

**FENOLOGÍA Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE *Mauritia flexuosa* L. f. EN  
CANANGUCHALES DEL SUR DE LA AMAZONIA COLOMBIANA**

**ESAÚ TORO VANEGAS**

**Tesis Presentada para Optar el Título de  
MAGISTER EN BOSQUES Y CONSERVACION AMBIENTAL**

**DIRECTORA:**

**Ligia Estela Urrego, Ingeniera Forestal-PhD.**

**Departamento de Ciencias Forestales**



**UNIVERSIDAD  
NACIONAL  
DE COLOMBIA**  
SEDE MEDELLÍN

**FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS  
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS FORESTALES  
POSGRADO EN BOSQUES Y CONSERVACIÓN AMBIENTAL  
2014**

## Contenido

Resumen .....	3
Introducción .....	3
Metodología .....	6
Área de estudio .....	6
Métodos .....	6
Resultados .....	10
¿Están relacionadas la altura de la palma, la morfología de inflorescencias o infrutescencias y la proporción de sexos con la producción de frutos en <i>M. flexuosa</i> ? .....	10
¿Está relacionado el comportamiento fenológico de una población de <i>M. flexuosa</i> en zonas mal drenadas de las terrazas bajas con la temperatura del aire o la distribución de la precipitación? .....	12
¿Es la producción de frutos similar entre diferentes períodos de una misma población? y con respecto a otras poblaciones en la Amazonía? .....	17
Discusión .....	18
¿Están relacionadas la altura de la palma, la morfología de inflorescencias o infrutescencias y la proporción de sexos con la producción de frutos en <i>M. flexuosa</i> ? .....	18
¿Está relacionado el comportamiento fenológico de una población de <i>M. flexuosa</i> en zonas mal drenadas de las terrazas bajas con la temperatura del aire o la distribución de la precipitación? .....	20
¿Es la producción de frutos similar entre diferentes períodos en una misma población? y con respecto a otras poblaciones en la Amazonía? .....	23
<i>Mauritia flexuosa</i> y el cambio climático .....	26
Conclusiones .....	28
Agradecimientos .....	29
Bibliografía .....	29
ANEXO (Fenofases).....	36

## Resumen

Los cananguchales son poblaciones importantes, en la alimentación y hábitat de muchas especies de aves y mamíferos, y en los bienes económicos que brinda a las comunidades humanas por su gran diversidad de usos. El estudio de su comportamiento fenológico y de la producción de frutos contribuye a entender estas poblaciones y a sentar las bases para emprender acciones para su conservación y manejo. Se estudió una población de *Mauritia flexuosa*, de terrazas bajas en el Sur de la Amazonia colombiana con 35 machos activos y 50 hembras activas. Estas palmas con 22 metros de altura en promedio, sostienen una corona de entre 9 y 10 hojas vivas. Donde la floración presenta un ciclo completo de tres (3) meses y es influenciada por las máximas temperaturas; los frutos presentan una duración de once (11) meses, influenciados por las precipitaciones. Encontrando un ciclo fenológico completo de alrededor de un año por sus traslapes entre fenofases, indicando un patrón fenológico anual escalonado para esta especie. Mostrando además en el periodo evaluado diferencias en la producción de frutos entre periodos diferentes como una estrategia reproductiva de sobrevivencia para la especie e influenciada por el tamaño de las inflorescencias, con un éxito reproductivo de 26%.

Palabras Clave: cananguchal, *M. flexuosa*, ciclo reproductivo, producción de frutos.

## Introducción

La canangucha (*Mauritia flexuosa*) pertenece a la familia Arecacea. Es considerada la más acuática de las palmas amazónicas (Kahn *et al.* 1993). Con gran potencial económico por sus múltiples usos (Hernández *et al.* 2004, Trujillo *et al.* 2011), y es clave en la alimentación y protección de la fauna silvestre (Brightsmith 2005, Rodríguez *et al.* 2006, Holm *et al.* 2008). Es una palma dioica (Uhl y Dransfield 1987, Galeano 1991), pleonántica (Hallé *et al.* 1978), de rápido crecimiento (Khan y De Granville 1992, Holm *et al.* 2008), con

inflorescencias interfoliare (Storti 1993, Trujillo *et al.* 2011, Khorsand Rosa 2013), que contienen flores aromáticas polinizadas principalmente por insectos coleópteros (Storti 1993, Núñez y Carreño 2013), o por el viento (Khorsand Rosa 2013). Los frutos son drupas (Uhl y Dransfield 1987), presentan dos etapas de desarrollo bien diferenciadas: los primeros 150 días crecen en tamaño, luego se presenta un período de desarrollo y maduración de 90 días (Hernández *et al.* 2004) y varios ecotipos diferentes según su tamaño (Páez 2000, Barbosa *et al.* 2010), como también varias medios de dispersión, bien sea esta por mamíferos, aves, peces o por hidrocoria (González 2013).

Varios factores bióticos, abióticos y antrópicos se han relacionado con la fructificación de *M. flexuosa*. La altura de la palma como una característica estructural, está relacionada con las propiedades del suelo (Urrego *et al.* 2013, Galeano *et al.* 2014), con el número de hojas en la corona (Henderson 2002, Renninger y Phillips 2010), con la edad (Isaza *et al.* 2013), o con la disponibilidad de luz (Penn 1999) y es importante en la definición de la madurez sexual de la misma. Cuando la palma es plantada se reproduce a una altura entre 5 y 10 metros alcanzados entre los 10 a 15 años de edad, pero cuando es natural se reproduce a una altura mayor a 15 metros a los 30 años de edad (Zea 1997, Penn 1999, Delgado y Couturier 2003, Isaza *et al.* 2013). Adicionalmente, se ha documentado el dimorfismo sexual en altura como estrategia reproductiva, siendo ésta mayor en machos que en hembras (Friedman y Barrett 2009 y Khorsand Rosa 2013). Por otro lado, se han encontrado correlaciones negativas entre altura y cantidad de frutos producidos en diferentes hábitats (Khorsand Rosa 2013), y correlaciones positivas entre altura y el número de inflorescencias e infrutescencias en una misma población (Henderson 2002).

Similarmente, se ha encontrado que el tamaño del vástago y de los racimos como características estructurales de las infrutescencias, afectan la cantidad de frutos producidos tanto a nivel individual en una misma población, como entre poblaciones (Freitas *et al.* 2011). Igualmente, la proporción de sexos se ha encontrado afectan la reproducción de las especies dioicas, considerando que una

proporción equitativa macho: hembra (1:1) aumenta el éxito reproductivo, medido como cantidad de frutos producidos (**Anderson et al. 2006**), pero, considerando también que la sobreexplotación de las hembras también puede reducir la fecundidad de las mismas (**Delgado et al. 2007**).

*Mauritia flexuosa*, produce alrededor de tres (3) hojas simples y costapalmadas/año (**González 2013, Sampaio et al. 2008**), las cuales tardan tres meses para expandirse, y dos años y medio para caerse (**González 2009**), aunque el déficit hídrico puede acelerar este proceso (**Figueredo 1981, Del Valle 1981, Urrego 1987**). Asimismo, la cosecha de hojas también disminuye la producción de frutos, al reducir el área disponible para la fotosíntesis (**Berry y Gorchov 2007, Sampaio et al. 2008, Khorsand Rosa 2013**).

De igual forma se ha observado que la producción de frutos es variable entre individuos y entre poblaciones de varios hábitats (sabanas y bosques), como también entre diferentes periodos reproductivos (**Ponce 2002, Khorsand Rosa 2013**). Mientras que para algunos autores el ciclo fenológico de *M. flexuosa* es anual (**Storti 1993, Ponce 2002, Khorsand Rosa 2013**); otros señalan que es mayor a un año o supra-anual (**Urrego 1987, Hernández et al. 2004**), y que por eso el período reproductivo de esta especie no está determinado exclusivamente por condiciones de estacionalidad (**Hernández et al. 2004**).

Teniendo en cuenta el impacto de fenómenos climáticos como el fenómeno del Niño (Oscilación del Sur) que en el norte de la Amazonía se manifiesta con aumento de la temperatura del aire y disminución de la precipitación, podría modificar las extensiones de los bosques de *M. flexuosa* en el área de este estudio (**Mahli y Wright 2003; Li et al. 2011**), y afectar la floración, que está muy relacionada con las temperaturas extremas (**Urrego 1987**), y al desarrollo de los frutos que está asociada a los periodos de mayor precipitación (**Ponce 2002, Khorsand Rosa 2013**).

Con el fin de contribuir al conocimiento de las características reproductivas de la canangucha en la Amazonía colombiana, esta investigación se planteó las

siguientes preguntas: ¿Están relacionadas la altura de la palma, la morfología de inflorescencias o infrutescencias y la proporción de sexos con la producción de frutos en *M. flexuosa*?, ¿Está relacionado el comportamiento fenológico de una población de *M. flexuosa* en zonas mal drenadas de las terrazas bajas con la temperatura del aire o la distribución de la precipitación?, ¿Es la producción de frutos similar entre diferentes períodos en una misma población? y con respecto a otras poblaciones en la Amazonía?.

## **Metodología**

**Área de estudio:** Esta investigación se llevó a cabo en una parcela permanente de una hectárea establecida en una llanura aluvial del Río Calderón a tres kilómetros de la estación biológica el Zafire. La zona está clasificada como bosque húmedo tropical, con una temperatura promedio anual de 26°C, una humedad relativa de 90% y una precipitación promedio anual de 3000 mm (**IDEAM 2013**). El cananguchal está ubicado sobre una terraza baja mal drenada que recibe inundación anual del río en la época lluviosa (entre noviembre y mayo).

**Métodos:** Entre septiembre de 2010 y septiembre de 2012, se realizaron observaciones fenológicas de todos las palmas adultas en la parcela de 1 hectárea (ha). Las fenofases consideradas fueron espádices en formación, espádices abiertos, flores en botón y abiertas, como las infrutescencias con frutos verdes o maduros (**Anexo**). Para el seguimiento de las hojas vivas y muertas tuvieron en cuenta quince palmas hembras y nueve palmas macho.

La duración de cada una de las fenofases se obtuvo a partir del promedio de la duración de éstas en cada una de las palmas individuales, y luego se calculó el porcentaje de inflorescencias que exhibe cada palma en una determinada fenofase, utilizando el índice de actividad de **Bencke y Morellato (2002)**. Este índice mide ausencia y presencia de una fenofase por sexo y establece la sincronía de la población. Según este índice la fenofase es asincrónica, cuando el

valor obtenido es menor de 20%; con poca o baja sincronía, cuando está entre 21% a 60% y es sincrónica, cuando es mayor de 60%.

Para encontrar la relación entre altura, morfología infrutescencias y proporción de sexos con producción de frutos en *M. flexuosa*, en septiembre de 2011, se seleccionaron diez palmas hembras con flores; en cada palma se contabilizaron el número de inflorescencias; luego se seleccionó una inflorescencia por palma, a la cual se le midió la altura, el número de racimos, el número de raquillas/racimo y el número promedio de flores/raquilla. Con estos datos se estimó el número de frutos posibles para cada una de las diez palmas. Con estos datos se aplicó una prueba de correlación de Pearson ( $r$ ), entre las variables mencionadas y se obtuvo la que más influía en la producción de frutos.

En febrero de 2012, se seleccionaron siete palmas con frutos, en cada palma se contabilizó el número de infrutescencias; a una infrutescencia por palma, se le midieron la longitud del vástago, y de los racimos. Igualmente se contabilizaron el número de racimo/palma y el número de frutos/racimo. Con estos datos se estimó el número de frutos por palma, para luego, por medio del coeficiente de Pearson ( $r$ ), identificar las variables que más influyen en la producción de frutos. Adicionalmente, se estimó la eficiencia reproductiva, entendida como el número de frutos formados a partir de las flores evaluadas en un mismo período reproductivo **(Núñez y Carreño 2013)**.

La proporción de sexos, se obtuvo a partir de las palmas florecidas y/o fructificadas registradas en las observaciones fenológicas quincenales realizadas en el periodo evaluado.

La producción de frutos de *M. flexuosa*: se evaluó en las siete palmas que fructificaron en diciembre de 2010 y febrero de 2012. En cada una de ellas se contó el número de infrutescencias y se seleccionó una de las infrutescencias para evaluar: número de racimos por infrutescencia, longitud del vástago y del racimo, número de frutos/racimo, número de frutos/infrutescencia, peso del vástago (kg), como también el largo, ancho y peso del 40% de frutos en una infrutescencia.

Finalmente se compararon los resultados obtenidos entre los dos períodos en esta población, y con otras poblaciones (Urrego 1987, Ojeda 1994, Pinedo-Vásquez *et al.* 2000, Castaño *et al.* 2007, Manzi y Coomes 2009, Da Silva 2009, Isaza *et al.* 2013, Khorsand Rosa 2013).

Los datos de temperatura del aire máximas y mínimas, y de precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica del IDEAM ubicada en el aeropuerto Vásquez Cobo en Leticia (Amazonas) para los años 2010 a 2012 (Figura 1, 2 y 3). Éstas se correlacionaron con cada una de las fenofases mencionadas; mediante el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ). Igualmente, se aplicó el análisis de varianza de un factor y se hallaron la desviación estándar (D.E.) y el coeficiente de variación (C.V.) de los datos obtenidos.

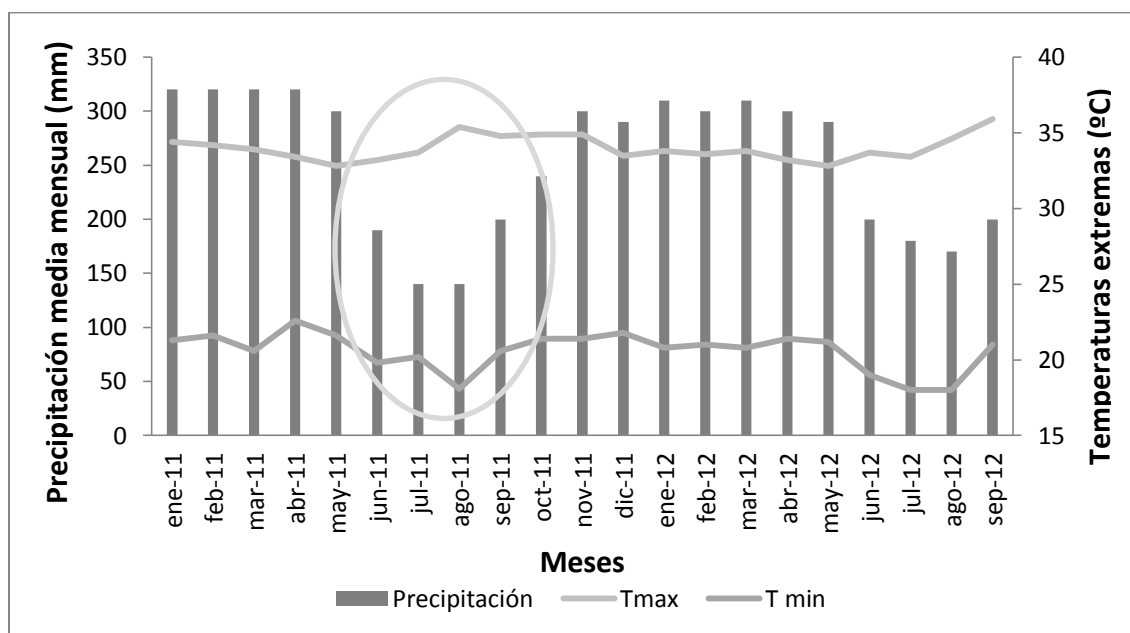


Figura 1: Variación climática que muestra la comparación entre temperatura máxima y mínima y precipitación. Con una correlación positiva significativa entre T *mín* y Precipitación ( $r = 0,77$ ; ANOVA:  $F = 265$ ;  $P = 0,0$ ). En el círculo la máxima diferencia entre temperaturas extremas de 17°C.

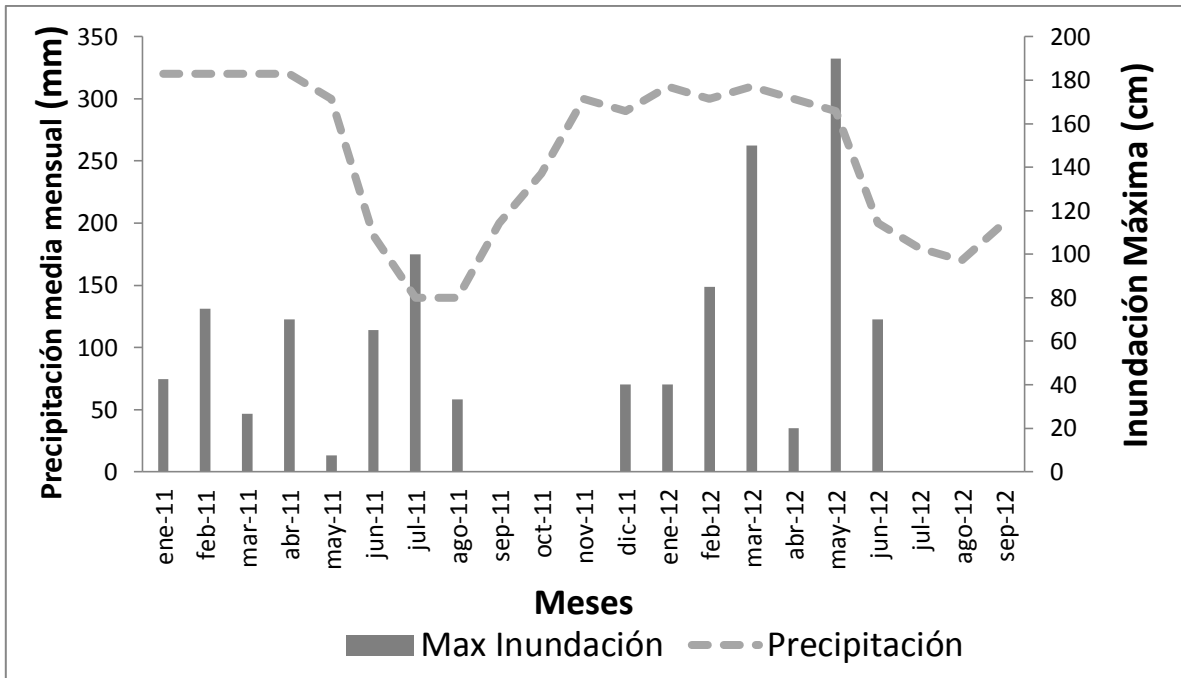


Figura 2: Variación climática y ambiental, que muestra la comparación entre inundación y precipitación.

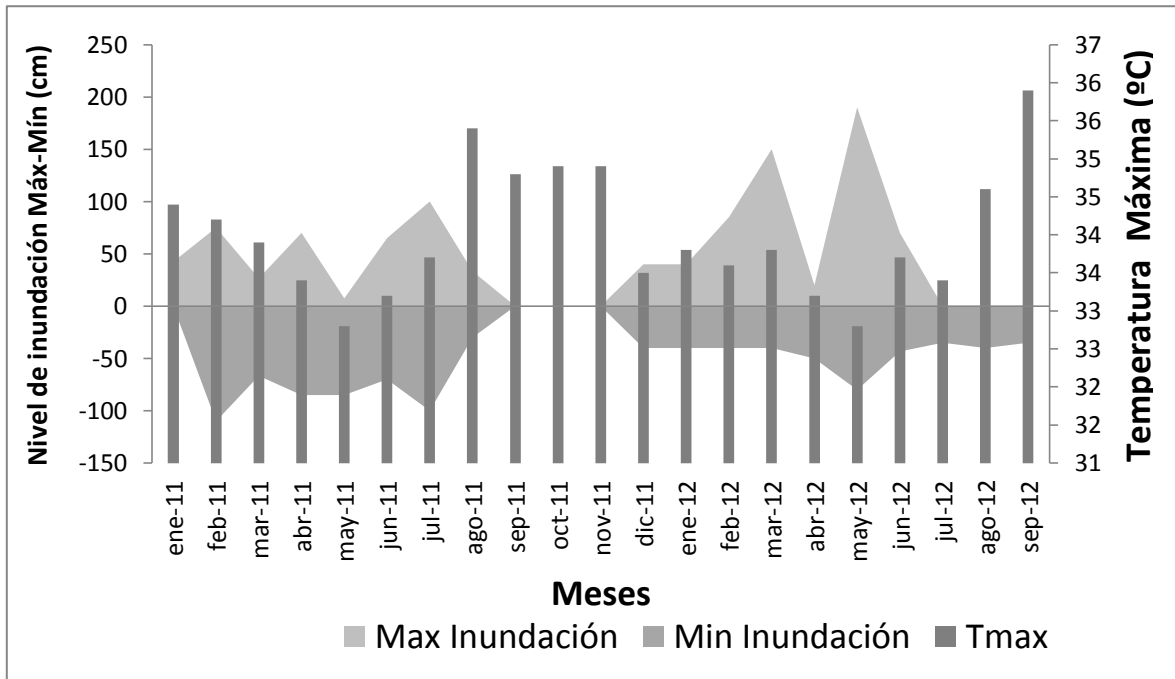


Figura 3: Variación climática y ambiental, que muestra la comparación entre inundación y precipitación. Con una correlación positiva significativa entre T máx e Inundación Mínima ( $r = 0,57$ ; ANOVA:  $F = 129,4$ ;  $P = 0,0$ )

## Resultados

**¿Están relacionadas la altura de la palma, la morfología de inflorescencias o infrutescencias y la proporción de sexos con la producción de frutos en *M. flexuosa*?**

Se registró una altura promedio de 22 m (C.V. = 13%; N = 10), correlacionada positivamente con la producción de frutos ( $r = 0,47$ ; ANOVA:  $F = 15,4$ ;  $P = 0,0$ ). Similarmente se registraron correlaciones positivas entre inflorescencias ( $r = 0,95$ ; ANOVA:  $F = 15,5$ ;  $P = 0,0$ ) e infrutescencias ( $r = 0,59$ ; ANOVA:  $F = 17,6$ ;  $P = 0,0$ ) con producción de frutos. La longitud de vástago y la de los racimos en las infrutescencias se correlacionaron negativamente con la producción de frutos ( $r = -$

0,52; ANOVA:  $F = 12,1$ ;  $P = 0,0$  y  $r = -0,80$  ANOVA:  $F = 14,9$ ;  $P = 0,0$ ; respectivamente). Similarmente al comparar los datos de longitud vástago, número de racimos y raquillas y eficiencia reproductiva (que para este estudio fue de 26%) con otras poblaciones se obtuvo una correlación negativa promedio ( $r = -0,94$ ; ANOVA:  $F = 6,1$ ;  $P = 0,02$ ) (**Figuras 4, 5 y 6**). Durante los dos años de seguimiento se identificaron 35 palmas machos y 50 hembras, con un predominio de hembras (60%).

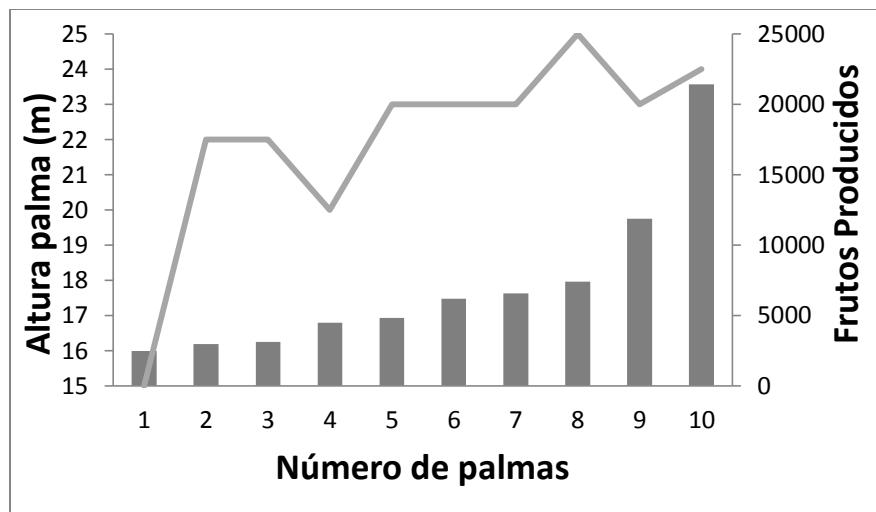


Figura 4: Relación entre altura de la palma y su producción de frutos. Donde se observa una correlación positiva significativa. “ $r = 0,47$ ; ANOVA:  $F = 15,4$ ;  $P = 0,0$ ”.

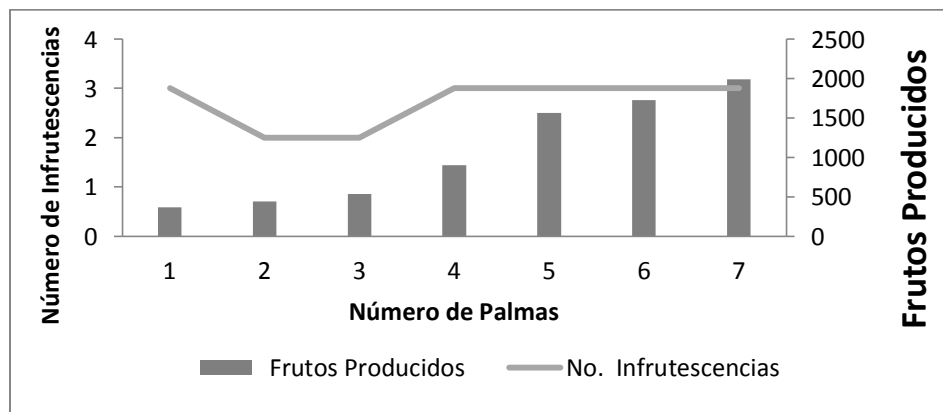


Figura 5: Relación entre infrutescencias y producción de frutos. Donde se observa una correlación positiva significativa. “ $r = 0,59$ ; ANOVA:  $F = 17,6$ ;  $P = 0,0$ ”.

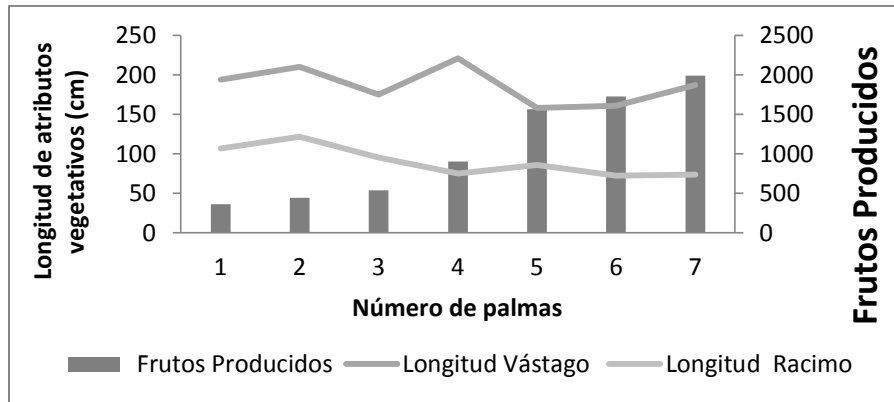


Figura 6: Relación entre longitud vástago y racimos, con producción de frutos. Donde se observa una correlación negativa significativa. “ $r = -0,52$ ; ANOVA:  $F = 12,1$ ;  $P = 0,0$  y  $r = -0,80$ ; ANOVA:  $F = 14,9$ ;  $P = 0,0$ ”, respectivamente.

**¿Está relacionado el comportamiento fenológico de una población de *M. flexuosa* en zonas mal drenadas de las terrazas bajas con la temperatura del aire o la distribución de la precipitación?**

*Foliación:* durante los dos años de evaluación, para ambos sexos, se mantuvo un promedio de nueve hojas vivas (C.V. = 5%;  $N = 15$ ) y cinco hojas muertas (C.V. = 14%;  $N = 9$ ) por individuo. Mientras la formación de hojas nuevas se correlacionó con los mayores niveles de inundación en esta zona ( $r = 0,46$ ; ANOVA:  $F = 14,6$ ;  $P = 0,0$ ), la caída de las mismas lo hizo con las temperaturas mínimas ( $r = 0,51$ ; ANOVA:  $F = 2234,5$ ;  $P = 0,0$ ), variable climática que presentó una alta correlación con precipitación media mensual ( $r = 0,77$ ; ANOVA:  $F = 265,6$ ;  $P = 0,0$ ) (Figura 7 y 8).

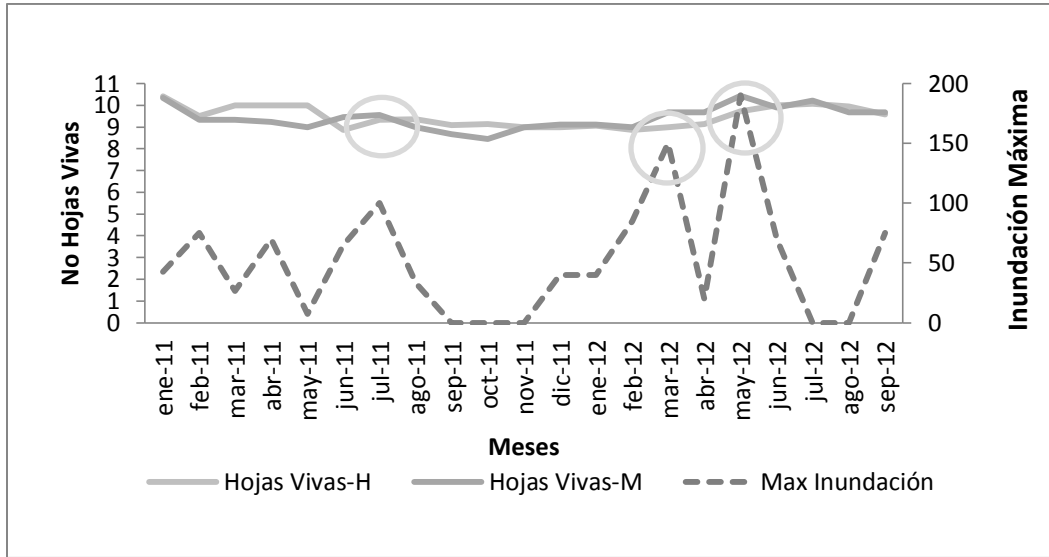


Figura 7: Variación de los niveles de inundación máxima en la zona y el número de hojas vivas en *M. flexuosa*. Se observa formación de nuevas hojas en julio 2011, marzo y mayo de 2012. La línea azul representa las hembras y la roja los machos.

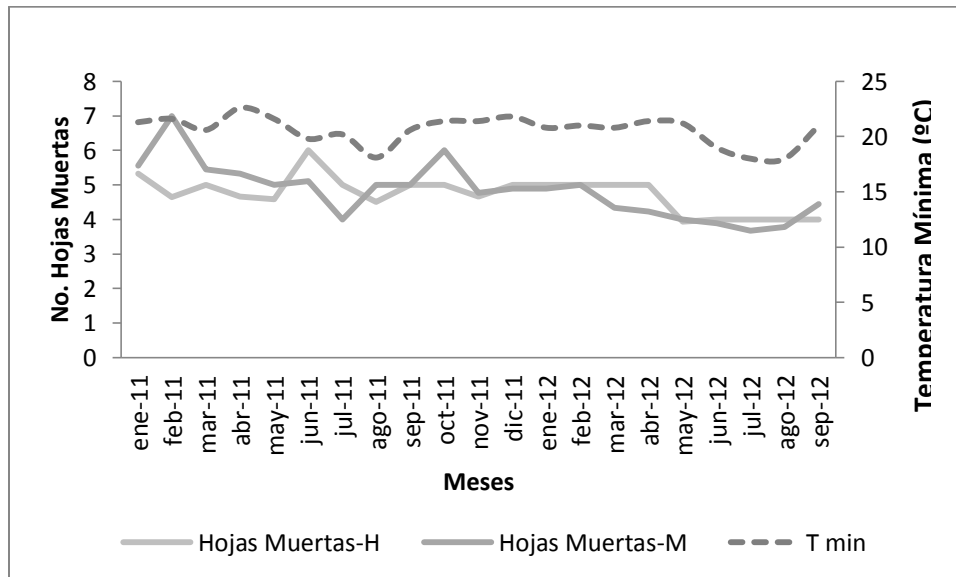


Figura 8: Variación de las temperaturas mínimas en la zona estudio y de las hojas muertas en *M. flexuosa* durante dos años. La línea azul representa las hembras y la roja los machos.

*Floración:* Durante los dos años de mediciones se registró un ciclo floral completo desde la aparición del espádice hasta obtener flores abiertas, entre los meses de

mayo y noviembre, de 3,0 meses en promedio para machos (D.E. = 0,38; C.V. = 13%; N = 35) y de 3,4 meses promedio para hembras (D.E. = 0,06; C.V. = 8%; N = 50). Se obtuvieron correlaciones significativas entre las temperaturas máximas y el desarrollo de cada fenofase floral (**Tabla 1**). Donde la temperatura máxima se asocia también con menores inundaciones o suelos más secos ( $r = 0,57$ ; ANOVA:  $F = 129,4$ ;  $P = 0,0$ ). Adicionalmente, también se registró una mayor amplitud ( $17^{\circ}\text{C}$ ) entre las temperaturas extremas entre julio y septiembre, tiempo en el cual se presentó en todo el ciclo floral la mayor sincronía entre ambos sexos (**Figura 9 y 10**).

**Tabla 1: Estadísticos que muestran altas relaciones positivas y significativas de cada fenofase floral con la temperatura máxima. Ef: Espádices en formación, Ea: Espádices abiertos; Fl bot: Flores en botón; Fla: Flores abiertas.**

FENOFASE	HEMBRAS			MACHOS		
	r	F	P	r	F	P
Ef-T <i>máx.</i>	0,23	254	0,00	0,59	231	0,00
Ea-T <i>máx.</i>	0,66	230	0,00	0,69	511	0,00
Fl bot-T <i>máx.</i>	0,49	760	0,00	0,53	901	0,00
Fla-T <i>máx.</i>	0,52	588	0,00	0,40	643	0,00

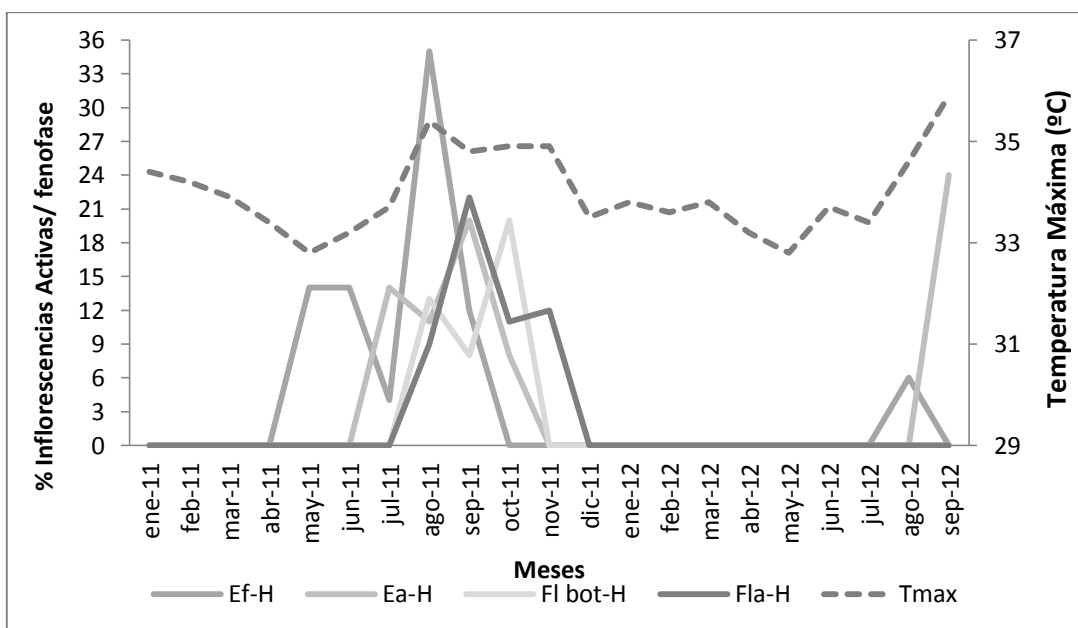


Figura 9: Variación de las temperaturas máximas en la zona de estudio y fenofases florales en palmas hembras de *M. flexuosa*. La línea azul representa los espádices en formación, la línea roja los espádices abiertos, la línea verde las flores en botón y la línea violeta las flores abiertas.

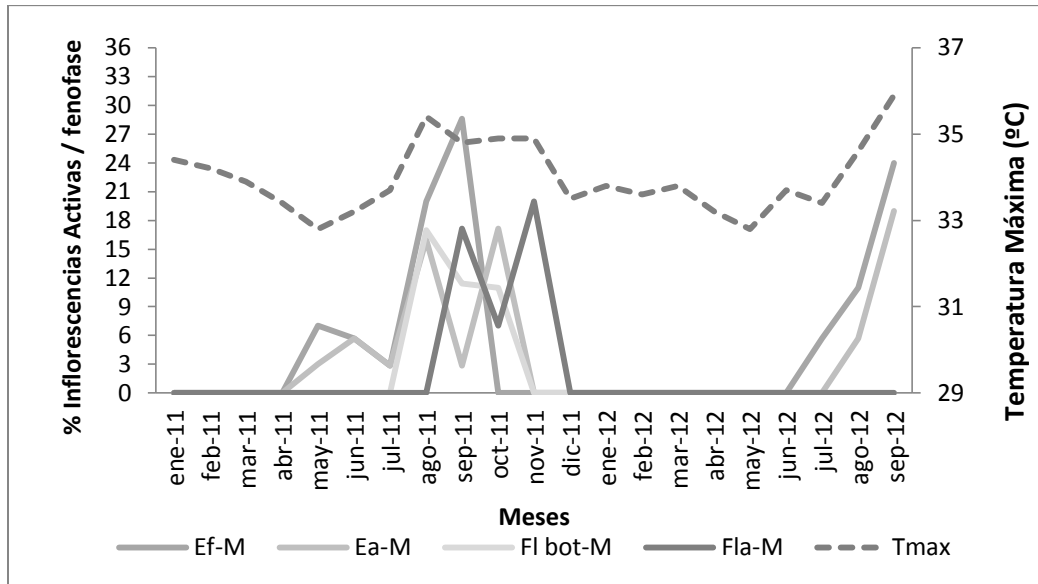


Figura 10: Variación de las temperaturas máximas en la zona y fenofases florales en palmas machos de *M. flexuosa*. La línea azul representa los espádices en formación, la línea roja los espádices abiertos, la línea verde las flores en botón y la línea violeta las flores abiertas.

*Fructificación:* El desarrollo del ciclo completo de formación de frutos, desde fruto verde hasta fruto maduro, tuvo una duración de 11,2 meses, entre agosto de un año y octubre del siguiente. La fase de frutos verdes tuvo una duración de 7,5 meses (CV = 14%; N = 39 palmas) y 3,7 meses la de frutos maduros (CV = 28%; N = 39 palmas) los cuales se inician en el mes de febrero, después del pico máximo de frutos verdes (enero). Mientras el desarrollo de los frutos verdes se correlacionó con la precipitación media mensual ( $r = 0,82$ ; ANOVA:  $F = 182,1$ ;  $P = 0,0$ ); los frutos maduros lo hicieron negativamente con esta misma variable ( $r = -0,81$ ; ANOVA:  $F = 240,7$ ;  $P = 0,0$ ), que corresponde al periodo menos inundado o más seco del año, cuando se presenta la mayor oferta de frutos (**Figura 11**).

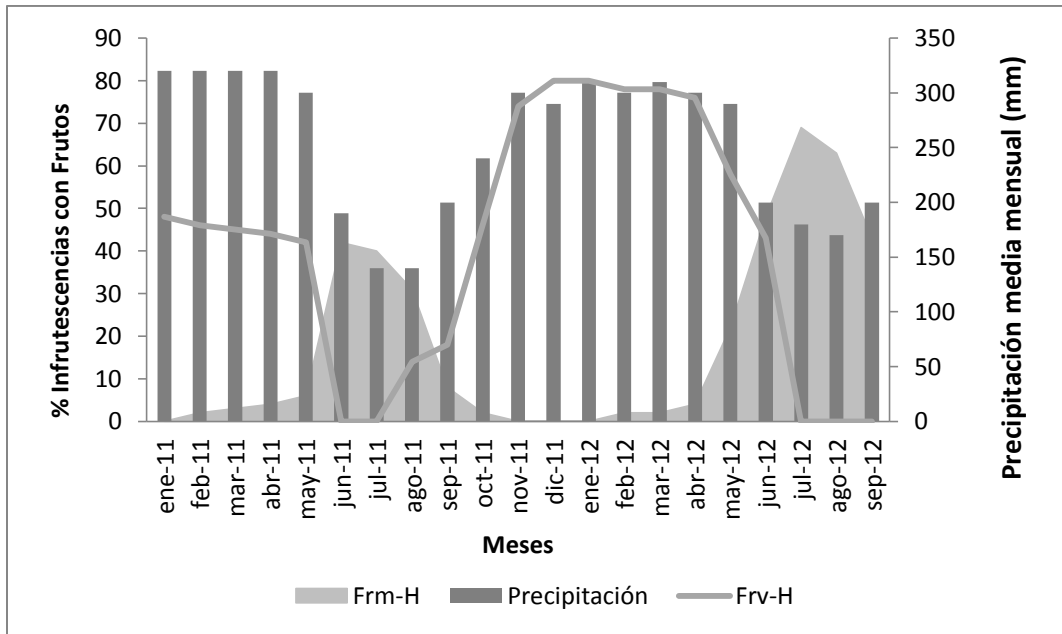


Figura 11: Variación de precipitación media mensual en la zona de estudio y la producción de frutos verdes y maduros de *M. flexuosa*. La línea azul representa los frutos verdes y la línea roja, los frutos maduros.

Finalmente, se puede decir que *M. flexuosa* presenta un ciclo completo desde formación de inflorescencias hasta fruto maduro de 14,6 meses; pero, entre floración y fructificación existe un traslape de fenofases ( $r = -0,52$ ; ANOVA:  $F = 6,02$ ;  $P = 0,0$ ), de aproximadamente tres meses. Por lo tanto, *M. flexuosa* asegura todos los años la producción de flores y frutos en un rango de meses e intensidades a nivel poblacional, por lo cual, se puede definir como un patrón anual escalonado (Newstrom *et al.* 1994) (Figura 12).

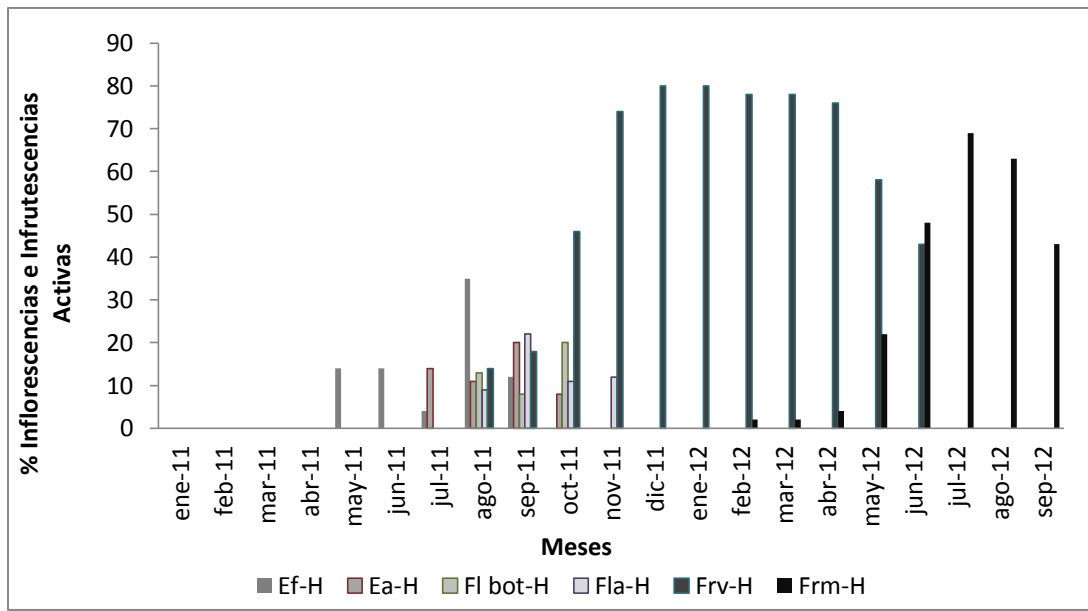


Figura 12: Comportamiento fenológico general de *M. flexuosa* en el área de estudio. Ef: Espádices en formación, Ea: Espádices abiertos; Fl bot: Flores en botón; Fla: Flores abiertas; Frv: Frutos Verdes y Frm: Frutos Maduros.

**¿Es la producción de frutos similar entre diferentes períodos de una misma población? y con respecto a otras poblaciones en la Amazonía?**

En la **Tabla 2** se compara la producción frutos registrada en dos periodos consecutivos, en la población en estudio. Durante dos años se observó que un individuo una vez alcanza su madurez sexual, puede producir frutos una sola vez (34 a 40%), en dos períodos consecutivos (32 a 40%) y hasta tres períodos consecutivos (20 a 34%), pero en meses y proporciones diferentes, dentro de un rango de tiempo, desde mayo de un año hasta octubre del siguiente año. Además, entre ambos periodos no se identificaron diferencias climáticas en la zona, es decir, las temperaturas y la precipitación media mensual anual fueron similares ( $T_{m\acute{a}x.} = 34^{\circ}C$ ;  $T_{med} = 26^{\circ}C$ ;  $T_{m\acute{i}n} = 20^{\circ}C$  y precipitación media mensual = 250 mm). No obstante, se identificaron diferencias en el nivel de inundación entre ambos periodos, siendo este mayor en el segundo período (2011-2012) con 70 cm en promedio, periodo en el cual se dio la mayor producción de frutos.

**Tabla 2: Diferencias en la producción de frutos entre dos períodos consecutivos en la población en estudio.**

<b>Medición Producción de frutos en <i>M. flexuosa</i></b>				
<b>Variables Medidas</b>	<b>Período Uno (2010-2011)</b>		<b>Período Dos (2011-2012)</b>	
Longitud promedio vástago/ infrutescencia (cm)	<b>187</b>	N = 7 infrutescencias	<b>171</b>	N = 7 infrutescencias
Longitud promedio de los racimos (cm)	90	N = 235 racimos	93	N = 223 racimos
Tamaño promedio de frutos: largo (cm)	5	N = 778 frutos	5	N = 1423 frutos
Tamaño promedio de frutos: ancho (cm)	4	N = 778 frutos	4	N = 1423 frutos
Número promedio frutos/ racimo (Hembras)	12	N = 235 racimos	18	N = 223 racimos
Número promedio racimos/ infrutescencia	33	N = 19 infrutescencias	32	N = 24 infrutescencias
Número promedio de frutos / infrutescencia	385		561	
Número promedio de infrutescencias/palma	2,7	N = 19 infrutescencias	3,4	N = 24 infrutescencias
Número de frutos/palma	1043		1921	
Número de palmas hembras activas /ha	20		40	
Producción de frutos en la población/ha	<b>20.865</b>		<b>76.849</b>	
Producción en t/ha/año	<b>0,6</b>		<b>2,6</b>	

## **Discusión**

### **¿Están relacionadas la altura de la palma, la morfología de inflorescencias o infrutescencias y la proporción de sexos con la producción de frutos en *M. flexuosa*?**

El predominio del 60% de hembras en nuestro estudio, puede significar una población poco intervenida lo cual está acorde con lo encontrado por **Khorsand Rosa (2013)** en tres tipos de hábitats poco intervenidos en Roraima Brasil (Bosque-Ecotono (Bosque-Sabana)-Sabana), no encontrando relación significativa entre bosque y la proporción de sexos donde predominan las hembras, donde el bosque es muy similar a nuestra población de terrazas bajas. Afirmación que en nuestro estudio se válida aún más por el nulo aprovechamiento de estos cananguchales para alimento, construcción y otros usos reportados para la

especie en la Amazonia (**Urrego 1987, Gonzáles y Noriega 2005, Penn et al. 2008, Franco 2012, Horn et al. 2012, Isaza et al. 2013, Matapi et al. 2013**) y se relaciona con la difícil accesibilidad a este cananguchal por parte de los humanos. No obstante nuestra proporción de sexos, comparado con otras poblaciones, muestra que ni el predominio de hembras, ni de machos, asegura una alta producción de frutos en la especie (**Tabla 3**), lo cual se atribuye a otras características del hábitat, como grado de intervención antrópica y grado de competencia interespecífica por los recursos tanto bióticos como abióticos (**Figuerido 1981, Khorsand Rosa 2013**). Lo cual, se puede mostrar al comparar el hábitat de bosque tipo morichal inundado permanentemente estudiado por **Khorsand Rosa (2013)** en Roraima Brasil donde existe una alta competencia por los recursos del suelo con otras especies vegetales y de hecho una menor producción de frutos en comparación con otros hábitat tipo cananguchal de aguas negras como nuestro estudio y el de **Isaza et al. (2013)** en Amacayacu (Amazonia-Colombiana), donde la proporción de sexos no fue un factor influyente.

Tabla 3: Comparación de la producción de frutos y proporción de sexos entre poblaciones de *M. flexuosa*.

Autores	Localidad	Producción Frutos	Proporción de Sexos		
			Machos	Hembras	M/H
<i>Isaza et al. 2013</i>	Amacayacu	1,45	46	28	1,6
<i>Urrego 1987</i>	Araracuara	9,10	140	134	1,0
<i>Este estudio</i>	Calderón	1,60	35	50	0,7
<i>Khorsand Rosa 2013</i>	Roraima	1,00	81	119	0,7

De la misma forma encontramos que la altura de las palmas, influye positiva y significativamente en la producción de frutos a nivel individual en una misma población. Lo anterior se explica por la inundación estacional de los suelos tal como ocurre en cananguchales del Medio Caquetá (Araracuara) por **Urrego (1987)**, que favorece el crecimiento de la especie en altura y la formación de nuevas hojas, obteniendo así una mayor eficiencia fotosintética para la producción

de un mayor número de infrutescencias (pero de menor tamaño) y de frutos como lo encontrado por **Henderson (2002)** y **Renninger y Phillips (2010)**.

Adicionalmente, la producción de frutos se ve favorecida por mejores atributos vegetativos de las inflorescencias e infrutescencias como la longitud del vástago, el número de racimos y raquillas, acorde con **Khorsand Rosa (2013)** y **Urrego (1987)** quienes encontraron correlaciones importantes con estos mismos atributos. Además esto explica en parte, la variabilidad en la producción entre poblaciones al encontrar que a menor tamaño de estos atributos, mayor número de infrutescencias y mayor producción de frutos. Donde, el hábitat de ecotono del morichal (**Núñez y Carreño 2013**) por su mayor cobertura de la palma *M. flexuosa*, favorecido por un alto nivel freático en ese ecosistema y por su moderada intervención humana, alcanza una mayor eficiencia reproductiva en comparación con suelos de Igapó como en nuestro estudio y el de **Storti (1993)**; incluso fuera de las características de suelo el grado de intervención juega un papel importante entre hábitats similares siendo más efectivo cuando no es intervenido antrópicamente (**Tabla 4**).

**Tabla 4: Comparación eficiencia reproductiva (producción de frutos) y morfología infrutescencias, y sus hábitat entre poblaciones.**

<b>Características Morfológicas</b>	<b><i>Este estudio</i></b>	<b><i>Storti 1993</i></b>	<b><i>Núñez y Carreño 2013</i></b>
Vástago (m)	1,8	2,4	1,6
No. Racimos	33	37	28
No. Raquillas (nudos)	52	96	38
Tipo Bosque	Igapó no intervenido	Igapó muy perturbado	Ecotono (bosque-sabana)
<b>Eficiencia reproductiva</b>	<b>26%</b>	<b>14%</b>	<b>46%</b>

**¿Está relacionado el comportamiento fenológico de una población de *M. flexuosa* en zonas mal drenadas de las terrazas bajas con la temperatura del aire o la distribución de la precipitación?**

En este estudio, se encontraron relaciones significativas entre hojas vivas e inundación y entre hojas muertas y temperaturas mínimas. Donde, un mayor número de hojas, se puede traducir en una mayor tasa de fotosíntesis, y con ella mayor disponibilidad de energía para producir frutos (**Murren y Ellison 1994, Berry y Gorchov 2007, Sampaio et al. 2008, Khorsand Rosa 2013**), en nuestra población tal producción está ligada a los cambios en los niveles de inundación, ya que a mayor inundación, mayor formación de hojas (variabilidad 5%) y mayor producción de frutos (dependiente del número de hembras activas), como ocurre en otras poblaciones (**Galeano 1991, Storti 1993, Hernández et al. 2004, Schmidt et al. 2007**). Sin embargo, los niveles de inundación dependen de las características del suelo que mantienen el mal drenaje (**Galeano et al. 2014**) y de la cobertura del dosel que evita una mayor evapotranspiración (**Khorsand Rosa 2013**). Por lo cual, se puede explicar las diferencias en el número de hojas, muy contrastantes entre las poblaciones, entre 8 y 25 por palma en todas las poblaciones estudiadas en su área de distribución como **Galeano (1991), Storti (1993), Hernández et al. (2004) y Schmidt et al. (2007)**.

Adicionalmente, los niveles de inundación podrían verse afectados por sobreexplotación de la especie, lo cual no sucede en la actualidad en este bosque. A nivel regional la deforestación a gran escala afectaría los caudales del Río Calderón y sus acuíferos (**Mahli y Wright 2003, Marengo et al. 2008, Lasso et al. 2013**), modificando las aguas negras que alimentan este cananguchal (**Urrego et al. 2013**), y de hecho modificando las condiciones del mismo, donde solo quedarían los individuos que logren adaptarse a suelos de tierras firmes (menores densidades de *M. flexuosa*) (**Ponce 2002**), por mayor mortalidad de plántulas en estos suelos (**Galeano et al. 2014**) y competencia de nutrientes con otras especies vegetales.

La floración presentó relaciones positivas significativas con temperaturas máximas y la mayor sincronía en la época del mayor rango entre las temperaturas extremas (17°C) en julio y agosto; tal como se registra en otros cananguchales del medio Caquetá (**Urrego 1987, Vélez 1992, Núñez y Carreño 2013**), pero contrario a lo

encontrado en otros estudios en Roraima Brasil y la Paz Bolivia en las cuales la floración se presentó en las épocas de transición seca-humedad en los meses de septiembre-noviembre (**Khorsand Rosa 2013, Cabrera y Wallace** respectivamente) o en Manaus Brasil en los meses de abril-junio (**Storti 1993**), diferencias explicadas por su ubicación latitudinal y longitudinal ya que el tipo de bosque es diferente entre las poblaciones contrastantes; bien sea estas morichales del cerrado brasileiro y cananguchales de terrazas bajas alimentadas por aguas negras (Igapó), respectivamente. Adicionalmente, en el Este de la Amazonia la estacionalidad de las lluvias es mucho más marcada y por ello se afecta diferencialmente la fenología de las especies.

La fructificación en *M. flexuosa*, presenta una duración del ciclo (entre 9 y 13 meses), similar a lo encontrado en otros cananguchales de terrazas bajas alimentadas por aguas negras (**Castaño et al. 2007, Isaza et al. 2013**) y en otras especies de palmas de suelos inundables (**Piedade et al. 2006, Lee 2008**). Igualmente, la relación significativa de la formación de frutos verdes con precipitación también se ha encontrado en otras localidades como Brasil y Perú (**Cavalcante 1974, Vásques y Gentry 1989, Ruiz 1993, Aquino 2005, COMAPA et al. 2005, Penn et al. 2008**), cuyas características climáticas y niveles de inundación son muy similares con las poblaciones colombianas y particularmente, con las expuestas en este estudio.

En general, aunque se conoce poco acerca del comportamiento de la floración y fructificación de *M. flexuosa*, en este estudio se encontró que es anual escalonado según **Newstrom et al. (1994)**, ya que se presentan flores y frutos todos los años y en varias intensidades cada año, acorde con lo encontrado para esta misma especie en Bolivia por **Cabrera y Wallace (2007)**, y cuyo patrón tampoco es ajeno a otras poblaciones de palmas de zonas inundadas reportadas por, **Lee (2008), Genini et al. (2009)** y **Cifuentes et al. (2013)** para especies de *Euterpe spp.*, y según **Piedade et al. (2006)**, para *Astrocaryum jauari*. Además por las relaciones de cada fenofase con factores climáticos se puede considerar a *M. flexuosa* una

especie estacional en el sur de la Amazonía Colombiana, aunque no exclusivamente.

### **¿Es la producción de frutos similar entre diferentes períodos en una misma población? y con respecto a otras poblaciones en la Amazonía?**

Las diferencias en la producción de frutos encontradas entre dos periodos consecutivos se explican por las diferencias en el mayor número de infrutescencias, con menor tamaño de vástagos, que contienen mayor longitud de racimos (con frutos de igual tamaño y peso entre periodos), con lo cual se está garantizando un mayor número de frutos por palma, como estrategia energética reproductiva en nuestro lugar de estudio. A nivel poblacional estas diferencias son más o menos notorias dependiendo del número de palmas activas (con frutos) por periodo reproductivo, como lo encontrado en este estudio, con valores de 12% (periodo uno) a 24% (periodo dos) tal como se registró en cananguchales de Amacayacu (**Isaza et al. 2013**), y en morichales del Orinoco colombiano (**Núñez y Carreño 2013**) y en Roraima (**Khorsand Rosa 2013**), quienes reportan entre 10% y 25% de palmas activas por periodo.

Las diferencias en la producción de frutos son concordantes con lo encontrado en otras poblaciones de *M. flexuosa* en hábitats similares al nuestro (Igapó) (**Isaza et al. 2013**) y hábitats diferentes (Bosque-Sabana) (**Khorsand Rosa 2013**), incluso es un patrón que se ha encontrado en otras palmas (**Collazos y Mejía 1988**). Inclusive, nuestro estudio está acorde con la teoría de **Vélez (1992)**, quién afirma que la floración y fructificación no ocurren en las mismas épocas ni en la misma intensidad cada año y tienden a ser más intensas cada dos años, como estrategia reproductiva de la especie, para evitar la depredación de sus frutos en años consecutivos (**Ponce 2002**). Por lo cual se considera que este patrón de producción de frutos es una característica común de la especie en toda su área de distribución, asegurando con ello su sobrevivencia (**Tabla 5**), acorde con el comportamiento fenológico de *M. flexuosa*, con un patrón anual escalonado (**Newstrom et al 1994**).

Tabla 5: Comparativo de diferente producción de frutos en dos períodos consecutivos en varias localidades donde se encuentra presente *M. Flexuosa*. Entre paréntesis el número de hembras activas.

PRODUCCIÓN DE FRUTOS (t/ha)			
Autor	Este estudio	Isaza <i>et al.</i> 2013	Khorsand Rosa 2013
Periodo 1	0,60 (20)	1,42 (23)	0,60 (24)
Periodo 2	2,60 (40)	1,49 (19)	1,34 (35)
Total	<b>1,6</b>	<b>1,45</b>	<b>1,0</b>

Adicionalmente, en el área de distribución de *M. flexuosa*, los frutos maduros se presentan principalmente entre mayo y agosto, pero en periodos climáticos diferentes, es decir, en época de menor precipitación como en nuestro estudio (**González y Noriega 2005, Gilmore *et al.* 2013, Isaza *et al.* 2013, Núñez y Carreño 2013**), o en época de mayor precipitación (**Heinen y Ruddle 1974, Urrego 1987, Vélez 1994, Matapí *et al.* 2013, Khorsand Rosa 2013**), apoyando la hipótesis de saciación del depredador y período óptimo de cosecha de frutos donde existe una mayor interacción con la fauna terrestre (**Ponce 2002**), o acuática (**Matapí *et al.* 2013**). Donde, ambas observaciones nos lleva a pensar que la mayor oferta de frutos se puede asociar a otros factores bióticos o abióticos en cada localidad (**Storti 1993, Manzi y Coomes 2009, Khorsand Rosa 2013, Núñez y Carreño 2013, Galeano *et al.* 2014**), mostrándonos su gran adaptabilidad para enfrentar el cambio climático a nivel regional (**Figura 13**).

Esta variabilidad individual en la producción de frutos en la misma población y la capacidad de la especie para reproducirse varias veces consecutivas y en intensidades diferentes (**Isaza *et al.* 2013, Núñez y Carreño 2013**), permite proponer a *M. flexuosa*, como una especie promisoría y adaptable ante las proyecciones del cambio climático en la Amazonía, bajo planes de manejo para la obtención de sus bienes y servicios (**Foley *et al.* 2002, Freitas *et al.* 2011, Li *et al.* 2011**).

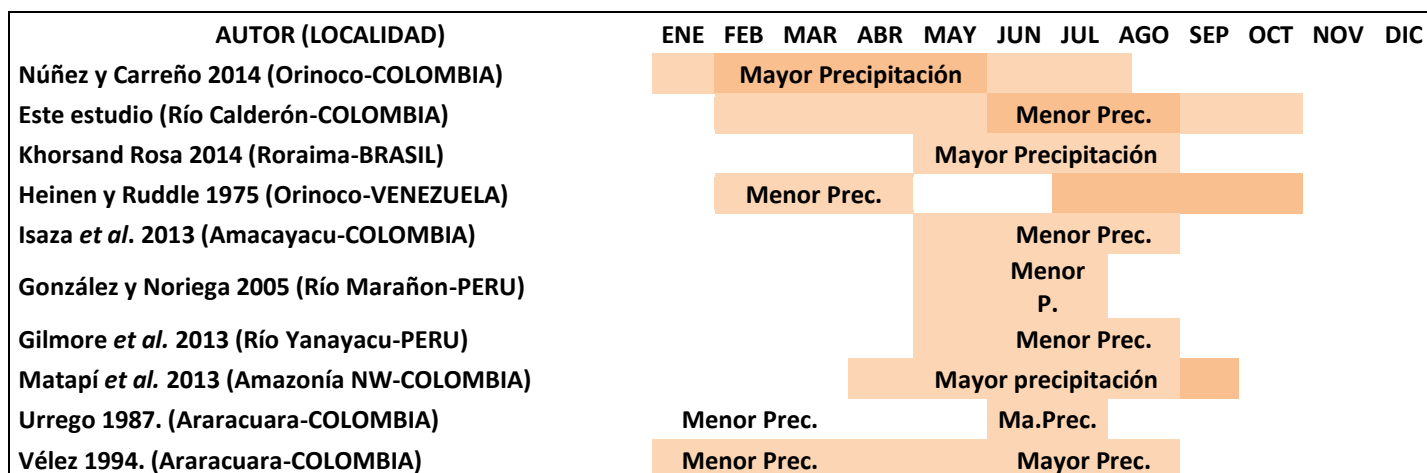


Figura 13: Cuadro comparativo de oferta de frutos maduros en una amplia zona donde se distribuye *M. flexuosa* y su relación con la precipitación.

Finalmente, las diferencias en la producción de frutos entre poblaciones (Tabla 6), se podrían explicar en parte por la variabilidad entre los diferentes hábitats, pero, también por el grado de intervención de la especie que afectan el comportamiento fenológico como se ha encontrado en otros estudios (Urrego 1987, Ojeda de Hayum 1994, Freitas *et al.* 2006, Isaza *et al.* 2013, Núñez y Carreño 2013 y Galeano *et al.* 2014).

Tabla 6: Diferencias en la producción de frutos entre poblaciones de *M. Flexuosa*. En diferentes hábitats.

AUTOR	Localidad	PRODUCCIÓN DE FRUTOS
Urrego 1987	Río Caquetá (Araracuara). Várzea	9,1 t/ha/año
Da Silva 2009	Cerrado Brasileiro. Sabana	6,1 t/ha/año
Este estudio	Reserva del Calderón. Igapó	1,60 t/ha/año
Isaza <i>et al.</i> 2013	San Martín Amacayacu. Igapó	1,45 t/ha/año
Khorsand Rosa 2013	Roraima-Brasil. Bosque-Ecotono	1,00 t/ha/año

## ***Mauritia flexuosa* y el cambio climático**

El patrón fenológico de *M. flexuosa*, y su relación con las temperaturas extremas evidencia la amenaza que representa para esta especie el aumento de las temperaturas extremas asociadas al cambio climático global (**Malhi & Wright 2003**), ya que una pequeña variación del clima a corto plazo puede afectar la fenología de las especies (**Khorsand Rosa 2013**), reduciendo su productividad, de tal manera que al presentarse mayores temperaturas, las hojas de las palmas pueden cerrar sus estomas impidiendo con ello la generación de energía para la producción de frutos (**Salisbury & Ross 1992, Betts et al. 2004**). De igual forma, al reducir la asimilación de CO<sub>2</sub>, se pueden alterar los periodos de inicio de floración, fructificación y la dispersión de los frutos de canangucha (**Lloyd & Farquhar 2008**), además porque afecta la producción de aminoácidos esenciales en los proceso de floración (**Alvarado et al. 2002**).

Con las predicciones de aumento de temperatura y disminución de la precipitación en la Amazonía, se espera en nuestro sitio de estudio las coberturas boscosas modifiquen su ambiente actual a uno más seco, cuya intensidad dependerá del grado de deforestación local o regional (**Malhi y Wright 2003, Betts et al. 2008, Li et al. 2011, IPCC 2014**). Estas predicciones en *M. flexuosa*, podrían ampliar el rango de floración (**Walther et al. 2007**) y aumentaría la sincronía entre sexos, aunque no más efectivos estratégicamente en la producción de una mayor cantidad de frutos a la actual que puedan llegar a su madurez sin afectar el equilibrio del ecosistema, adicionalmente modificando la capacidad nutritiva en términos de carbohidratos y lípidos en los frutos, los cuales son altamente dependientes de ambientes muy húmedos para su desarrollo (**Urrego 1987, Ruiz 1993, Ponce 2000**).

Similarmente, las nuevas condiciones favorecerán una mayor interacción planta-animal que apoyaría la afirmación de expansión de la especie a nuevas áreas

donde se pueda adaptar. Es decir, a zonas donde la precipitación no disminuya por efectos del cambio climático como lo encontrado por **Mayle y Power (2008)**, **Urrego et al. (2013)**, quienes consideraron que en ambientes de mayor precipitación permitió la expansión de esta especie durante el Holoceno tardío. Sin embargo, las prácticas de aprovechamiento de *M. flexuosa* tales como la tala de las palmas hembra, pueden reducir la productividad de la especie (**Delgado et al. 2007**) y afectar la proporción de sexos en las poblaciones. No obstante, es probable que la cantidad de hembras fértiles por tipo de bosque no sea el factor determinante en la producción de una mayor cantidad de frutos, tanto en hábitats intervenidos donde **Ponce (2002)** encontró en tres tipos de cananguchales, una mayor producción de frutos en bosques más abiertos (número de hembras fértiles (N) = 20) en comparación con bosques cerrados (N = 41) o mixtos (N = 13); como en hábitats poco perturbados (**Khorsand Rosa 2013**), lo cual se asocia a mayor disponibilidad de luz y cambios en el nivel de inundación. La variación está asociada al cambio climático que afecta la producción de frutos de esta especie, más aún si consideramos que la variación estacional de la fenología ocurre como respuesta al estrés inducido por la inundación (**Schongart et al. 2002**) y que estas zonas inundadas se verán afectadas aún más por las proyecciones del cambio climático y la deforestación, ya que las sequías en la región amazónica tienden a aumentar (**Li et al. 2006, Marengo et al. 2006**).

Por lo anterior *M. flexuosa*, puede modificar su comportamiento reproductivo a no ser intenso cada dos años, si no menos variable interanualmente, ya que los niveles de inundación local serán menores y más constantes en el tiempo y no tan variables como ocurre hoy en día (**Zea 1997**), por lo que se espera implementar estrategias de manejo sostenible sobre la especie, antes de que empiecen a mostrar su muerte regresiva (**Betts et al. 2008, Sawyer 2008, Huntingford et al. 2008, Allen 2009**).

## Conclusiones

La producción de frutos de *Mauritia flexuosa* a nivel individual en terrazas bajas, se debe principalmente a las características ambientales y a las de los suelos permanentemente inundados favoreciendo con ello una mayor altura de la palma y un gran número de inflorescencias e infrutescencias que aportan a una adecuada eficiencia reproductiva y un equilibrio ecológico de estos humedales y en segundo lugar a la baja intervención humana.

La población de *M. flexuosa* en terrazas bajas, presenta un comportamiento reproductivo anual escalonado, representado por flores y frutos todos los años y en diferentes intensidades cada año, influenciada cada fenofase reproductiva por factores climáticos de temperaturas extremas y precipitación.

*Mauritia flexuosa*, como estrategia reproductiva presenta una mayor producción de frutos cada dos años, como también una gran variabilidad de cada uno de los individuos que conforman la población al reproducirse varias veces consecutivas y en diferentes intensidades, evitando con ello una alta depredación continua de sus frutos. Por lo cual, se propone como especie promisoría y adaptable ante las proyecciones del cambio climático en la Amazonía, bajo planes de manejo.

Con las predicciones del cambio climático *M. flexuosa*, en su estado natural podría ser menos o igual de productivo, con una mayor sincronía de su floración y menor en la fructificación, por regulación de las inundaciones, modificando la calidad nutricional de los frutos favorecidos por las menores precipitaciones y colonizando nuevas áreas por mayor interacción planta-animal en estos ecosistemas. Tema este último que amerita de mayores estudios en esta población en particular.

## Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por la Dirección Nacional de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia. Contó con el apoyo de La estación científica El Zafire, Andrea Galeano González, María Cristina Peñuela y varias personas que colaboraron en la toma de los datos quincenales, especialmente Ever KUIRO y Miguel Arcángel. A la directora de la tesis Ligia Estela Urrego le agradezco muy especialmente su apoyo incondicional.

## Bibliografía

ALVARADO, M. FOROUGHBAKHCK, R. JURADO, E. & ROCHA, A. 2002. El cambio climático y la fenología de las plantas. En: Ciencias UANL. México. Vol. 4: 493-500.

ALLEN, C.D., 2009. Muerte regresiva del bosque inducida por el clima: ¿un fenómeno mundial en aumento?. En: *Unasylva* 231/232, Vol. 60: 43-49

ANDERSON, G. J., G. BERNARDELLO, M. R. OPEL, A. SANTOS-GUERRA, AND M. ANDERSON. 2006. Reproductive biology of the dioecious Canary Islands endemic *Withania aristata* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 93: 1295–1305.

AQUINO, R. 2005. Alimentación de mamíferos de caza en los «aguajales» de la Reserva Nacional de Pacaya-Samiria (Iquitos, Perú). En: *Revista Peruana de Biología*. 12(3): 417-425 pp.

BARBOSA R, LIMA A.D, AND MOURÃO JR. M. 2010. Biometría de frutos do buriti (*Mauritia flexuosa* L. f.- Arecaceae): Produção de polpa e óleo em uma área de savana em Roraima. *Amazônia: Ciência e Desenvolvimento* 5: 71–85.

BENCKE, C. & MORELLATO, P. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25:269-275.

BERRY, E. J., AND D. L. GORCHOV. 2007. Female fecundity is dependent on substrate, rather than male abundance, in the wind-pollinated, dioecious understory palm *Chamaedorea radicalis*. *Biotropica* 39: 186–194.

BETTS, R. A., COX, P. M. & COLLINS, M. 2004. The role of ecosystem–atmosphere interactions in simulated Amazonian precipitation decrease and forest dieback under global climate warming. *Theor. Appl. Climatol.* 78, 157–175.

BETTS, R., MALHI, Y., ROBERTS, T. 2008. The future of the Amazon: new perspectives from climate, ecosystem and social sciences. En: *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363, 1729–1735

- BRIGHTSMITH, D. J. 2005. Parrot nesting in southeastern Peru: seasonal patterns and keystone trees. *Wilson Bulletin* 117:296–305.
- CABRERA, H. AND WALLACE, R. 2007. Patrones fenológicos de ocho especies de palmeras en el bosque amazónico de Bolivia. *Rev. Bol. Ecol y Cons. Amb*; 21: 1-18.
- CASTAÑO, N. CÁRDENAS, D. AND OCTAVIO, E. 2007 Ecología, aprovechamiento y manejo sostenible de nueve especies de plantas del departamento del Amazonas, generadoras de productos maderables y no maderables. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - Sinchi- Corporación para el Desarrollo Sostenible del Sur de la Amazonia - CORPOAMAZONIA. Bogotá, Colombia.
- CAVALCANTE, P.B.1974. Frutas comestíveis da Amazônia. Publicaç Oesavulsas, 68p. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi 27 Tome II.
- CIFUENTES, L. MORENO, F Y ARANGO, D. A. 2013. Comportamiento fenológico de Euterpe oleracea (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó biogeográfico. En: *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 84: 591-599 pp.
- COLLAZOS, M. & MEJIA, M. 1988. Fenología y poscosecha de milpesos *Jessenia bataua* (Mart) Burret. *Acta Agronómica* 38: 53-63
- COMITE DE MANEJO DE PALMERAS (COMAPA), PRONATURALEZA, GONZALEZ, E. y NORIEGA, R. R. 2005. Plan de manejo forestal de *Mauritia flexuosa* “aguaje” en Reserva Nacional Pacaya-Samiria. Iquitos. 52 pp.
- DA SILVA, P. 2009. *Orthopsittaca manilata* (Boddaer, 1783) (aves: psittacidae): abundância e atividades alimentar em relação de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) numa vereda no triângulo minero. Tesis de maestría. Universidad Federal de Uberlândia. Brasil.
- DELGADO, C. AND COUTURIER, G. 2003. Relation ship Between *Mauritia flexuosa* and *Eupalamides cyparissias* in the peruvian Amazon. *Palms*. Volume 47-2.
- DELGADO C, COUTURIER G, AND MEJIA K. 2007. *Mauritia flexuosa* (Arecaceae: Calamoideae), an Amazonian palm with cultivation purposes in Peru. *Fruits* 62: 157–169.
- DEL VALLE, J. I. 1981. Fenología. Medellín Universidad Nacional de Colombia. 45 pp.
- FIGUEREIDO, V. P. 1981. Requerimientos ecológicos de la palma africana. Instituto Colombiano Agropecuario. *Temas de Orientación Agropecuaria* No. 149: 37-48 pp.
- FOLEY J. A, BOTTA, A. y COE M.T, 2002. El Niño–Southern oscillation and the climate, ecosystems and rivers of Amazonia. *Global Biogeochem Cycles* 16:1132.
- FRANCO, S. L. 2012. Uso de algunos productos forestales no maderables provenientes de bosques de *Mauritia flexuosa* L.f. en cercanías de la ciudad de Leticia (Departamento del Amazonas Colombia). Tesis de Maestría Bosques y Conservación Ambiental. Universidad Nacional de Colombia Medellín. 57 pp.
- FREITAS, A. ACEVEDO, E. O. DEL CASTILLO, D. LINARES, C. MARTÍNEZ, P. y MALCA, G. A. 2006. Servicios ambientales de almacenamiento y secuestro de carbono del ecosistema aguajal en la Reserva Nacional Pacaya Samiria, Loreto – Perú. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Documento Técnico No. 29: 65 pp.

FREITAS, A. OCHOA, M. DEL CASTILLO, D. 2011. Variabilidad morfométrica de las estructuras reproductivas del aguaje *Mauritia flexuosa* L.f. en tres poblaciones naturales de la Amazonía peruana. En: Revista Folia Amazónica 20 (1): 101-109 pp.

FRIEDMAN, J., AND S. C. H. BARRETT. 2009. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of Botany* 103:1515–1527.

GALEANO, G. 1991. Las palmas de la región de Araracuara. Amazonia colombiana. Tropenbos-Colombia. Bogotá.

GALEANO, A., URREGO, L., SÁNCHEZ, M., AND PEÑUELA, C. M. 2014. On spatio-temporal distribution of natural regeneration of *Mauritia flexuosa* in a community in the southern Colombian Amazonia. En: Revisión Revista Aquaty Botany.

GENINI, J. GALETI, M. y MORELLATO, P. 2009. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. En: *Flora* 204: 131–145.

GILMORE, M., B. ENDRESS AND 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* 9:29 doi:10.1186/1746-4269-9.

GONZÁLEZ, V. 2013. Aspectos morfológicos, estructurales, filogenéticos y ecológicos de las palmas. Capítulo 1. Pp. 28-73. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. Gonzalez-Boscan. (Editores). 2013. VII. 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.

GONZÁLEZ, V. 2009. Estructura Funcionamiento y Dinámica de los Morichales de los Llanos Orientales de Venezuela INTEVEP, PDVSA. Los Teques. 112 pp.

GONZÁLEZ, D. E. AND P. R. NORIEGA. 2005. "Plan de manejo forestal de *Mauritia flexuosa* "aguaje". Reserva Nacional Pacaya Samiria. <http://www.ibcperu.org/doc/isis/7132.pdf> Acceso 13 de mayo de 2013.

HALLE, F., OLDEMAN, R. A. A AND TOMLINSON P.B. 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis: Springer-Verlag, New York. 468 pp.

HEINEN H AND RUDDLE K. 1974. Ecology, ritual and economic organization in the distribution of palm starch among. Warao of the Orinoco delta. *J. Anthropol. Res.* 30: 1 16-1 38.

HENDERSON, A. 2002. Evolution and Ecology of Palms. The New York Botanical Garden Press. New York. 259 pp.

HERNÁNDEZ, M. S. BARRERA, J. A. PÁEZ, D. ARDILA, E. O. AND ROMERO, H. 2004. Aspectos biológicos y conservación poscosecha de la canangucha (*Mauritia flexuosa*) en la Amazonia Occidental Colombiana. En: Aspectos biológicos y conservación de frutas promisorias de la Amazonía Colombiana. Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, SINCHI. Universidad de la Amazonia. 107-127 p.

HOLM, J.A., MILLAR, C.J. AND CROPPER JR., W.P. 2008. Population Dynamics of the Dioecious Amazonian Palm *Mauritia flexuosa*: Simulation Analysis of Sustainable Harvesting. *Biotropica*. 40 (5): 550-558.

HORN, C. M., GILMORE, M. P., AND ENDRESS, B. A. 2012. Ecological and socio-economic factors influencing aguaje (*Mauritia flexuosa*) resource management in two indigenous communities in the Peruvian Amazon. En: Forest Ecology and Management 267: 93–103

HUNTINGFORD, C. FISHER, R. MERCADO, L. BOOTH, B. B. SITCH, S. HARRIS, P. P. COX, P. M. JONES, C. D. BETTS, R. A. MALHI, Y. HARRIS, G. R. COLLINS, M. Y MOORCROFT, P. 2008. Towards quantifying uncertainty in predictions of Amazon 'dieback'. En: Phil. Trans. R. Soc. B (2008) 363, 1857–1864.

IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales). 2013. Promedio histórico mensual de precipitaciones (mm) en la zona de Leticia. Boletín anual, Bogotá.

PANEL INTREGUMENTAMENTAL DE CAMBIO CLIMATICO (IPCC). 2014. Climate Change Impacts, Adaptation, and Vulnerability.

ISAZA, C. GALEANO, G. AND BERNAL, R. 2013. Manejo actual de *Mauritia flexuosa* para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana. Capítulo 15. Pp. 243-273. En: Lasso, C. A., A. Rial & V. González-Boscán. (Editores). 2013. VII. 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.

KAHN, K., AND DE GRANVILLE, J.J. 1992. Palms in Forest Ecosystems of Amazonia. Ecological Studies 95. Springer Verlag, New York.

KAHN, F. MEJÍA, K. MOUSSA, F. & GÓMEZ, D. 1993. *Mauritia flexuosa* (Palmae): La más acuática de las palmeras amazónicas. En: Kahn, F. León, B. Young, K. 1993. Las plantas vasculares en las aguas continentales del Perú. Tomo 75, Capítulo VIII: 287-308

KHORSAND ROSA, R. S. 2013. "Influence of Habitat on the Reproductive Ecology of the Amazonian Palm, *Mauritia flexuosa*, in Roraima, Brazil". FIU Electronic Theses and Dissertations. Paper 842. <http://digitalcommons.fiu.edu/etd/842>

LASSO, C. A., A. RIAL Y V. GONZALEZ- BOSCAN. (Editores). 2013. VII. 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). Bogota, D. C., Colombia.

LEE, J. 2008. Phenology and Fate of Palm Fruits of two canopy palms: *Welfia regia* and *Euterpe precatoria*. Tesis de maestría, en Universidad de Ducke. 56 pp.

LI, W., ZHANG, P., YE, J., LI, L. AND BAKER, P. A. 2011. Impact of two different types of El Niño events on the Amazon climate and ecosystem productivity. Journal of Plant Ecology 4:91–99.

LLOYD, J. FARQUHAR, G. D. 2008. Effects of rising temperatures and (CO<sub>2</sub>) on the physiology of tropical forest trees. En: Philosophical Transacción of The Royal Society B. Vol. 363, 1811-1817.

MAHLI, Y. y WRIGTH, J. 2003. Spatial patters and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. En: Philosophical Transacción of The Royal Society B. Vol: 359, 311-329

MANZI, M. AND O. T. COOMES. 2009. Managing Amazonian palms for community use: A case of aguaje palm (*Mauritia flexuosa*) in Peru. Forest ecology and management 257: 510-517

MARENGO, J. A. 2006. On the hydrological cycle of the Amazon Basin: a historical review and current state-of-the-art. Rev. Bras. Meteorol. 21, 1–19.

MARENGO, J. A. NOBRE, C. A. TOMASELLA, J. CARDOSO, M. F. y OYAMA, M. D. 2008. Hydroclimatic and ecological behaviour of the drought of Amazonia in 2005. En: Phil. Trans. R. Soc. B. 363, 1773–1778

MATAPI, U., RODRÍGUEZ, C., AND VAN der HAMMEN, M.C. 2013. Los cananguchales, el mundo de la boa y los peces: visión Upichía (Matapí) de las áreas inundables en la Amazonía colombiana y su conservación. Capítulo 16. Pp. 28-73. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. Gonzalez-Boscan. (Editores). 2013. VII. 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

MAYLE, F. E. y POWER, M. J. 2008. Impact of a drier Early–Mid Holocene climate upon Amazonian forests. En: Phil. Trans. R. Soc. B. 363, 1829–1838

MURREN C. J, AND ELLISON A. M. 1996. Effects of habitat, plant size, and floral display on male and female reproductive success of the neotropical orchid *Brassavola nodosa*. Biotropica 28: 30–41

NEWSTROM, L. E; G. W. FRANKIE, AND H. G. BAKER. 1994. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. En revista: Biotropica, Vol. 26, No. 2 pp. 141-159.

NUÑEZ, L. A. AND CARREÑO, J. 2013. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. Capítulo 9. Pp. 121-152. En: Lasso, C. A., A. Rial & V. González-Boscán. (Editores). 2013. VII. 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.

OJEDA, S. P. 1994. Efecto de la intervención en la floración y fructificación de *Mauritia flexuosa* L.f. (morete) en el Parque Nacional Yasuni y notas sobre la comercialización del fruto. Tesis de Biología. Pontificia Universidad del Ecuador, Quito.

OJEDA DE HAYUM, P. 1994. Diagnostico etnobotánica y comercialización del morete, *Mauritia flexuosa* (Arecaceae), en la zona del Alto Napo, Ecuador. Pp. 90-110. En: Alarcón, R., R. P. Mena y A. Soldi (Eds.). Etnobotánica, valoración económica y comercialización de recursos florísticos silvestres en el Alto Napo, Ecuador.

PAEZ, D. 2000. Caracterización fisicoquímica de los frutos y de sus principales constituyentes En: Memorias seminario taller tecnologías de recolección y manejo postcosecha de frutas amazónicas con potencial económico y comercial en la Amazonia occidental colombiana. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (SINCHI). Universidad de la Amazonia. Florencia-Caquetá.

PENN, J., M. VAN SLEDRIGHT, G. BERTIZ TORRES AND E. GUERRA SOPLÍN. 2008. Los aguajales y sus condiciones en el río Tahuayo: Aportes para el Plan Maestro del área de conservación Regional Comunal Tamshiyacu-Tahuayo (ACRCTT). Programa de Conservación, Gestión y Uso Sostenible de la Diversidad Biológica en la Región Loreto (PROCREL) - Iquitos, Perú. 20 pp.

PENN, J. W. 1999. The aguaje palm (*Mauritia flexuosa* L. f.): Explaining its role as an agroforestry species in a community conservation project. PhD Dissertation. University of Florida, Gainesville, Florida.

PIECADE, M. T. PAROLIN, P. y JUNK, W. J. 2006. Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water floodplains. En: Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744) Vol. 54 (4): 1171-1178.

- PINEDO-VASQUEZ, M., J. LAYNE, M. PINEDO PANDURO, AND J. BARLETTI PSAQUALLE. 2000. Métodos etnobotánicas para predecir el sexo y facilitar el cultivo del aguaje (*Mauritia flexuosa*) en sistemas agroforestales. Pp. 145-153. En: Hiraoka, M. y S. Mora (Eds.). 2001. Desarrollo Sustentable en la Amazonía, mito o realidad Abya Yala, Quito.
- PONCE, M. 2000. Algunos aspectos de la biología poblacional de *Mauritia flexuosa* L. f. (palma moriche) en los llanos sur orientales del Estado Guárico, Venezuela. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- PONCE, M. 2002. Patrón de caída de frutos en *Mauritia flexuosa* L. f. y fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas. Acta botánica venezolana 25(2) Caracas.
- RODRÍGUEZ, M. ALBERICO, F. TRUJILLO AND JORGENSON, J. (EDS). 2006. Libro rojo de los mamíferos de Colombia. Serie libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Conservación Internacional Colombia & Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Bogotá, Colombia. 433 p.
- RENNINGER, H. J. Y PHILLIPS, N. 2010. Intrinsic and extrinsic hydraulic factors in varying sizes of two amazonian palm species (*Iriartea deltoidea* and *Mauritia flexuosa*) differing in development and growing environment. En: American Journal of Botany 97(12): 1926–1936.
- RUIZ, J. 1993. Alimentos del bosque amazónico: una alternativa para la protección de los bosques tropicales. UNESCO, oficina regional de ciencia y tecnología. Montevideo.
- SALISBURY, F.B. & ROSS, C.W. 1992. Plant physiology. 4th ed. Wadsworth, California.
- SAMPAIO, M. BELLONI, I. AND BENEDETTI, I. 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
- SAWYER, D. 2008. Climate change, biofuels and eco-social impacts in the Brazilian Amazon and Cerrado. En: Phil. Trans. R. Soc. B. 363, 1747–1752
- SCHMIDT, I. FIGUEREDO, I. AND SAMPAIO, M. 2007. Capim dourado e buriti: práticas para garantir a sustentabilidade do artesanato. PEQUI - Pesquisa e Conservação do Cerrado. Brasília.
- STORTI, E. 1993. Biología floral de *Mauritia flexuosa* L. f. na regio de Manaus, AM, Brasil. Acta Amazonica; 23(4): 371-381.
- TRUJILLO, J. M. GONZÁLEZ, M. A. TORRES, M. AND CASTAÑEDA, E. 2011. La palma de Moriche (*Mauritia flexuosa* L.f.) un ecosistema estratégico. Orinoquia 15(1):62-70
- UHL, N.W. & DRANSFIELD, J. 1987 - Genera Palmarum, 610 p., Lawrence, Kansas: Allen Press.
- URREGO, L. 1987. Estudio preliminar de la fenología de la canangucha (*Mauritia flexuosa* L. f.). Colombia amazonica, Vol.; 2 (2).
- URREGO, L. GALEANO, A. SANCHEZ, M. PEÑUELA, C. 2013. Paleoecología, ecología y etnobotánica de los cananguchales de la Amazonía colombiana. Capítulo 14. Pp. 212-242. En: Lasso, C. A., A. Rial & V. González-Boscán. (Editores). 2013. VII. 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, D. C., Colombia.
- VASQUEZ, R., AND GENTRY, A.H. 1989. Use and misuse of forest-harvested fruits in the Iquitos area. Conservation Biology 3, 350–361.

VELEZ, G. A. 1992. Estudio fenológico de diecinueve frutales silvestres utilizados por las comunidades indígenas de la región de Araracuara, Amazonia Colombiana. Colombia Amazónica, Vol. 6 (1).

WALTHER, G. R. GRITTI, E. BERGER, S. HICKLER, T. TANG, Z Y SYKES, M. T. 2007. Palms tracking climate change. En: *Global Ecology and Biogeography*. Vol.16: 801–809

ZEA, C. 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 Biólogo. Pontificia Universidad Javeriana. Santafé de Bogotá, D.C. 127.

**ANEXO (Fenofases)**





E



F



G a



G b



G c



G d