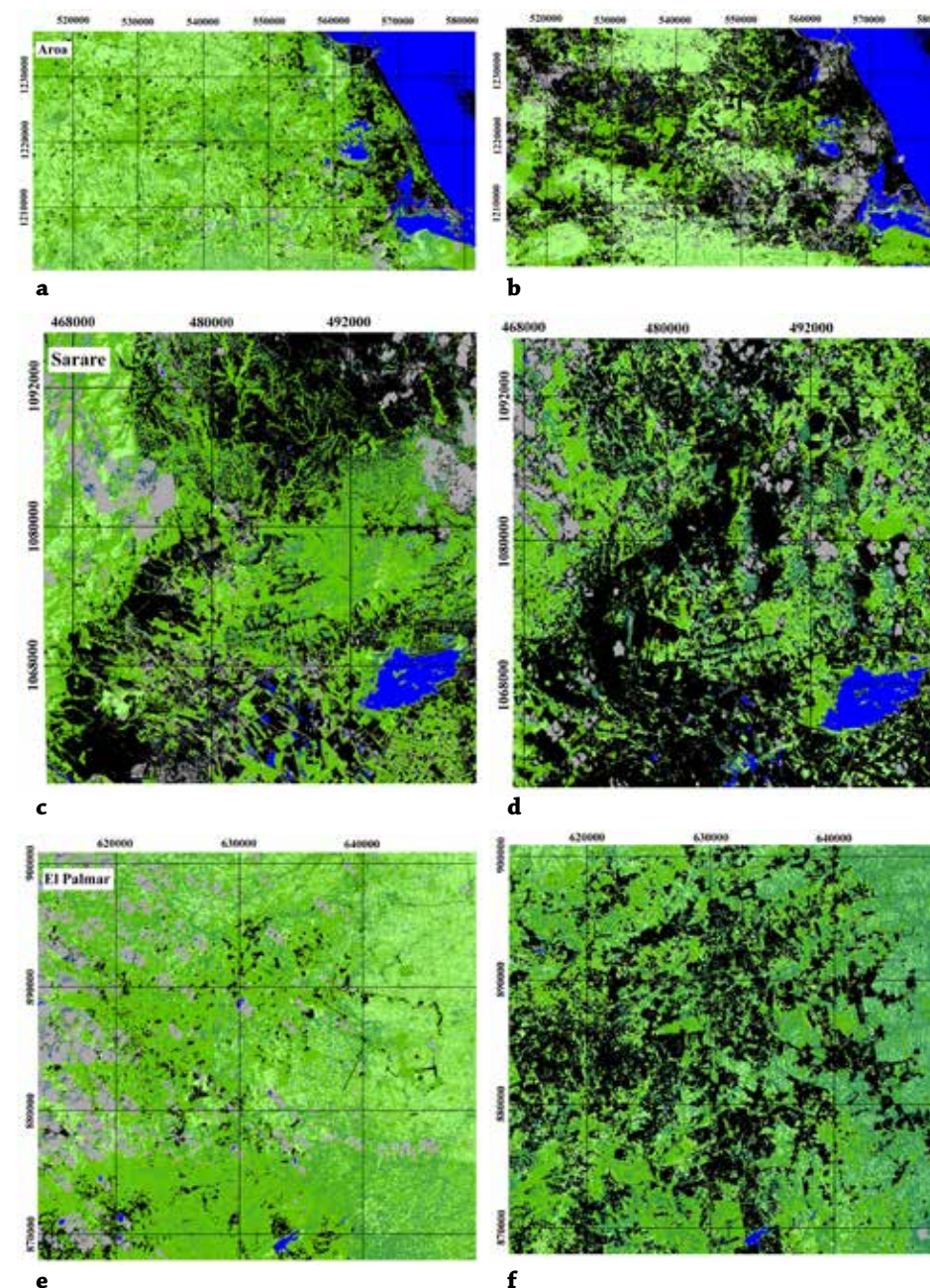


Figura 8. Cambios en la cobertura de bosques primarios, secundarios, comunidades de palmas y no bosque, en los años 1990 y 2015, en los tres sectores estudiados.

TERCERA PARTE



C. A. Lasso

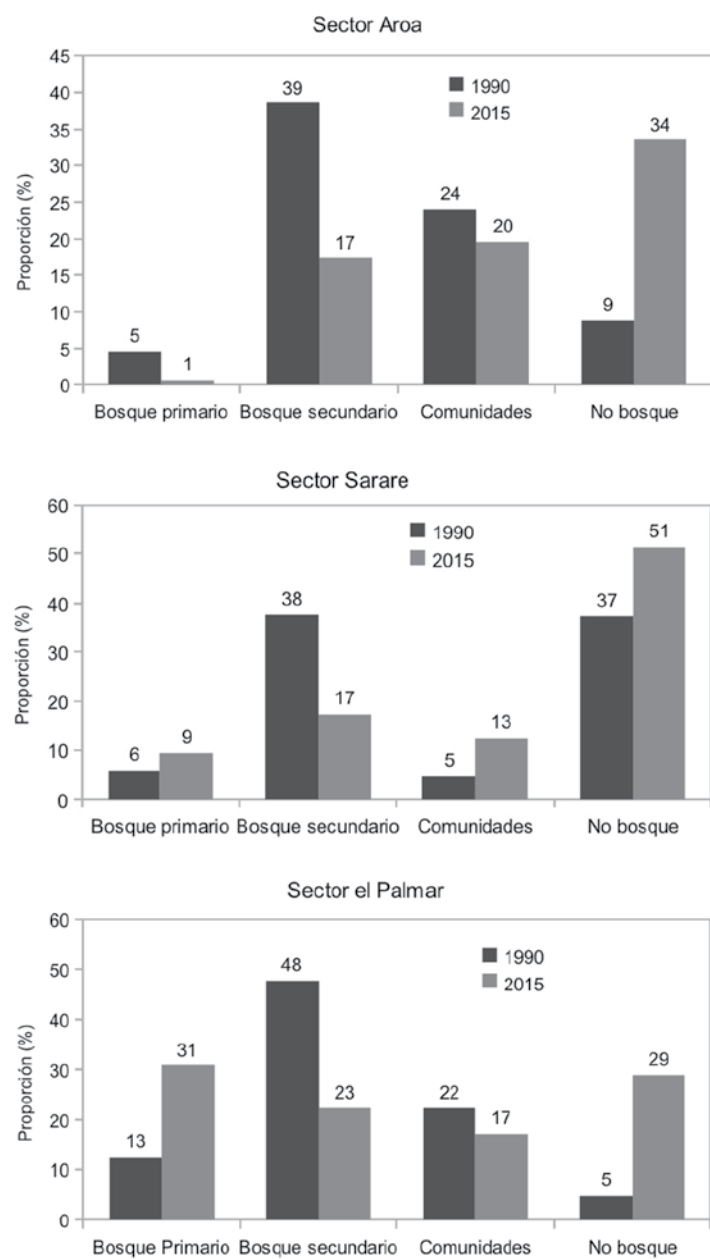


Figura 9. Proporción de las coberturas de bosques primarios, secundarios, comunidades de palmas y no bosque, en el período estudiado.

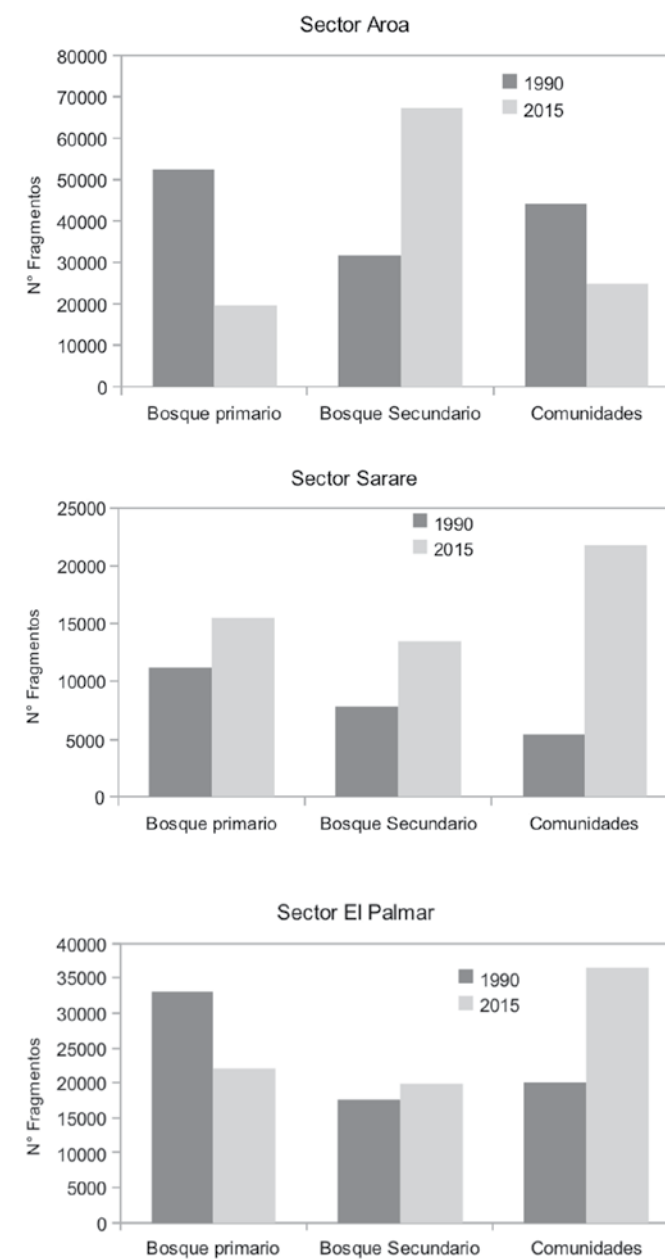


Figura 10. Número de parches para las coberturas de bosques primarios, secundarios y comunidades de palmas.

TERCERA PARTE

sector Aroa, posiblemente debido a que buena parte de las comunidades se hallan incluidas dentro de latifundios (de alguna forma protegidas) y los procesos de deforestación dentro de estas propiedades, son menores que la recuperaciones de los parches, observadas en el sector (Colonnello *et al.* 2014). Por el contrario en el sector El Palmar y Sarare la fragmentación fue mayor, 43 y 77%, respectivamente (Figura 11). El proceso de fragmentación ha aumentado en los últimos 25 años en los bosques primarios y secundarios del sector Sarare, mientras que en El Palmar solo se observó un pequeño aumento de fragmentación de los bosques secundarios.

En los bosques primarios del sector Aroa y El Palmar el resultado fue contrario. En resumen, las comunidades de palmas o su área de distribución potencial de los sectores Aroa y El Palmar, disminuyeron en cobertura pero solo El Palmar aumentó su fragmentación, mientras que en el sector Sarare aumentaron tanto la cobertura como la fragmentación. Se esperaba una menor cobertura de los bosques primarios en todos los sectores. Probablemente, la cobertura de nubes y sombras afectó los resultados de la clasificación.

En una evaluación ecosistémica reciente (Oliveira-Miranda *et al.* 2010), del grado de

intervención de los bosques semidecíduos, éstos se redujeron a nivel nacional un 19% entre 1988 y 2010, mientras que en los estados Barinas, Portuguesa, Yaracuy, Carabobo, Monagas, Sucre y Bolívar, la media fue mucho mayor, cercana al 50%. En todos ellos su condición fue descrita como en Peligro Crítico (CR), con la

excepción de Bolívar, apreciada como Vulnerable (VU).

Un análisis pormenorizado de una porción del sector Aroa, ilustra la fragmentación y cambio del uso de la tierra (Figura 12) (Colonnello *et al.* 2014). De las 27 áreas estudiadas, unas 1.050 ha, que incluyen



Figura 11. Bosques semidecíduos reducidos a relictos donde prevalecen las comunidades de *Roystonea* en las depresiones más húmedas. Estas están siendo ulteriormente clareadas de sus otros componentes arbóreos y fragmentadas por el avance de los pastizales, en El Palmar, estado Bolívar. Foto: G. Colonnello.

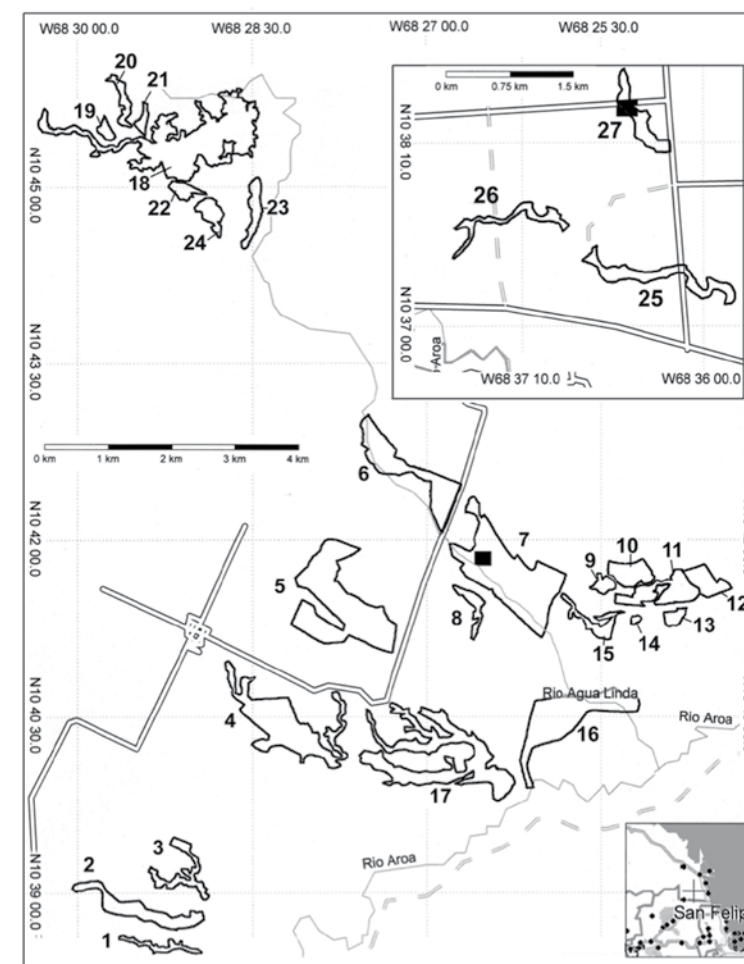


Figura 12. Distribución de las comunidades de *Roystonea* (chaguaramales), en una porción del sector Aroa. Tomado de Colonnello *et al.* (2014).



TERCERA PARTE

a *Roystonea*, la superficie de los polígonos varió entre 1,3 y 140 ha. Siete son menores de 10 ha, 15 están entre 10-100 ha y cuatro son mayores de 100 ha. Seis de ellas son pastizales, pero conservan especies (particularmente *Roystonea*) de la antigua comunidad. Otros polígonos son comunidades densas de *Roystonea* alternadas con parches boscosos complejos (incluyendo igualmente *Roystonea*) a lo largo de los afluentes del río Aroa (por ejemplo Santa María y Agua Linda). Gran parte del bosque asociado a otros sectores de estos cursos de agua fueron intervenidos y han desaparecido, aunque se pueden observar áreas en que podría haber recuperación. Igualmente se encuentran bosques dominados por chaguaramales en ambos lados del río Agua Linda (Figura 13). Estos polígonos están rodeados por pastizales en los que se conservan algunos rodales de vegetación leñosa baja y chaguaramos aislados. El río Agua Linda se desborda durante las crecientes anuales anegando parcialmente las comunidades y cubriendo con sedimentos, producidos por la erosión de taludes deforestados aguas arriba, las raíces aéreas de los individuos de *Roystonea*, causando su muerte.

También es posible observar relictos de comunidades de *Roystonea* (individuos aún en pie) en los que se ha producido un proceso de recuperación natural de las especies originales, gracias a la salvaguarda (intencional o casual) contra la quema recurrente, así como la cercanía de relictos en buen estado. La regeneración de estas comunidades es factible gracias a la alta tasa de germinación de *Roystonea* y de otras de las especies componentes, por ejemplo *Bactris major*, cuyos rizomas producen rebrotes muy rápidamente (Figura 14), así como de *Guazuma ulmifolia*, y *Hura crepitans* (también a partir de

semillas), entre otras, gracias a lo cual la comunidad original se renueva en pocos años (Colonnello *et al.* 2014). En aquellos bosques en que *Roystonea* co-domina junto a la palma *Attalea butyracea* (suroccidente del país) o con *Attalea maripa* (suroriente), son estas últimas especies las que germinan más pronto, dando origen a la recolonización. Ello es patente en los predios deforestados, donde múltiples plántulas de las palmas emergen del suelo que aún conservan las marcas de los tractores.

Estado de conservación de las comunidades de *Roystonea oleracea* ("chaguaramales" o "maporales") en Venezuela

Las comunidades de *Roystonea* se ubican, en su mayor parte, en áreas naturales mediana a fuertemente alteradas, en las que se encontraban distribuidas las formaciones de bosque semidecíduo características de los valles fluviales y los piedemontes semihúmedos del norte del país (Figura 6). La anegabilidad de los terrenos en que se hallan dichas formaciones, ha evitado la deforestación masiva pero frecuentemente estas cubetas son desecadas posteriormente, por medio de acequias o bombeo, para irrigar los cultivos adyacentes o para el uso humano. Todo ello tiende a la reducción de la cobertura y la fragmentación de los hábitats. Las alteraciones más relevantes son: en el suroccidente las invasiones por parte de parceleros en la Reserva Forestal Caparo para el desarrollo de la ganadería y la agricultura, así como la deforestación casi total de la Reserva Forestal de Ticoporo (Pozzobon y Osorio 2002, Oliveira-Miranda *et al.* 2010). En el centro-occidente, las cuencas medias del río Sarare y Turbio que están siendo reducidas, por quemas "accidentales", para el cultivo de caña de azúcar y ganadería (Figura 15). Igualmente, la



C. A. Lasso



Figura 13. El río Agua Linda atraviesa varias comunidades de *Roystonea*, estado Falcón. Tanto la deforestación como el pastoreo han reducido las comunidades. Foto: G. Colonnello.



Figura 14. Regeneración del sotobosque de una comunidad clareada (*Bactris major*, entre otras), estado Falcón. Foto: G. Colonnello.

TERCERA PARTE



C. A. Lasso



Figura 15. Comunidades de *Roystonea* en “Torrellero”, cuenca del río Sarare, recientemente quemadas, estado Lara. Foto: G. Colonnello.



Figura 16. Plantaciones de caña de azúcar en el valle del río Yaracuy, estado Yaracuy. Foto: G. Colonnello.



Figura 17. Plantaciones de palma aceitera, *Elaeis guienensis*, en el valle del río Yaracuy, estado Yaracuy. Foto: G. Colonnello.

cuenca media y baja del río Yaracuy, cultivada desde tiempos coloniales con caña de azúcar (Figura 16) y más recientemente, a partir de los años 80, con palma aceitera (*Elaeis guienensis*, Figura 17) (Sosa y Díaz 2008) y naranjas. En las cuencas media-baja de los ríos Aroa y Tocuyo, donde hay áreas ganaderas y cultivos de naranjas (Colonnello *et al.* 2014, Figura 18). La región central de Barlovento en la cuenca del río Tuy ha sido manejada históricamente, para el cultivo de cacao (*Theobroma cacao*) (localidad “Capaya”, Figura 19), mientras que las pocas comunidades restantes, aledañas a la costa y asociadas a manglares (principalmente *Rhizophora*

mangle) (localidad “Carenero”), se encuentran amenazadas por invasiones urbanísticas. En el noreste del país, más específicamente a lo largo de la cuenca del río Manzanares, las comunidades de *Roystonea* se encuentran altamente amenazadas por el crecimiento urbanístico de la ciudad de Cumanacoa (Figura 20). En el sector del Golfo de Paria, son afectadas por los incendios recurrentes de los herbazales (ó “eneales”, *Typha domingensis*) que los rodean (Figura 21), Colonnello *et al.* 2009). Gran parte de las llanuras costeras anegables nororientales, desde el Golfo de Paria hasta el inicio del delta del Orinoco, contienen comunidades ocasionalmente

TERCERA PARTE

mezcladas con manglares (localidades “Caripito”, “río San Juan”, “Cachipo” y “Guarapiche” de Colonnello *et al.* 2016). En estas últimas localidades, aparentemente no están amenazadas, ocurren intervenciones como incendios para la colecta de palmito y la extracción de fauna (principalmente de Psittacidae). Las comunidades de Santa Bárbara, al oeste de Lago de Guri y, particularmente, de El Palmar, ambas en el Estado Bolívar, han sido reducidas por la expansión ganadera y minera en la Reserva Forestal Imataca (Figura 11). De acuerdo con el Libro Rojo de la Flora de Venezuela (Llamozas *et al.* 2003), algunas de las especies frecuentes en las comunidades de *Roystonea* son consideradas como Vulnerables por la UICN: *Roystonea oleracea* (VU A2c), *Tabebuia rosea* (VU A1cd) y *Sabal mauritiaeformis* (VU A2cd), a pesar de que estas especies están ampliamente distribuidas en el país. Los

bosques de palmas dominados por *Roystonea oleracea* y *Mauritia flexuosa*, en el norte del río Orinoco, fueron considerados como Vulnerable (VU), en Peligro (EN), y en Peligro Crítico (CR) en Venezuela (Oliveira-Miranda *et al.* 2010). Por último cabe resaltar que si bien poblaciones naturales de la especie se encuentran en las Antillas (Zona 1996), y pocas comunidades se han reportado en el Casanare y Arauca de Colombia (Galeano y Bernal 2010), es en Venezuela donde se hallan la casi totalidad, de las comunidades naturales remanentes de estas palmas a nivel global.

Estatus de protección de las comunidades de *Roystonea* en Venezuela

Prácticamente ninguna comunidad importante de chaguaramos se halla incluida dentro de alguna de las Áreas de



Figura 18. Plantaciones de cítricos en el sector Aroa, estado Yaracuy. Foto: G. Colonnello.



Figura 19. Comunidades de *Roystonea* muy intervenidas. Capaya, estado Miranda. Foto: W. Becerra.



Figura 20. Relictos de comunidades en el valle del río Manzanares, estado Sucre. Foto: G. Colonnello.

C. A. Lasso

TERCERA PARTE

Protección con fines de conservación de la biodiversidad (ver Áreas de Protección en Oliveira-Miranda *et al.* 2010). Solamente relictos o poblaciones muy reducidas se encuentran dentro de los Parques Nacionales Henry Pittier, Mochima (algunas en áreas costeras intervenidas), Turuépano y Delta del Orinoco. Igualmente, en áreas de protección con fines de uso potencial: Reservas Forestales como Caparo, Tico-poro, Río Tocuyo, Guarapiche, Imataca y en Lotes Boscosos como Guanipa. Se han realizado algunos intentos de protección por parte de entes privados que no lograron el apoyo de la autoridades tanto nacionales como regionales (ministerios, alcaldías y consejos comunales). Por ejemplo, la Universidad de Los Andes (ULA), ha desarrollado esfuerzos intensos por detener las ocupaciones ilegales por parte de parceleros venezolanos y colombianos



Figura 21. Las frecuentes quemadas de los herbazales de *Typha dominguensis*, penetran las comunidades de *Roystonea* al norte del P.N. Turuépano, estado Sucre. Foto: G. Colonnello.

en áreas de la Reserva Forestal Caparo, donde se hallaban extensas comunidades de *Roystonea* (Jenni Rangel, com. pers.), una comunidad de *Roystonea* y *Anacardium excelsum* ("mijagual" de acuerdo a Marrero *et al.* 2014), actualmente rodeado por urbanismos no planificados se encuentra en San Carlos (estado Cojedes), y se intentó convertir en Jardín Botánico por parte de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales, pero este proceso fue detenido por los concejos comunales (Romero Antonio, com. pers.; Figura 22). Dos hectáreas de una extensa comunidad de *Roystonea* (Figura 23) (ver "El Tuque" en Colonnello *et al.* 2016), situado en las afueras de la ciudad de Tucacas, fue cedido a la alcaldía local, para su transformación en área de recreación y contemplación para la ciudadanía, iniciativa que actualmente está detenida. Esta comunidad está amenazada por la expansión de complejos turísticos, al igual que en la vecina cuenca del río Tocuyo (Valois González-B., com. pers.). En las dos últimas décadas se han realizado intentos por incluir las comunidades de *Roystonea* del Golfo de Paria -que son las mayores comunidades de esta especie a nivel mundial- al Parque



Figura 22. Comunidad de *Roystonea* amenazada por el crecimiento urbano no planificado, en San Carlos, estado Cojedes. Fuente: Google Earth.



Figura 23. Interior de la comunidad El Tuque, estado Falcón. Foto: G. Colonnello.

Nacional Turuépano, propiciados por la ONG Fundación Vuelta Larga (Colonnello *et al.* 2011).

Por último se ha propuesto reglamentar la conservación de las comunidades de *Roystonea* de forma similar a las comunidades de *Mauritia flexuosa* (morichales), dada la analogía entre ambas en cuanto a su importancia para las comunidades humanas y los servicios ecosistémicos que prestan (Colonnello *et al.* 2011).

Bibliografía

- Aymard, C. G. A., P. Farreras y R. Schargel. 2011. Bosques secos macrotermicos de Venezuela. Pp. 155-177. En: Aymard, C. G. A. (Ed.), *Bosques de Venezuela: un homenaje a Jean Pierre Veillon*. BioLlania Edición Especial (10).
- Colonnello, G., M. A. Oliveira-Miranda, H. Álvarez y C. Fedón. 2009. Parque Nacional

Turuépano, Estado Sucre, Venezuela: unidades de vegetación y estado de conservación. *Memoria de Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 172: 5-35.

- Colonnello, G., D. Müller, M. Rincón y G. González. 2011. Diagnóstico de las comunidades de chaguaramales y morichales en el golfo de Paria, estado Sucre, Venezuela. Las fuerzas motrices, presiones, impactos observados y medidas de conservación. Pp. 237-259. En: Volpedo, A. V., R. L. Fernández y J. Buitrago (Eds.), *Experiencias en la aplicación del enfoque GEO en la evaluación de ecosistemas degradados de Iberoamérica*. Print & Services. Buenos Aires, Argentina.
- Colonnello, G., L. Rodríguez y R. Guinaglia. 2012. Caracterización estructural y florística de un bosque con palmas anegado (chaguaramal) en la península de Paria, estado Sucre, Venezuela. *Acta Botánica Venezolánica* 35: 1-26.
- Colonnello, G., y J. Grande. 2014. Maporales o Chaguaramales. Pp. 202-204. En: Lasso, C. A., A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo (Eds.), *XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia- Venezuela)*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Colonnello, G., J. Grande y M. Oliveira-Miranda. 2014. Distribución, estructura y composición florística de los bosques de *Roystonea* (chaguaramales) de la cuenca del río Aroa (Venezuela). *Acta Biológica Venezolánica* 34: 35-60.
- Colonnello, G., J. R. Grande y I. Márquez-Molina. 2016. *Roystonea oleracea* communities in Venezuela. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 82 (2): 439-450. doi:10.1111/boj.12445
- Elizalde, G., J. Viloria y A. Rosales. 2010. Asociación de subórdenes de suelos. 1:2.500.000. Fundación Empresas Polar. GeoVenezuela.
- Galeano, G. y R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia. Guía de Campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto

C. A. Lasso

TERCERA PARTE



C. A. Lasso

- de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 688 pp.
- Grande, J. R. y G. Colonnello. 2016. Comunidades de *Roystonea oleracea* en Venezuela: aspectos fitogeográficos y principales componentes florísticos. Pp. 1-2. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), *Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.
 - Groom, M. J., G. K. Meffe y C. R. Carroll. 2006. *Principles of Conservation Biology*. (Third ed.). Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Mass. 779 pp.
 - Huber, O. y C. Alarcón. 1988. Mapa de la vegetación de Venezuela, 1:2.000.000. MARNR, The Nature Conservancy. Caracas, Venezuela.
 - Huber, O. y M. A. Oliveira-Miranda. 2010. Ambientes terrestres de Venezuela. Pp. 27-89. En: Rodríguez, J. P., F. Rojas-Suárez y D. Giraldo Hernández (Eds.), *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas.
 - Kochaniewicz, G. y M. Plonczak. 2004. Variaciones de la composición florística en un subtipo de bosque de la "Selva de Bajío" en la Reserva Forestal de Caparo, Llanos Occidentales de Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 48 (2): 55-67.
 - Marrero, C. 2011. La vegetación de los humedales de agua dulce de Venezuela. *BioLlania* 10: 250-263.
 - Marrero, C., D. Rodríguez Olarte y A. Rial. 2014. Mijaguales. Pp. 205-206. En: Lasso, C. A., A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo (Eds.), *XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia- Venezuela)*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
 - Montúfar, R., F. Anthelme, J.-C. Pintaud, H. Balslev. 2011. Disturbance and Resilience in Tropical palm Populations and Communities. *Botanical Review* 77: 426-461.
 - Laborde, J., R. Sánchez, G. y S. Guevara. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia* 30 (10): 595-601.
 - Llamoza, S., R. Duno de Stefano, W. Meier, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber y R. Ortiz. 2003. Libro Rojo de la Flora Venezolana. PROVITA, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser", Caracas, Venezuela. 557 pp.
 - Oliveira-Miranda, M. A., O. Huber, J. P. Rodríguez, F. Rojas-Suárez, R. de Oliveira-Miranda, M. Hernández-Montilla, S. Zambrano-Martínez y D. Giraldo-Hernández. 2010. Riesgo de eliminación de los ecosistemas terrestres de Venezuela. Pp. 107-235. En: Rodríguez, J. P., F. Rojas-Suárez y D. Giraldo-Hernández (Eds.), *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas.
 - Portillo-Quintero, C., P. Lacabana y F. Carrasquel. 2010. Conversión de los bosques en la cordillera de la costa central de Venezuela. Pp. 239-243. En: Rodríguez, J. P., F. Rojas-Suárez y D. Giraldo-Hernández (Eds.), *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas.
 - Pozzobon, B. E. N. y R. A. Osorio M. 2002. Evaluación de las deforestaciones en la Reserva Forestal de Ticoporo, Estado Barinas-Venezuela. En base al análisis multitemporal de imágenes de percepción remota. *Revista Geográfica Venezolana*. 43 (2): 215-235.
 - Rosales, J., E. Briceño, B. Ramos y G. Picón. 1993. Los bosques ribereños en el área de influencia del embalse Guri. *Pantepui* 5: 3-23.
 - Sosa, F. y F. Díaz. 2008. Dos nuevas especies de lepidópteros defoliadores en plantaciones de palma aceitera *Elaeis guineensis* Jacq. en Venezuela. *Bioagro* 20 (1): 73-75.
 - Spence, J. M. 1878. The land of Bolívar or war, peace and adventure in the Republic of Venezuela. Sampson Low, Marston, Searle y Rivington, London, UK. 2 Vol. I. 323 pp.
 - Stauffer, F. 2007. Arecaceae. Pp. 225-233. En: Stefano, R., G. Aymard y O. Huber (Eds.), *Flora vascular de los llanos de Venezuela*. FUDENA, Fundación Empresas Polar, FIBV, Caracas.
 - Steyermark, J. 1946. Exploración botánica a las regiones Orientales de Venezuela. *Boletín Sociedad Venezolana Ciencias Naturales* 10 (67): 259-276.
 - Tachack-García, M. I. y F. Carrasquel. 2010. Estado de conservación de los ecosistemas del ramal oriental de la cordillera de Los Andes venezolanos. Pp. 263-268. En: Rodríguez, J. P., F. Rojas-Suárez y D. Giraldo-Hernández (Eds.), *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas.
 - Turner, M. D. y P. J. Taylor. 2003. Critical reflections on the use of remote sensing and GIS technologies in human ecological research. *Human Ecology* 31 (2): 177-182.
 - Zambrano-Martínez, S. y J. P. Rodríguez. 2010. Conversión de los bosques deciduos en los Llanos Centrales de Venezuela. Pp. 269-274. En: Rodríguez, J. P., F. Rojas-Suárez y D. Giraldo-Hernández (Eds.), *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas.
 - Zona, S. 1996. *Roystonea* (Arecaceae: Arecoideae). *Flora Neotropical* 71: 1-35.