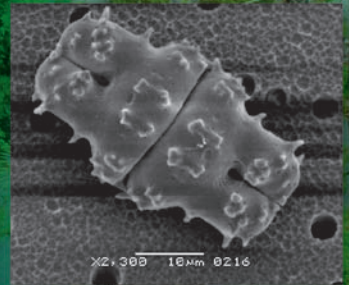




SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS  
Y PESQUEROS CONTINENTALES  
DE COLOMBIA

# VII. MORICHALES Y CANANGUCHALES DE LA ORINOQUIA Y AMAZONIA: COLOMBIA-VENEZUELA Parte I

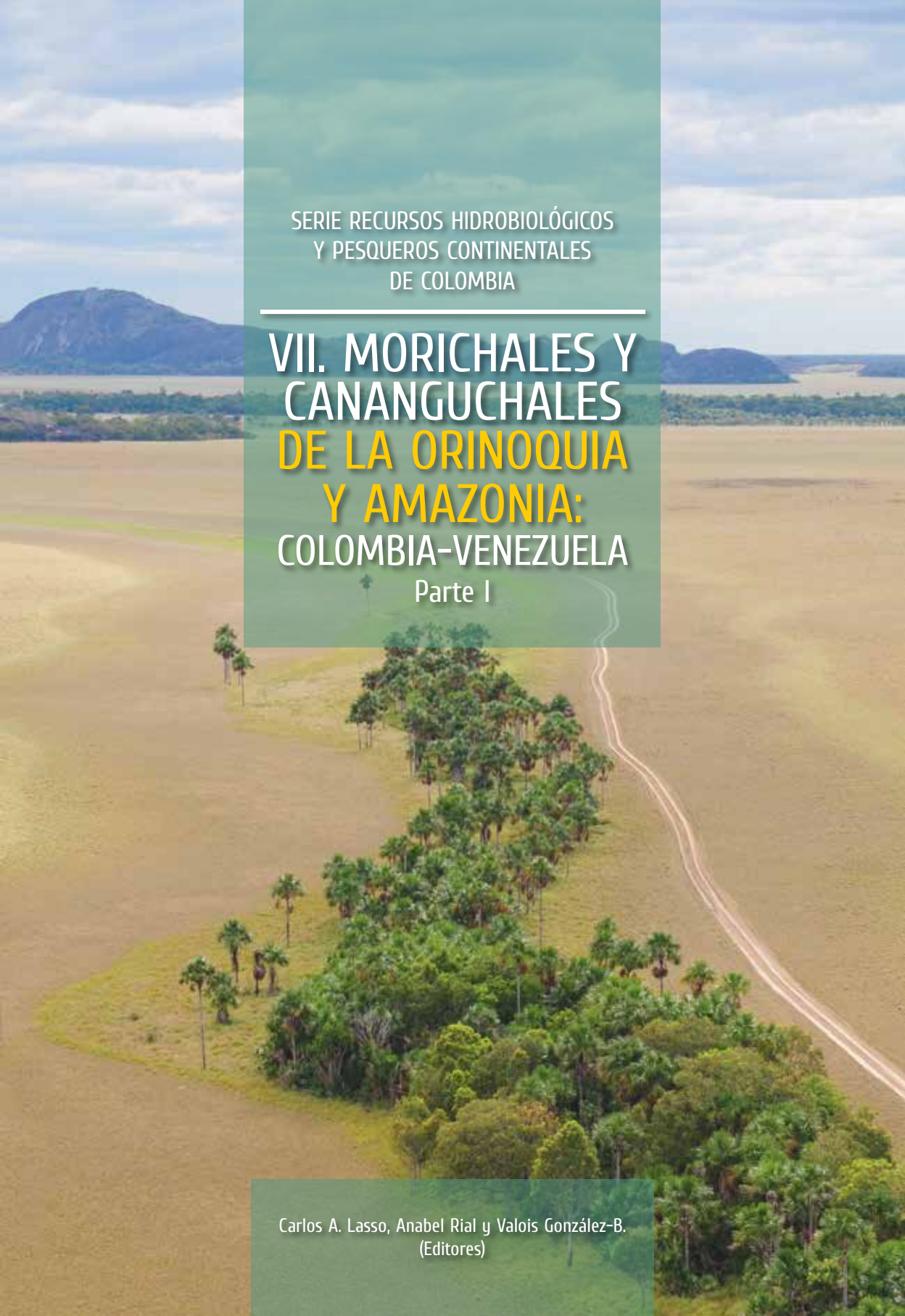


Carlos A. Lasso, Anabel Rial y Valois González-B.  
(Editores)



FUNDACIÓN LA SALLE  
*de Ciencias Naturales*





SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS  
Y PESQUEROS CONTINENTALES  
DE COLOMBIA

VII. MORICHALES Y  
CANANGUCHALES  
DE LA ORINOQUIA  
Y AMAZONIA:  
COLOMBIA-VENEZUELA  
Parte I

Carlos A. Lasso, Anabel Rial y Valois González-B.  
(Editores)



© Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 2013

Los textos pueden ser citados total o parcialmente citando la fuente.

**SERIE EDITORIAL RECURSOS  
HIDROBIOLÓGICOS Y PESQUEROS  
CONTINENTALES DE COLOMBIA**

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).

**Editor:** Carlos A. Lasso.

**Revisión científica:** Ángel Fernández y Fernando Trujillo.

**Revisión de textos:** Carlos A. Lasso y Paula Sánchez-Duarte.

**Asistencia editorial:** Paula Sánchez-Duarte.

**Fotos portada:** Fernando Trujillo, Iván Mikolji, Santiago Duque y Carlos A. Lasso.

**Foto contraportada:** Carolina Isaza.

**Foto portada interior:** Fernando Trujillo.

**Diseño y diagramación:** Luisa Fda. Cuervo G.

**Impresión**

JAVEGRAF – Fundación Cultural Javeriana de Artes Gráficas.

Impreso en Bogotá, D. C., Colombia, octubre de 2013 - 1.000 ejemplares.

Citación sugerida

**Obra completa:** Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Editores). 2013. 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.

**Capítulos o fichas de especies:** 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. Capítulo 13. Pp. 247-276. En: Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B. (Editores). 2013. 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.

Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia-Venezuela. Parte I / Carlos A. Lasso, Anabel Rial y Valois González-B. editores; Serie Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, VII. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2013.

344p.: il., col.; 16.5 x 24 cm.

Incluye bibliografía y tablas

ISBN: 978-958-8343-86-0

1. PLANTAS ACUÁTICAS – AMAZONIA (COLOMBIA). 2. PLANTAS ACUÁTICAS - ORINOQUIA (COLOMBIA) 3. PLANTAS ACUÁTICAS - ORINOQUIA (VENEZUELA). 4. BIOLOGÍA. 5. ECOLOGÍA. 6. RECURSOS NATURALES -- CONSERVACIÓN 7. FITOGEOGRAFÍA I. Lasso, Carlos A., ed. II. Rial, Anabel, ed. III. González-B., Valois, ed. IV. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

CDD: 581.92 Ed. 21

Número de contribución: 484

Registro en el catálogo Humboldt: 14923

Catalogación en la publicación – Biblioteca Instituto Humboldt – Nohora Alvarado

**Responsabilidad.** Las denominaciones empleadas y la presentación del material en esta publicación no implican la expresión de opinión o juicio alguno por parte del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Así mismo, las opiniones expresadas no representan necesariamente las decisiones o políticas del Instituto, ni la citación de nombres, estadísticas pesqueras o procesos comerciales. Todos los aportes y opiniones expresadas son de la entera responsabilidad de los autores correspondientes.



# COMITÉ CIENTÍFICO

- **Anabel Rial Bouzas** (Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Venezuela)
- **Aniello Barbarino** (Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias-INIA, Venezuela)
- **Antonio Machado-Allison** (Universidad Central de Venezuela)
- **Carlos Barreto-Reyes** (Fundación Humedales, Colombia)
- **Carlos A. Rodríguez Fernández** (Fundación Tropenbos, Colombia)
- **Célio Magalhães** (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia INPA/CPBA, Brasil)
- **Donald Taphorn** (Universidad Experimental de los Llanos-Unellez, Venezuela)
- **Edwin Agudelo-Córdoba** (Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-Sinchi, Colombia)
- **Fernando Trujillo** (Fundación Omacha, Colombia)
- **Francisco de Paula Gutiérrez** (Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia)
- **Germán Galvis Vergara** (Universidad Nacional de Colombia)
- **Hernando Ramírez-Gil** (Universidad de los Llanos-Unillanos, Colombia)
- **Hernán Ortega** (Universidad Nacional Mayor de San Marcos-UNMSM, Perú)
- **Jaime De La Ossa** (Universidad de Sucre, Colombia)
- **John Valbo Jørgensen** (Departamento de Pesca y Acuicultura, FAO)
- **Josefa C. Señaris** (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Venezuela)
- **Luz F. Jiménez-Segura** (Universidad de Antioquia, Colombia)
- **Mauricio Valderrama Barco** (Fundación Humedales, Colombia)
- **Mario Barletta** (Universidad Federal de Pernambuco, Brasil)
- **Myriam Lugo Rugeles** (Universidad Nacional de Colombia)
- **Ramiro Barriga** (Instituto Politécnico de Quito, Ecuador)
- **Ricardo Rosa** (Universidad Federal de Paraíba, Brasil)
- **Ricardo Restrepo M.** (Universidad Santo Tomás de Aquino-USTA, Colombia)
- **Rosa E. Ajiaco-Martínez** (Universidad de los Llanos-Unillanos, Colombia)



Morichal, Orinoquia. Foto: F. Trujillo



# TABLA DE CONTENIDO

<b>Presentación</b>	<b>7</b>
<b>Prólogo</b>	<b>9</b>
<b>Resumen ejecutivo</b>	<b>11</b>
<b>Executive summary</b>	<b>15</b>
<b>Autores y afiliaciones</b>	<b>19</b>
<b>Agradecimientos</b>	<b>21</b>
<b>Introducción</b>	<b>25</b>
<b>Primera parte.</b> Aspectos morfológicos, estructurales, filogenéticos y ecológicos de las palmas	<b>32</b>
1. Morfología y estructura de las palmas	37
El tallo o tronco de las palmas y sus formas de crecimiento	37
Las raíces de las palmas	41
Las hojas de las palmas	43
La inflorescencia de las palmas	47
Infrutescencias y frutos de las palmas	51
2. Clasificación filogenética de las palmas	53
Un atributo único	59
Las tendencias evolutivas	59
Distribución geográfica de las subfamilias	60
3. Introducción a la ecología de las palmas	63
Nuevos individuos	67
<b>Segunda parte.</b> Terminología, tipos de agrupación y geoquímica de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia	<b>74</b>
4. Terminología y tipos de agrupación de <i>Mauritia flexuosa</i> según el paisaje	75

5. Aproximación geoquímica al subsistema acuático de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia	85
<b>Tercera parte. <i>Mauritia flexuosa</i> en la cuenca del Orinoco</b>	<b>98</b>
6. Distribución, composición florística, estructura y estado de conservación de los morichales en el departamento de Arauca, Colombia	99
7. Biología reproductiva de <i>Mauritia flexuosa</i> en Casanare, Orinoquia colombiana	119
8. Las algas desmidiáceas como indicadoras: Mateyuca y Flor Amarilla, dos morichales testigo de la biodiversidad del Orinoco	151
9. Insectos acuáticos asociados a tres ríos de morichal de los llanos orientales, cuenca del Orinoco, Venezuela	165
10. Contribución al conocimiento de los macroinvertebrados acuáticos de un morichal del piedemonte andino orinoquense colombiano	181
11. Aspectos limnológicos del morichal y la quebrada La Vieja, piedomonte andino orinoquense colombiano	195
<b>Cuarta parte. <i>Mauritia flexuosa</i> en la cuenca del Amazonas</b>	<b>216</b>
12. Paleoecología, ecología y etnobotánica de los cananguchales de la Amazonia colombiana	217
13. Manejo actual de <i>Mauritia flexuosa</i> para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana	247
14. Los cananguchales, el mundo de la boa y los peces: visión Upichía (Matapí) de las áreas inundables en la Amazonia colombiana y su conservación	277
<b>Quinta parte. Ictiofauna de los morichales y canangunchales</b>	<b>288</b>
15. Peces de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia colombo-venezolana: una aproximación a su conocimiento, uso y conservación	289
<b>Conclusiones y recomendaciones</b>	<b>337</b>



# PRESENTACIÓN

Hablar de los morichales y cananguchales es conversar acerca de un mundo acuático-terrestre fascinante. En su aparente homogeneidad, estos ecosistemas encierran una biodiversidad increíble, la cual apenas empezamos a conocer. Son también fuente de recursos muy importantes como alimento, tanto para el ser humano como para el resto de los animales que usan estos ambientes. Adicionalmente, sirven de forraje, refugio, atenúan el escurrimiento fluvial en las sabanas, son corredores ecológicos para muchos vertebrados e incluso tienen gran importancia desde el punto de vista lúdico y en la cosmovisión de las comunidades indígenas.

Restringidos en Colombia y Venezuela (países objeto de estudio) a las cuencas del Orinoco y Amazonas, enfrentan en la actualidad muchas amenazas por diferentes motivos, entre otros, los proyectos agrícolas mecanizados en la altillanura, la sobreexplotación de frutos en la Amazonia colombiana o los desarrollos forestales y petroleros en los llanos orientales de Venezuela, por citar algunas de ellas. Estos sistemas, dominados por la palma moriche o canangucho (*Mauritia flexuosa*), están por lo general asociados a cuerpos de agua permanentes que pueden ser ejes de drenaje definidos o ambientes inundados estacio-

nalmente. Las características fisicoquímicas de sus aguas (claras y/o negras), unidas a los suelos y a la geomorfología por donde discurren, así como aspectos propios de su historia de vida, le confieren a estos ambientes una fragilidad enorme.

Es por ello, que el Instituto Humboldt ha priorizado la investigación de estos ecosistemas dentro su quehacer institucional como una respuesta a la demanda de información de país para la toma de decisiones. Por ello, es muy placentero contar con la participación de muchas instituciones con las que tradicionalmente hemos venido trabajando desde hace mucho tiempo y con las que hemos podido conformar redes temáticas de trabajo. Organizaciones académicas como la Universidad Central de Venezuela (Instituto de Zoología y Ecología Tropical); Universidad Nacional de Colombia (Departamento de Ciencias Forestales – Sede Medellín, Grupo Limnología Amazónica, Instituto Amazónico de Investigaciones, Sede Leticia – Amazonas e Instituto de Ciencias Naturales); Universidad de Antioquia- Grupo de Investigación en Limnología Básica y Experimental, Biología y Taxonomía Marina (LimnoBasE y Biotamar); Universidad de La Salle-Grupo de Investigación Redes de Interacción Planta-Animal y Programa de Biología);



## PRESENTACIÓN

Universidad Central del Ecuador (Escuela de Biología); Universidad Nacional de La Plata, Argentina (División Científica Fisiología - Facultad de Ciencias Naturales y Museo) y Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. A ellas se suman organizaciones no gubernamentales como la Fundación La Salle de Ciencias Naturales (Museo de Historia Natural y Estación Hidrobiológica de Guayana); Fundación Orinoquia Biodiversa (Arauca) y Tropenbos Internacional Colombia.

Más de 30 investigadores nacionales e internacionales se unieron para recoger en un solo libro, toda su experiencia e información inédita sobre los morichales y cananguchales de Colombia y Venezuela. A ellos, las instituciones que representan y por supuesto al Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, todo nuestro agradecimiento por haber hecho posible este nuevo volumen de la Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia.

**Brigitte L. G. Baptiste**

Directora General  
Instituto de Investigación de Recursos  
Biológicos Alexander von Humboldt



# PRÓLOGO

## El Morichal: pieza clave del mosaico socio-ecológico

Las palmas son los príncipes del reino vegetal. Los palmares, lo serían entre todos los ecosistemas tropicales. En medio de las selvas que ostentan una alta diversidad vegetal, sobresalen las formaciones relativamente homogéneas dominadas por varias especies de palmas, comunidades vegetales gobernadas por una sola especie, que investigadores tropicales han llamado mono-específicas u “oligárquicas”. También en medio de una cultura occidental dominante, las palmas tienden, más fácilmente que otras formaciones vegetales, a ser reconocidas como “objetos de conservación”. Pero el reconocimiento de las palmas, no quiere decir que ya se estén reconociendo igualmente los palmares, con sus funciones ecológicas. De hecho, las especies de palmas más emblemáticas del país muchas veces se promueven como objetos de conservación en espacios de potreros en donde no tienen garantizada su viabilidad. Las palmas no deben ocultar el palmar. De hecho, a diferencia del “monte”, término general para todos los bosques y extendido hacia otras áreas silvestres, los palmares muchas veces tienen nombre propio. En el Pacífico colombiano hay naidizales; en la Amazonia canangu-

chales o ajuagajales y en la Orinoquia morichales, estos últimos dominados por la palma *Mauritia flexuosa*. En la Orinoquia, los morichales son tan emblemáticos, que para algunos son el único valor reconocido de conservación. Pero su ubicación particular en suelos parcial o permanentemente inundados, son una expresión del estado ecológico del territorio. Los moriches son plantas acuáticas palustres, que con su porte retan los sistemas de clasificación de los humedales, desarrollados para “mundos con invierno”, parafraseando a Francis Hallé. Por su amplia distribución geográfica, posiblemente no podríamos hablar con los criterios utilizados con los que se trata hoy un ecosistema críticamente amenazado; pero a nivel local, sin duda, son uno de los elementos más amenazados y que desaparecen con las intervenciones severas en el paisaje. En algunas zonas del Vichada el emplazamiento de la agricultura industrial se hace “respetando los morichales”, es decir sin talarlos directamente, pero modificando el flujo del agua, lo cual terminará matando los morichales. Y como el morichal no está solo, el efecto negativo es contundente sobre la biodiversidad local, y los valores culturales asociados con la naturaleza. Pocos ecosistemas ostentan de forma tan clara su carácter de

## PRÓLOGO

ser claves, piedras angulares, en la estructuración de los sistemas ecológicos. En medio de la gran selva amazónica, en el río Mirití Paraná, el cananguchal es muy frecuente como espacio de caza y recolección, y por supuesto el canangucho, es una bebida con significado e importancia cultural máxima. Imposible pensar la vida humana amazónica sin el cananguchal, que en sí mismo es una expresión socio-ecológica. Por eso es preocupante que, en algunas regiones, estemos obligados por las fuerzas incultas del crecimiento económico, a comenzar a imaginar cómo sería una Orinoquia sin morichales.

Resulta en este sentido muy importante, que dentro de la serie bibliográfica sobre recursos hidrobiológicos que ha venido produciendo el Instituto Humboldt, se presente una obra no de un grupo biológico particular u región, sino en torno a un sistema ecológico con identidad propia, cuyas diferencias y similitudes se tratan con precisión en la obra. El conjunto de trabajos demuestra además que el morichal y el cananguchal atraen la atención de investigadores de varias disciplinas, sentando una base para futuros trabajos similares en otros sistemas ecológicos por venir. La obra también hace evidente un

vacío que también le podría corresponder al Instituto Humboldt contribuir a saldar: el conocimiento de los morichales y cananguchales como sistemas socio-ecológicos integrados, privilegiados además para explorar la analogía de los “servicios ecosistémicos culturales”. Comparaciones entre su papel como sistema ecológico extenso abundante en medio de la selva y extremadamente escaso en medio de algunas sabanas, serían algunas ideas para explorar con investigaciones en escala de paisaje. Urgente resulta resolver en el corto plazo, por ejemplo, cómo podrían diseñarse mosaicos ecológicos en paisajes multifuncionales, en los cuales el morichal no solo mantendría su belleza, ya reconocida, sino su viabilidad funcional, aun por reconocer. Debería desde ya en el ámbito de la política preocuparnos la emergencia, todavía más probable, de un paisaje llanero con menos extensos y menos saludables morichales. Con mayor razón en un país empeñado en crear extensos paisajes palmeros con base en una especie africana, resulta muy importante, como se hace con esta obra, llamar la atención sobre la necesidad de no seguir desconociendo el potencial de estos espacios, en su dimensión ecológica y social, que los hace además excelentes centinelas socio-ecológicos del paisaje.

**Germán I. Andrade**

Profesor Facultad de Administración.

Universidad de los Andes.

Asesor Instituto de Investigación de

Recursos Biológicos

Alexander von Humboldt



# RESUMEN EJECUTIVO

Este libro consta de cinco partes que tratan temas generales y específicos sobre los morichales y cananguchales en su área de distribución (Orinoquia y Amazonia) de Colombia y Venezuela. La primera parte está dedicada a las palmas, sus aspectos morfológicos, estructurales, filogenéticos y ecológicos. A partir del segundo capítulo se trata específicamente a la especie de moriche o canangucho, *Mauritia flexuosa*, la terminología, los tipos de agrupación y la geoquímica de sus aguas. La tercera y cuarta parte recopilan una serie de investigaciones sobre la especie en la Orinoquia y la Amazonia, respectivamente. La quinta parte se centra en la ictiofauna de los morichales y cananguchales de ambas cuencas.

Las palmas son plantas monocotiledóneas leñosas ubicadas en la familia Arecaceae o Palmae que pertenece al orden Arecales. *Mauritia flexuosa* L. f. es una planta acuática leñosa que pertenece a esta familia, la cual incluye 231 especies agrupadas en 44 géneros en Colombia y 103 especies de 30 géneros en Venezuela. Recibe diversos nombres comunes o vernáculos en su área de distribución natural (norte de Suramérica), generalmente relacionados con el agua, el alimento o la cualidad de esta palma de

prestar abrigo y alimento al hombre, lo que demuestra su importancia para ciertos colectivos humanos. Otros veintiún términos técnicos describen a las agrupaciones de esta especie según las características observadas por sus autores. Los diversos hábitats en los que ha sido observada permiten clasificarlos por su presencia en: 1) valles de altiplanicie de la Orinoquia y el Cerrado brasileño; 2) cuenca amazónica de Colombia, Perú, Ecuador, Bolivia y Brasil y 3) deltas del Orinoco y del Amazonas.

En la Amazonia colombiana el cananguchal muestra ciertas diferencias estructurales respecto al morichal de la Orinoquia, particularmente en cuanto a la cobertura de la palma en el dosel (mayor en el morichal) y la proporción de árboles y arbustos (mayor en el cananguchal). Estas diferencias geográficas y estructurales nos permiten plantear el uso distintivo del término cananguchal para las agrupaciones amazónicas -con menor proporción y cobertura de la palma *M. flexuosa*-, versus morichal, para las agrupaciones más densas de la Orinoquia. También es importante señalar que tanto los morichales como los cananguchales, dan paso a comunidades transicionales cuando los árboles desplazan a la palma en la estructura del dosel

## RESUMEN EJECUTIVO

del bosque. Tanto los cananguchales como los morichales también tienen en común la existencia de un subsistema acuático y otro terrestre, los cuales deben abordarse de manera integrada.

Los diversos hábitats de *M. flexuosa* presentan características geológicas y edafología comunes: nivel freático alto, suelos arcillosos o arenosos, deficientes de oxígeno y con abundante materia orgánica. Estas condiciones son necesarias para el establecimiento de morichales o cananguchales y los convierten en indicadores de las condiciones históricas, geológicas, edafológicas y físico químicas de sus hábitats. En estos sistemas el común denominador es la palma moriche, la cual está presente en suelos pobres con aguas oligotróficas, aunque siempre con abundante material vegetal disuelto en forma de sustancias húmicas. Estas colorean el agua desde el negro, el ocre hasta el verde oliva en algunos de ellos, y en general presentan los valores físico químicos típicos de sistemas de aguas negras, las cuales deben la coloración, los valores de conductividad y de acidez, al área geográfica donde se encuentran (área de drenaje) y a las sucesiones y asociaciones vegetales que se establecen en estos sistemas.

Seis casos de estudio en la Orinoquia muestran las peculiaridades de estos sistemas en esta cuenca hidrográfica.

En el caso particular de los llanos del Arauca colombiano, las investigaciones sobre la distribución del moriche, muestran una tendencia a la desaparición de la especie en la región debido a la perturbación del proceso de regeneración y la presencia de individuos adultos en etapas finales de su ciclo de vida. En el departamento de Casanare la información sobre la fenolo-

gía reproductiva, biología floral, sistema reproductivo, polinización y eficiencia reproductiva de una población de *Mauritia flexuosa*, se muestra en un modelo de polinización generado a partir de la unión de estrategias, adaptaciones, fenómenos y relaciones con polinizadores de esta especie. Algunos organismos pueden ser utilizados como bioindicadores del estado de conservación de los morichales en la Orinoquia. Este es el caso de las algas desmidiáceas, las cuales demuestran que algunos de estos ecosistemas se han mantenido prístinos durante 25 años, ratificando así la importancia de su conservación dentro de la Orinoquia colombiana. Los insectos son también organismos que muestran la importancia ecológica del subsistema acuático de los morichales. Los estudios realizados en tres ríos de morichal de los llanos orientales de Venezuela, indican que la composición y la variación temporal durante cuatro períodos hidrológicos de dichas comunidades, es variable durante el ciclo hidrológico anual, siendo mayor la densidad al inicio de lluvias en relación a otros periodos del año. Se presenta una lista de géneros e información sobre riqueza, diversidad, equitatividad, abundancia relativa y densidad de cada una de los períodos, para los 56 taxa identificados. La composición taxonómica de macroinvertebrados asociados a un morichal y una quebrada de un morichal del piedemonte andino-orinoquense en Colombia, así como algunas características del hábitat que contemplan variables climáticas, físicoquímicas y biológicas (aguas oligotróficas, pH más bien ácidos, bajo contenido electrolítico y abundancia de desmídias y diatomeas), muestran las condiciones adecuadas de estos hábitats para la colonización y el establecimiento de dichos organismos. El estudio realizado durante la época de lluvias, permitió identificar tres clases,



Archivo Río Verde

ocho órdenes, 20 familias y 30 géneros. La abundancia y la riqueza fueron mayores en la quebrada en comparación con el morichal. Se reporta por primera vez para Colombia la larva del tricóptero *Blepharopus Kolenati* 1859 (Hydropsychidae).

Tres casos de estudio ilustran la información disponible para los cananguchales de la Amazonia colombiana.

En la cuenca amazónica, los bosques inundables dominados por la palma *Mauritia flexuosa* se conocen como cananguchales. Estos, difieren en la composición florística y la estructura de su vegetación, tal como demuestran los estudios de paleoecología, estructura y composición de estos bosques. Así, hay diferencias históricas en el establecimiento y la estructura y composición de ambos bosques, que cambia dependiendo no sólo por la dinámica fluvial, sino por el origen de las aguas y sedimentos (andinos versus amazónicos), la estacionalidad y los procesos de acumulación de la materia orgánica del suelo y flujo de nutrientes (mayores en cananguchales), es decir, son las variaciones ambientales a diferentes escalas espaciales, las que determinan la existencia de diversos tipos de cananguchal.

*Mauritia flexuosa* constituye un recurso alimenticio muy importante para los pobladores amazónicos y su cosecha representa un potencial de desarrollo para esta cuenca. Esta palma es un recurso del bosque, vital para indígenas Tikunas, Uitotos, Yaguas, Cocamas, Yukunas y Bora. En Colombia los indígenas Upichía o Matapí poseen un vasto conocimiento sobre las áreas inundables y los cananguchales. Sus tradiciones aseguran su conservación y uso de manera sostenible mediante la regulación de uso de esta especie y el acceso y tránsito por estos ecosistemas. Los frutos de *Mauritia flexuosa* (canangu-

cho, canangucha, cananguche o aguaje), constituyen un recurso alimenticio muy importante para los pobladores amazónicos y su cosecha representa un potencial de desarrollo para la cuenca amazónica. Se presentan los resultados de las investigaciones (2011-2012) sobre el comercio del fruto, el manejo de la especie para la cosecha de frutos, la productividad y la estructura poblacional en el municipio de Leticia, donde se desarrolla la actividad económica más importante en el Trapecio Amazónico. La cosecha de los frutos de *M. flexuosa* se ha realizado tradicionalmente para autoconsumo y la especie contribuye a la seguridad alimentaria y tiene potencial para aumentar el comercio en la región. Sin embargo, en la zona predomina el método de cosecha destructivo, y se talan las palmas hembra para cosechar los frutos, lo cual puede llevar a la degradación de los palmares como ya ha sucedido en las áreas más cercanas a Leticia.

Por último, en la quinta parte, se presenta una primera aproximación al conocimiento, uso y conservación de la ictiofauna de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia colombo-venezolana. Se reconocen al menos 394 especies que habitan estos ecosistemas. La representación taxonómica muestra la tendencia de otros ecosistemas neotropicales. Así, en primer lugar se encuentran los Characiformes (208 sp.), luego los Siluriformes (102 sp.), seguidos de Perciformes (48 sp.) y Gymnotiformes (23 sp.). Otros grupos menos diversos incluyen a los órdenes Cyprinodontiformes, Pleuronectiformes, Myliobatiformes, Clupeiformes, Synbranchiformes y Beloniformes. Se adicionan notas de la historia natural de los principales grupos, incluyendo microhábitats y hábitos alimenticios, además de documentar usos económicos potenciales, como especies ornamentales y de consumo.



Morichales aislados, Orinoquia. Foto: F. Trujillo



## EXECUTIVE SUMMARY

This book has five sections that deal with both general and specific topics about moriche palm wetlands in the Orinoco and Amazon River Basins of Colombia and Venezuela. The first is dedicated to palm trees and their morphological, structural, phylogenetic and ecological aspects. The second section specifically treats the Moriche Palm Tree, *Mauritia flexuosa*, special terminology used to describe it, types of vegetation formations and the geochemistry of associated water bodies. The third and fourth sections summarize information from a series of research projects on the species found in the Orinoco and Amazon River Basins, respectively. The fifth chapter concentrates on the fishes associated with moriche palm wetland systems in both basins.

Palm trees are woody monocotyledonous plants of the Arecaceae (or Palmae) families and the Arecales order. *Mauritia flexuosa* L. f. is a woody aquatic plant and a member of that family that includes some 231 species grouped into 44 genera in Colombia and 103 species in 30 genera in Venezuela. The importance of this palm is reflected in the great variety of common names it has in its area of distribution (northern South America). These names

are usually derived from its relationship with water, or the food and shelter it provides local peoples. Twenty-one technical terms describe the vegetation formations and associations of this species, as defined by the authors. The diversity of habitats in which this species has been found allow classification by its presence in 1) valleys of highland plateaus in the Orinoco Basin and the Cerrado region of Brazil; 2) the Amazon Basin of Colombia, Peru, Ecuador, Bolivia and Brasil and 3) deltas of the Orinoco and Amazon Rivers.

In the Colombian Amazon Basin the moriche palm ecosystem displays certain structural differences from those found in the Orinoco River Basin, especially with respect to the canopy coverage (which is greater in the Orinoco palm stands) and the proportion of other species of bushes and trees (greater in the Amazon). These geographic and structural differences allow us to refer to the moriche palm formation in the Amazon Basin as a “cananguchal” - where there are fewer moriche palm trees, *M. flexuosa*, and less canopy coverage than in the denser “morichal” formation, as they are called in the Orinoco River Basin. It’s important to point out that both morichal and cananguchal formations give



## EXECUTIVE SUMMARY

way to transitional communities where other trees displace the palm in the canopy structure of the forest. Both the cananguchal and morichal systems have both aquatic and terrestrial associated subsystems that should be considered as an integrated whole.

The diverse habitats occupied by *M. flexuosa* have common geological and soil characteristics: high water tables, clay or sandy soils with oxygen deficiency and abundant organic material. These conditions are necessary for morichal or cananguchal systems to become established and so render these vegetation formations indicators of the historical geological, edaphological and physico-chemical conditions of their habitats. In all these systems the common denominator is the moriche palm, which prospers in poor soils with oligotrophic waters that are always high in humic substances derived from the abundant decaying vegetation. These substances stain the water black, ochre or even olive green in some systems that usually have physical and chemical conditions typically found in blackwater systems, where darkly stained waters have low conductivity and high acidity.

Six case studies in the Orinoco Basin demonstrate the peculiarities of these systems in that drainage.

In the particular case of the Arauca River floodplains (llanos) of Colombia, research on the distribution and abundance of the moriche palm show a tendency for this species to disappear from the region due to interruption of the regeneration process as indicated by the presence of mostly adult individuals in the final stages of their life cycle. In the department of Casanare information on reproductive pheno-

logy, floral biology, reproductive system, pollination, and reproductive efficiency of a stand of *Mauritia flexuosa*, is shown in a pollination model generated by joint consideration of the strategies, adaptations, phenomena and pollinator relationships of this species.

Some organisms can be used as biological indicators of the state of conservation of the morichal systems in the Orinoco Basin. This is the case for example of Desmidiaceae family of algae, which show that these ecosystems have maintained pristine conditions for 25 years, ratifying in this manner the importance of conserving them in the Colombian Orinoco River Basin. The insects also demonstrate the ecological importance of the aquatic subsystem of the morichal. Studies of three morichal rivers in the llanos of Eastern Venezuela show that the composition of insect communities varies during the four annual hydrological cycles; with greater insect density at the beginning of the rainy season with respect to other times of year. A list of the insect genera and information on richness, diversity, evenness, relative abundance and density of each hydrological phase for the 56 taxa identified. The taxonomic composition of macroinvertebrates associated with the morichal wetland, and a morichal stream of the Andean piedmont of the Orinoco Basin in Colombia, as well as some habitat characteristics that take into account climate, physico-chemical, and biological parameters, (oligotrophic waters, acid pH, low electrolyte concentrations and an abundance of desmid and diatomaceous algae), show the adequate conditions of these habitats for the colonization and establishment of these organisms. The study, carried out during the rainy season, identified three classes, eight orders,



J. Mijares

twenty families and thirty genera. The abundance and richness were greater in the stream when compared with the morichal itself. A first Colombian record of a trichopteran, *Blepharopus Kolenati* 1859 (Hydropsychidae) is reported.

Three case studies illustrate the information available on the cananguchal systems of the Amazon River Basin in Colombia.

In the Amazon River Basin, annually flooded forests are dominated by the moriche palm, *Mauritia flexuosa*, and are known as “cananguchales”. Paleocological and botanical studies have shown that these systems differ in their floristic composition and vegetation structure. And so, there are historical differences in the way these forests become established, as well as in their structure and species composition that reflect differences not only in the hydrological or fluvial dynamics, but also differences in the origin of the waters and sediments (Andean versus Amazonian), seasonality, and processes that control the accumulation of organic material in the soil and nutrient availability (which is greater in cananguchales), that is to say, variation in environmental parameters at different spatial scales determines which sort of cananguchal forms and is maintained.

The fruit of *Mauritia flexuosa* (locally known as canangucho, canangucha, cananguche or aguaje), is an important food resource for local inhabitants of the Amazon Basin, and its harvest represents a possible way to further the development of this basin. This palm is a vital forest resource for the following indigenous peoples: Tikunas, Uitotos, Yaguas, Cocamas, Yukunas and Bora. In Colombia the Upichía or Matapí people possess a vast

knowledge about the flooded forests and the cananguchales. Their traditional practices ensure conservation and sustainable use by limiting use of this species as well as access and transit through these ecosystems. Results are presented from research in 2011-2012 on the commerce of fruit management of the species for fruit harvest, productivity and population structure in Leticia Country, where the greatest economic activity in the Colombian Amazon region is concentrated. Harvest of *M. flexuosa* fruit has traditionally been for only local consumption and this species contributes to food security and has the potential to increase regional commerce. However, destructive harvest methods still predominate in the area with palm trees cut down to get the fruit, which has led to the degradation of the palm stands near Leticia.

Lastly, in the fifth chapter a first approximation of our state of knowledge, use, and conservation of the fish fauna associated with morichal and cananguchal systems is presented for both the Orinoco and Amazon River Basins in Colombia and Venezuela. At least 394 species of fishes inhabit these ecosystems. Taxonomic representation is similar to other Neotropical aquatic ecosystem, with Characiformes (208 sp.) in first place, followed by Siluriformes (102 sp.), Perciformes (48 sp.) and Gymnotiformes (23 sp.). Other, less diverse groups include the Cyprinodontiformes, Pleuronectiformes, Myliobatiformes, Clupeiformes, Synbranchiformes and Belontiiformes. Notes on the natural history of the principal groups are given, including information on microhabitat, feeding habits as well as potential use as ornamental fishes or for human consumption.



Cangrejo tricodactílido, morichal Orinoquia. Foto: F. Trujillo



# AUTORES Y AFILIACIONES

**Fundación La Salle de Ciencias Naturales – FLSCN**  
Museo de Historia Natural

**Anabel Rial**  
rialanabel@gmail.com

Estación Hidrobiológica de Guayana  
Laboratorio de Macroinvertebrados

**Ligia Blanco-Belmonte**  
ligia.blanco@fundacionlasalle.org.ve

**Fundación Orinoquia Biodiversa**

**Karen E. Pérez A.**  
karenperez@orinoquiabiodiversa.org

**Francisco J. Mijares S.**  
fjmijaress@gmail.com

**Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt - IAvH**

**Carlos A. Lasso Alcalá**  
classo@humboldt.org.co

**Lina María Mesa Salazar**  
lmesa@humboldt.org.co

**Magnolia Longo**  
mlongo@humboldt.org.co

**Tropenbos Internacional Colombia**

**Carlos Alberto Rodríguez Fernández**  
carlosrodriguez@tropenboscol.com

**María Clara Van der Hammen**  
tbicolumbia@tropenboscol.com

**Uldarico Matapí**  
Indígena Matapí, becario

**Universidad Central de Venezuela - UCV**  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical

**Antonio Machado-Allison**  
antonio.machado@ciens.ucv.ve  
machado.allison@gmail.com

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

**Universidad Central del Ecuador**  
Escuela de Biología

**María José Calderón-Chérrez**  
majocalderonch@gmail.com

## AUTORES Y AFILIACIONES

**Universidad de Antioquia**

Grupo de Investigación en Limnología  
Básica y Experimental, Biología y  
Taxonomía Marina (LimnoBasE y  
Biotamar)

**Carlos Pérez**

carpever@yahoo.es

**John Jairo Ramírez R.**

johnra77@gmail.com

**Laura C. Forero**

lauracristinaforero@gmail.com

**Mario Medina**

mfernando621@yahoo.com

**Universidad de La Salle. Bogotá,  
Colombia**

Grupo de investigación en bioprospección  
y conservación biológica

Programa de Biología, Departamento de  
Ciencias Básicas

**Luis Alberto Núñez Avellaneda**

lanunez@unisalle.edu.co

Grupo de investigación redes de  
interacción planta animal

**Javier Carreño Barrera**

jicarrenob@gmail.com

**Universidad Nacional de Colombia**

Departamento de Ciencias Forestales –  
Sede Medellín

**Andrea Galeano G.**

yagaleanog@unal.edu.co

**Ligia E. Urrego G.**

leurrego@unal.edu.co

**Mauricio Sánchez S.**

msanchezs@unal.edu.co

**María Cristina Peñuela M.**

mcpenuelam@unal.edu.co

Instituto de Ciencias Naturales

**Carolina Isaza**

caisaazar@unal.edu.co

**Gloria Galeano**

gagaleanog@unal.edu.co

**Rodrigo Bernal**

rgbernalg@unal.edu.co

Grupo Limnología Amazónica  
Instituto Amazónico de Investigaciones  
Sede Leticia – Amazonas - Imani

**Denise Castro-Roa**

denisecr@gmail.com

**Lili Joana Marciales-Caro**

lilimarciales@gmail.com

**Santiago R. Duque**

srduquee@unal.edu.co

**Universidad Nacional de La Plata  
(Argentina)**

División Científica Ficología - Facultad de  
Ciencias Naturales y Museo

**María Gabriela Cano**

ficocano@yahoo.com.ar

Comisión de Investigaciones Científicas  
Provincia de Buenos Aires

**Ricardo Omar Echenique**

roechenique@gmail.com



# AGRADECIMIENTOS

Los autores del capítulo “Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana”, agradecen a Gloria Galeano por sus comentarios y revisión crítica al documento. Al gran número de estudiantes, ahora biólogos, que nos acompañaron en las largas jornadas de trabajo de campo, especialmente a Sofía Mesa, Luis Romero, Luis Fernando López, Marcela González y Amalia Barchilon. A los entomólogos Nazly Wilches (Apidae), Diego Campos (Vespidae) y Jhon C. Neita (Dynastidae), por la ayuda en la identificación de los visitantes. A Jorge Prieto y su familia por permitirnos acceder al área de estudio morichal de su propiedad.

Los autores del capítulo “Las algas desmidiáceas como indicadores: Mateyuca y Flor Amarilla, dos morichales testigo de la biodiversidad del Orinoco”, agradecen a la Universidad Nacional de Colombia, sede Orinoquia, que financió las investigaciones desarrolladas en 2009 y 2010. La sede Amazonia (UN), la Universidad de los Andes en Colombia y la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (Universidad Nacional de La Plata, Argentina), apoyaron el trabajo. A Diana Marciales-Caro y Giovanni Vega por la elaboración de mapa.

Los autores del capítulo “Paleoecología, ecología y etnobotánica de los cananguchales de la Amazonia colombiana”, agradecen la colaboración de la Dirección de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia por la financiación del proyecto “Cambios en los bosques de *Mauritia flexuosa* por efecto de las variaciones ambientales y/o climáticas”, a la Estación Biológica El Zafire, y a los guías de campo Miguel Angel Arcangel y Ever Kuiru, por facilitar las actividades en campo.

Los autores del capítulo “Manejo actual de *Mauritia flexuosa* para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana”, agradecen a toda la comunidad de San Martín de Amacayacu, entre ellos a Armando Nascimiento, Reinaldo da Silva y Alicia Piñeros por compartir su conocimiento y abrirnos las puertas a su comunidad. Un agradecimiento especial para María Fernanda González por su indispensable apoyo en campo y a Jessica Gómez por la logística en Leticia. Recibimos apoyo de la División de Investigación sede Bogotá (DIB) de la Universidad Nacional de Colombia, del proyecto EU-FP7-PALMS (proyecto No. 212631), del proyecto Estudios Ecológicos para el Manejo

## AGRADECIMIENTOS

Sostenible de Palmas Útiles Colombianas - COLCIENCIAS (cód. 110148925263), del Programa Generación del Bicentenario de Formación doctoral “Francisco José de Caldas” de COLCIENCIAS, de IFS - International Foundation for Science (proyecto cód. 5129-1 ) y de la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología del Banco de la República (proyecto cód. 3065).

Los autores de los capítulos “Contribución al conocimiento de los macroinvertebrados acuáticos de un morichal del piedemonte andino orinoquense colombiano” y “Aspectos limnológicos del morichal y la quebrada La Vieja, piedemonte andino orinoquense colombiano”, agradecen al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y a ECOPETROL por el apoyo financiero. Igualmente agradecen el respaldo de todo el equipo profesional del proyecto “Planeación ambiental para la conservación en áreas operativas de Ecopetrol 2012-2015”. Agradecimientos especiales a María Fernanda González por la identificación de las plantas terrestres y las macrófitas, a Liliana Corzo por la elaboración del mapa, a Lina Mesa por el acompañamiento en campo y a Carlos A. Lasso por su invitación para participar en esta publicación.

Los autores de los capítulos “Peces de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia colombo-venezolana: una aproximación a su conocimiento” y

“Aproximación geoquímica al subsistema acuático de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia” agradecen al equipo del proyecto “Planeación Ambiental para la Conservación en áreas operativas de Ecopetrol”, especialmente a Germán Corzo, Hernando García y Magnolia Longo.

Los editores agradecen a los investigadores que enviaron y permitieron usar sus fotografías: Adriana Guzmán, Andrea Galeano, Benigno Román, Carlos Pérez, Carolina Isaza, Fernando Trujillo, Francisco Castro-Lima, Francisco Mijares, Francisco Nieto, Gloria Galeano, Héctor Samudio, Iván Mikolji, Jaime Hernández, Karen E. Pérez A., Katusca González, Ligia Blanco-Belmonte, Lina M. Mesa S., Luis Pérez, Macela Portocarrero, Magnolia Longo, Maria Fernanda González, Mario Medina, Mónica Morales-Betancourt, Nadia Milani, Oscar M. Lasso-Alcalá, Otto Castillo, Río Verde, Santiago Roberto Duque, © Banco de imágenes Tropenbos Internacional Colombia.

A Donald Taphorn por su invaluable trabajo en la traducción del resumen ejecutivo y a Ernesto Medina (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas - IVIC) por sus comentarios orientadores y bibliografía suministrada. Por último a Fernando Trujillo (Fundación Omacha) y Ángel Fernández (IVIC) por la revisión científica del libro.



Morichales, Casanare. Foto: A. Rial





Río de morichal, Orinoquia. Foto: F. Trujillo



# INTRODUCCIÓN

Carlos A. Lasso y Anabel Rial

Tras casi tres años de arduo trabajo, a continuación presentamos la síntesis del estado actual del conocimiento, uso y conservación de los morichales y cananguchales de Colombia y Venezuela, un ecosistema acuático-terrestre o sistema hidrobiológico continental clave, frágil y amenazado en las cuencas del Orinoco y el Amazonas. La información está basada en la experiencia de campo de diversos autores cuyos datos novedosos, se constituyen aquí en un interesante aporte al conocimiento y que han sido complementados con una extensa revisión bibliográfica.

La palma moriche o canangucho, *Mauritia flexuosa* L. f., es una planta acuática, considerada incluso como la más acuática de las palmas (Kahn *et al.* 1993). Es una monocotiledónea leñosa de la familia Arecaceae o Palmae, representada en Colombia por 231 especies de 44 géneros y en Venezuela por 103 especies de 30 géneros. El género *Mauritia* solo incluye dos especies: *M. carana* y *M. flexuosa*, esta última distribuida en las cuencas del Amazonas y el Orinoco hasta el oriente de la isla de Trinidad; alcanza unos 25 m de alto, es soli-

taria y suele conformar extensos palmares de pantano.

El sistema hidrobiológico-ecológico constituido por las agrupaciones de *Mauritia flexuosa* y su curso de agua fluvial adyacente, se reconoce con varios nombres en los países que conforman su área de distribución, y ha sido definido técnicamente también por varios autores. En este documento se trata la diferencia entre el cananguchal del Amazonas y el morichal de los llanos y se clasifican las agrupaciones de *M. flexuosa* en tres tipos según el paisaje en el que habitan: 1) valles de altiplanicie de la Orinoquia y Cerrado brasileño, 2) cuenca amazónica de Colombia, Perú, Ecuador, Bolivia y Brasil y 3) deltas del Orinoco y Amazonas, incluyendo además al tipo transicional, como aquel morichal o cananguchal que con el tiempo suele dar paso a un bosque de pantano.

En la Orinoquia los morichales constituyen en muchos casos, la única fuente de agua permanente para la fauna de la sabana, así como para muchas comunidades humanas, en especial durante el periodo de sequía. Debido a su asociación directa

## INTRODUCCIÓN

con acuíferos de gran magnitud que mantienen los flujos de agua hacia el río de morichal todo el año, las agrupaciones de *M. flexuosa* garantizan la calidad y la cantidad de agua disponible para los ecosistemas terrestres circundantes. Esto es muy evidente en la altillanura colombiana y en los llanos de la formación Mesa en Venezuela. Desde el punto de vista social y económico, los morichales y cananguchales son la despensa de varios colectivos humanos y etnias de ambos países, cuya dependencia vital es histórica, pues les surten de agua, abrigo, alimento y de la mayor parte de los materiales de uso cotidiano, incluyendo el potencial enorme de la artesanía. Por otro lado, la biodiversidad terrestre (reptiles, anfibios, aves y mamíferos) son elementos cinagéticos insustituibles. A esto se suman algunos invertebrados como el gusano de la palma o mojojy, por mencionar algunos de los beneficios o servicios ecosistémicos más resaltantes derivados de estos sistemas. En la cuenca del Amazonas en particular, la cosecha del fruto, representa un renglón alimenticio de gran importancia para las comunidades indígenas y la economía de las ciudades y pueblos amazónicos circundantes.

Su complejidad estructural (vertical y horizontal) se traduce en una amplia oferta de hábitats y microclimas, por ende en cadenas tróficas ramificadas y complejas, tanto terrestres como acuáticas. Las características fisicoquímicas de sus aguas y la particularidad de su ictiofauna, los convierten en lo que se ha denominado “islas ictiogeográficas”. Ampliamente reconocidos en la Orinoquia y la Amazonia colombo-venezolana por sus funciones ecológicas y su fragilidad, los morichales y cananguchales están siendo destruidos por la actividad humana en muchos sectores de su área de distribución. Con su des-

aparición nos privarán de tres funciones irremplazables para el hombre: reservas de agua, corredores de conservación de la biodiversidad y sumideros de carbono. La situación es crítica sobre todo en la Orinoquia por las amenazas actuales y potenciales de los grandes megadesarrollos agrícolas y energéticos (gas y petróleo), fundamentalmente. Hay que recordar que por su mismo origen geológico, edáfico e hídrico, son ecosistemas muy poco resilientes frente a las intervenciones antrópicas, tal como se ha demostrado en los llanos orientales venezolanos (sur de los estados Monagas y Anzoátegui) y la altillanura colombiana (departamentos de Vichada y Guainía), además del Casanare y Arauca. En la Amazonia colombiana, la extracción descontrolada (muerte de las plantas), para sacar palmito y el fruto, es la principal amenaza y los datos de este libro ya muestran que es una actividad ya insostenible. Recientemente Colonnello *et al.* (2011), reiteran la importancia de las relaciones ecológicas entre los morichales y la fauna silvestre, especialmente con especies muy valoradas de la familia Psittacidae (loros, pericos y guacamayas), la relación ancestral con los Warao y el creciente impacto de la deforestación, la tala y la quema que ejercen los pobladores criollos e indígenas para producir ocumo y extraer y vender los psitácidos en el área entre la serranía de Paria y el delta del Orinoco, donde se distribuyen las principales comunidades de palmas de chaguaramos (*Roystonea oleracea*) y moriches (*Mauritia flexuosa*) del oriente de Venezuela. Colonnello *et al.* (op. cit.) alertan además sobre los drenajes de tierras anegadas y los efectos en las áreas protegidas, señalando como fuerzas motrices de estas alteraciones, la pobreza estructural de la población rural, la aculturización de los indígenas Warao y las políticas gubernamentales educativas y ambientales.



J. Mijares

En Colombia el uso y potencial de *Mauritia flexuosa*, sus morichales y cananguchales, ha sido tal vez el aspecto más conocido. En un inicio por Schultes (1977) y luego por Urrego (1987), quien inició la investigación con sus valiosos aportes al conocimiento e historia de vida de esta especie y sus agrupaciones en la Amazonia, posteriormente Morcote *et al.* (1998) y Tropenbos Colombia. Galeano (2000) evaluó el estado de conservación de las palmas en Colombia y la Fundación OMACHA realizó investigaciones etnobotánicas sobre el uso y manejo en la Amazonia basados en el trabajo colaborativo con la Universidad Javeriana como parte del Forest Conservation Agreement (Forero-Tocancipá 2005). También se han adelantado trabajos sobre conservación (García y León 2009) y aspectos microbiológicos en la Orinoquia (Borda y Largo 2009, Varela 2009), entre otros. Más recientemente destacan las contribuciones de Trujillo-González *et al.* (2011) y Franco-Arango (2012). La Universidad de Los Llanos-Unillanos, bajo la coordinación de Elvinia Santana, también organizó un curso internacional sobre el conocimiento, conservación y manejo del morichal (2010). Para una cronología más detallada consultar los diversos autores citados en los capítulos posteriores del libro.

En Venezuela hace varias décadas que la palma moriche suscita interés y diversos tópicos han sido motivo de investigación. El más temprano, su uso y el más reciente, su conservación, que incluye iniciativas de la sociedad civil y leyes de protección en el país. Así, hay estudios que aportan información sobre la presencia actual e histórica de los morichales en distintos hábitats y su valor para las comunidades locales (Waraos, criollos y Pumé); aspectos bioquímicos, fisicoquímicos, ecológicos y estado de conservación (Case *et al.* 2007,

Castillo *et al.* 2012, Colonnello 2004, Colonnello *et al.* 2010 y 2011, Dieter y Ruddle 1974, Dieter *et al.* 1994, González-B. 2011, Gragson 1995, Guerra *et al.* 2001, Leal y Bilbao 2011, Mazorra *et al.* 1987, Montoya *et al.* 2011, Ponce 2002, Ponce *et al.* 1996, 2000, Ramirez y Brito 1990, Rodríguez *et al.* 2011, Rull 1992, 1998, San José *et al.* 2001, 2010, 2012, Suárez 1966 y Urich *et al.* 2008), entre otros, que serán referidos en lo sucesivo en este libro.

También deben contarse algunas iniciativas de conservación de la sociedad civil que estimulada por la importancia de esta especie, han decidido actuar. Este es el caso de “Unión Morichal”, donde los colectivos afirman que en la Gran Sabana en Venezuela: “pueden vivir de una sola especie vegetal del Escudo Guayanés”, por lo cual propusieron en 2006 un plan de manejo y conservación para garantizar su permanencia en la región, la disponibilidad de agua y el balance hídrico de los ríos, así como sus fuentes de trabajo. En el estado Monagas el proyecto “Concienciación ambiental para la conservación del morichal Juanico a través de la participación comunitaria” patrocinada por la banca privada y otras sociedades civiles, promovió con éxito el liderazgo comunitario para la preservación del moriche, emblema del Estado. En Colombia la Fundación Orinoco Biodiversa adelanta también acciones al respecto en el departamento del Casanare, al igual que OMACHA en Vichada y Amazonia y Tropenbos en el río Caquetá.

En Venezuela existen normas para la protección de los morichales, detalladas en dos capítulos y nueve artículos (Gaceta Oficial 34. 819 -Decreto 846- 1990), que obligan al buen uso y conservación de estos ecosistemas. Como palmares, los morichales han sido incluidos en el libro rojo

## INTRODUCCIÓN

de los ecosistemas terrestres de Venezuela (Rodríguez *et al.* 2010). Sin embargo, en Colombia no hay hasta el momento ninguna medida particular que los proteja.

Es precisamente por ello, que el objetivo fundamental de este documento ha sido llamar la atención sobre este ecosistema a través de la recopilación del conocimiento existente sobre el mismo, así como la información inédita aquí publicada, tal que nos permita dar los pasos y lineamientos necesarios para su conservación y uso sostenible frente a unas amenazas cada vez más palpables. Esperamos que este primer aporte sea la apertura a nuevas líneas de investigación que llenen los vacíos temáticos y geográficos ya detectados en este volumen, para que finalmente lleguen las recomendaciones más oportunas a los tomadores de decisiones en el sector ambiental, económico y toda la sociedad en general en ambos países.

## Bibliografía

- Borda, N. J. e Y. M. Largo. 2009. Comparación de la densidad de bacterias desnitrificantes entre bosque inundado y morichal en la Reserva Natural Bojonawi. Trabajo de Grado Microbiología industrial. Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias Básicas, Carrera de Microbiología Industrial. Bogotá D. C. 90 pp.
- Case, C., M. Lares, A. Palma, S. Brito, E. Pérez y M. Schroeder. 2007. Blood glucose and serum lipid levels in the Venezuelan Warao tribe: posible relationship with moriche fruit (*Mauritia flexuosa*) intake. *Nutrient Metabolism Cardiovascular Disease* 17 (1): 1-2.
- Castillo, M., J. San José, R. Montes, E. Aguirre, D. Thielen y C. Buendía. 2012. Effects of land use changes on streams in terrestrial-aquatic palme ecotones (Morichals) of the Orinoco Lowlands. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* 181 (2): 113-127.
- Colonnello, G. 2004. Las planicies deltaicas del río Orinoco y golfo de Paria: aspectos físicos y vegetación. Pp. 37-54. *En: Lasso, C. A., L. E. Alonso, A. L. Flores y G. Love (Eds.). Rapid assessment of the biodiversity and social aspects of the aquatic ecosystems of the Orinoco Delta and the Gulf of Paria, Venezuela. RAP Bulletin of Biological Assessment* 37. Conservation International. Washington DC, USA.
- Colonnello, G., M. A. Oliveira-Miranda, H. Álvarez y C. Fedón. 2010 ("2009"). Parque Nacional Turuépano, estado Sucre, Venezuela. Unidades de vegetación y estado de conservación. *Memorias de la 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 e impactos observados y medidas de conservación. Pp: 237-259. *En: Volpedo, A. V., L. Fernández R. y J. Buitrago (Eds.). Experiencias en la aplicación del enfoque GEO en la evaluación de ecosistemas degradados de Iberoamérica. RED CYTED 411RT0430.* Buenos Aires.
- Dieter, H. H. y K. Ruddle. 1974. Ecology, ritual and economic organization in the distribution of palm starch among the Warao of the Orinoco Delta. *Journal of Anthropological Research* 30 (2): 116-138.
- Dieter, H. H., R. Lizarralde y T. Gómez. 1994. El abandono de un ecosistema: el caso de los morichales del Delta del Orinoco. *Antropológica* 81: 3-36.
- Forero-Tocancipá, M. C. 2005. Aspectos etnobotánicos del uso y manejo de la familia Arecaceae (palmas) en la comunidad indígena Ticuna de Santa Clara de Tarapoto, del Resguardo Ticoya del Municipio de Puerto Nariño, Amazonas, Colombia. Trabajo de grado para optar el Título de Ecóloga. Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Carrera de Ecología. Bogotá, D. C. 156 pp.
- Franco-Arango, L. 2012. Uso de algunos productos forestales no maderables provenientes de bosques de *Mauritia flexuosa*



J. Mijares

- L.f. en cercanías de la ciudad de Leticia (Departamento del Amazonas, Colombia). Tesis de investigación Magister en Bosques y Conservación Ambiental. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia. Medellín. 57 pp.
- Galeano, G. A. 2000. Estado del conocimiento de las palmas de Colombia. *Revista Pérez Arbelaezia* 5 (11): 68-70.
  - García, N. y M. León. 2009. Estado de conservación del moriche (*Mauritia flexuosa*, Arecaceae) en las reservas Bojonawi y Ventanas, departamento de Vichada. Informe Técnico Fundación OMACHA. 16 pp.
  - Gragson, T. 1995. Pumé exploitation of *Mauritia flexuosa* (Palmae) in the llanos of Venezuela. *Journal of Ethnobiology* 15 (2): 177-188.
  - González -B., V. 2011. Los bosques del Delta del Orinoco. BioLlania Edición Especial 10: 197-240.
  - Guerra, M., X. Díaz, L. Madrigal y G. Hidalgo. 2011. Caracterización fisicoquímica del fruto de la palma de moriche (*Mauritia flexuosa*) y de la harina del tronco. Disponible en: [www.postgradovipi.50webs.com/archivos/.../agro2011\\_3.pdf](http://www.postgradovipi.50webs.com/archivos/.../agro2011_3.pdf) leído el 4 de septiembre 2013.
  - Kahn F., K. Mejía, F. Moussa y D. Gómez. 1993. *Mauritia flexuosa*, 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.
  - Leal, A.V. y B. A. Bilbao. 2011. Cambios de vegetación durante el Holoceno Tardío en un morichal de los Llanos del Orinoco, Venezuela. *Acta Botánica Venezolana* 34 (2) 237-256.
  - Mazorra, M. A., J. J. San José, R. Montes, J. García-Miragaya y M. Haridasan. 1987. Aluminium concentration in the biomass of native species of the morichals (swamp palm community) at the Orinoco Llanos, Venezuela. *Plant & Soil* 102: 275-277.
  - Montoya, E. V. Rull, N. Stansell, M. Abbott, S. Nogué, B. Bird y W. Díaz. 2011. Forest-savanna-morichal dynamics in relation to fire and human occupation in the southern Gran Sabana (SE Venezuela) during the last millenia. *Quaternary Research* 76 (3): 335-344.
  - Morcote, R. G., G. Cabrera, D. Mahecha, E. Franky e I. Cavalier. 1988. Las palmas entre los grupos cazadores-recolectores de la Amazonia Colombiana. *Caldasia* 21 (1): 57-74.
  - Ponce, M. E. 2002. Patrones de caída de frutos en *Mauritia flexuosa* L.F. y fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas. *Acta Botánica Venezolana* 25 (2): 119-142.
  - Ponce, M. E., J. Brandín, V. González-B. y M. A Ponce. 1996. Causas de la mortalidad en plántulas de *Mauritia flexuosa* (palma moriche) en los llanos centro-orientales de Venezuela. *Ecotropicos* 0 (1): 33-38.
  - Ponce, M. E., F. Stauffer, M. L. Olivo y M. 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 Venezolana* 23 (1): 19-46.
  - Ramírez, N. e Y. Brito. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the venezuelan llanos. *American Journal of Botany* 77 (10): 1260-1271.
  - Rodríguez, J. P., F. Rojas-Suárez y D. Giraldo-Hernández (Eds.). 2010. Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas, Venezuela. 324 pp.
  - Rull, V. 1992. Successional patterns of the Gran Sabana (southeastern Venezuela) vegetation during the last 5000 years, and its responses to climatic fluctuation and fire. *Journal of Biogeography* 19: 329-228.
  - Rull, V. 1998. Biogeographical and evolutionary considerations of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae), base don palynological evidence. *Review of Palaeobotany* 100 (1-2): 109-122.
  - San José, J., M. L. Meirelles, R. Bracho y N. Nikonova. 2001. A comparative analysis of the flooding and fire effects on the energy exchange in a wetland community (Morichal) of the Orinoco Llanos. *Journal of Hydrobiology* 242 (3-4): 228-254.
  - San José, J., R. Montes, M.A. Mazorra, N. Matute. 2010. Heterogeneity of the inland

## INTRODUCCIÓN

- water-land palm ecotones (morichals) in the Orinoco Lowlands, South America. *Plant Ecology* 208 (2): 259-269.
- San José, J., R. Montes, C. Biendía, D. Thielen y M. A. Mazorra. 2012. Response of terrestrial aquatic plant ecotone (Morichal) to anthropogenic disturbance in the Orinoco lowlands. *Folia Geobotanica* 47: 153-178.
  - Shultes, R. E. 1977. Promising structural fiber palms of the Colombian Amazon. *Principes* 21: 72-82.
  - Suárez, M. M. 1966. Les utilization de palmier "moriche" (*Mauritia flexuosa* L. f.) ches les waraos du Delta d l'Orenoque. *Journal Agriculture Tropical Botany Applied* 13: 33-38.
  - Trujillo-González, J. M., M. Torres Nora, E. Santana. 2011. La palma de moriche (*Mauritia flexuosa* L.f.) un ecosistema estratégico. *Revista Orinoquia* 15 (1): 62-70.
  - Urrego, L. E. 1987. Estudio preliminar de la fenología de la canangucha (*Mauritia flexuosa* L.f.). *Colombia Amazónica* 2 (2): 57-81.
  - Urich, R., I. Coronel, A. Cáceres, W. Tezara, C. Kalinhoff, V. Carrillo, A. Quillice y E. Zamora. 2008. Respuesta fotosintética y relaciones hídricas de especies de un bosque seco tropical y de morichales afectados por el impacto ambiental. *Memorias del Instituto de Biología Experimental, Caracas* 5: 229-232.
  - Varela, A. 2009. Dinámica temporal de grupos funcionales bacterianos nitrificantes y desnitrificantes en suelos bajo morichal y bosque ripario. Informe final Fundación OMACHA. 10 pp.



Sabanas de la Orinoquia. Foto: F. Trujillo





Primera parte:  
ASPECTOS MORFOLÓGICOS,  
ESTRUCTURALES,  
FILOGENÉTICOS Y ECOLÓGICOS  
DE LAS PALMAS



J. Mijares

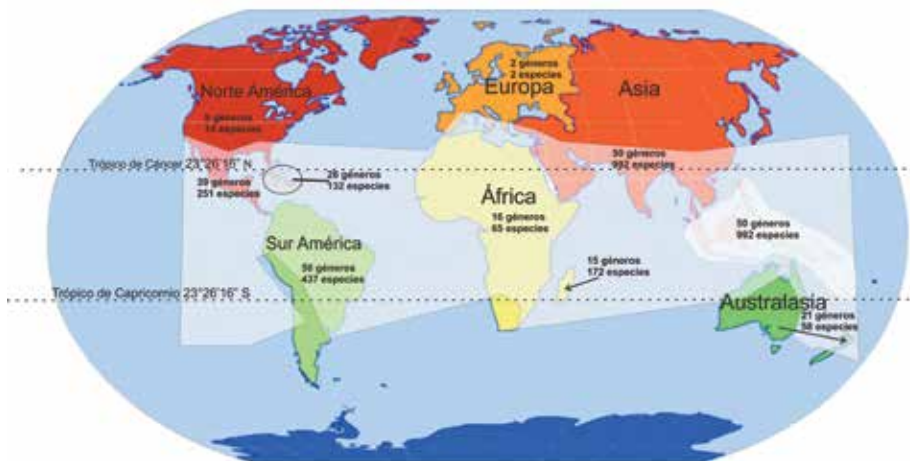
Las palmas son monocotiledóneas leñosas ubicadas en la única familia denominada Arecaceae o Palmae que pertenece al orden Arecales. Actualmente se reconocen 183 géneros y cerca de 2400 especies (Govaerts y Dransfield 2005, Dransfield *et al.* 2008). Se caracterizan por su gigantismo, y sus tallos predominantemente monopódicos; solitarios y leñosos, coronados por hojas siempreverdes de gran tamaño y dispuestas helicoidalmente.

Las palmas se distribuyen en las regiones tropicales y subtropicales del mundo, pues el crecimiento continuo de su único meristema apical solo es posible en estas temperaturas. Sin embargo, un grupo menor de especies se ha establecido en latitudes relativamente altas, alcanzando su ubicación extrema en el hemisferio norte a los 44° N del mediterráneo francés (*Chamaerops humilis*), mientras que el límite en el hemisferio sur está a más de 44° S en las islas Chatham cerca de

Nueva Zelanda en donde habita una única especie *Rhopalostylis sapida* (Dransfield *et al.* 2008).

Estas dos palmas exceden significativamente la ubicación latitudinal más extremas de otras partes del mundo. Así, la palma *Sabal minor* alcanza prácticamente los 36° N en la región oriental de Norteamérica en el estado de Carolina del Norte, mientras que en la sección occidental, *Washingtonia filifera* se extiende a la latitud de 37° N en California.

En Suramérica, la palma *Jubea chilensis* se encuentra a 35° S en Chile y representa el extremo más meridional para la familia Arecaceae en este continente. En Asia continental, *Nannorrhops ritchiana*, se encuentra en su más alta latitud cerca de los 34° N en Afgnistan y Pakistán, mientras que en Australia *Livistona australis* está presente más allá de 37° S en Victoria oriental (Figura 1).



**Figura 1.** Distribución mundial de las palmas. Se indica la riqueza de especie y número de géneros presentes en las distintas regiones del mundo.

## INTRODUCCIÓN

Las palmas constituyen un grupo natural o monofilético cuya apariencia general permite a la mayoría de las personas reconocerlas sin dificultad. Sin embargo, otras plantas de arquitectura similar tales como *Pandanus utilis* (Pandanaeae), *Cycas revoluta* (Cycadaceae), *Cyclanthus bipartitus* (Cyclanthaceae) y *Cordyline fruticosa* (Lomandroideae), son frecuentemente confundidas con palmas.

Las palmas pertenecen dentro del clado de las Angiospermas -plantas con flores que presentan sus óvulos y semillas encerradas por una estructura denominada ovario- al grupo o clado de las monocotiledóneas. Se diferencian de las dicotiledóneas,

por presentar un solo cotiledón dentro del embrión de la semilla, polen con un simple surco o poro, partes florales en múltiplos de tres, haces vasculares dispersos en el tallo, hojas con nerviación paralela, raíces adventicias y ausencia de crecimiento secundario.

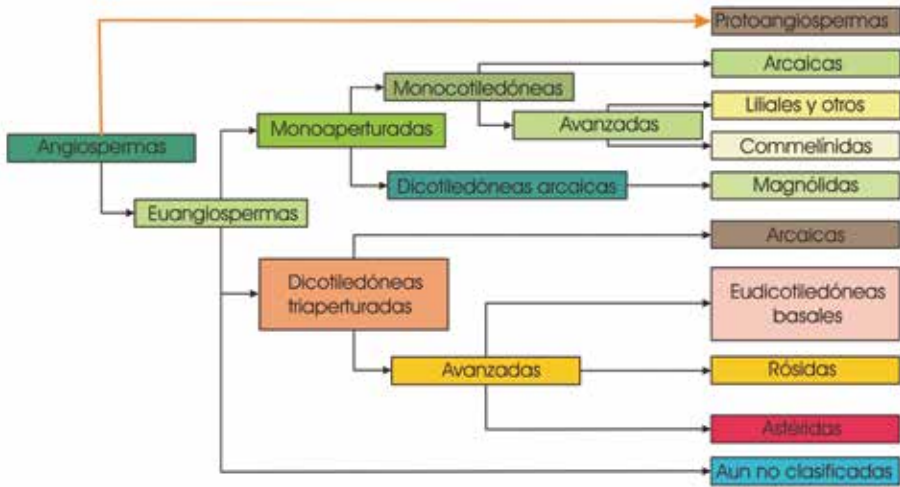
De acuerdo a la última clasificación de las monocotiledóneas propuesta por el grupo de investigadores que periódicamente revisa y actualiza la filogenia de las Angiospermas, publicada en el 2009, las monocotiledóneas están constituidas por cerca de 70.000 especies agrupadas en 11 órdenes y 79 familias (APG III 2009) (Figuras 2 y 3).



**Figura 2.** Ubicación del clado de las monocotiledóneas entre las dicotiledóneas primitivas (magnólidas) y las más avanzadas (eudicotiledóneas).



J. Mijares



Fuente: Cronquist, (1988); APGIII, (2009)

**Figura 3.** Origen de las monocotiledóneas a partir de una dicotiledónea primitiva.



Vista del dosel del morichal. Foto: F. Trujillo



# 1. Morfología y estructura de las palmas

Valois González-B.

Las palmas son monocotiledóneas leñosas con una apariencia distintiva. Si bien poseen los mismos órganos: raíces, tallo (s) hojas, flores y frutos que otras plantas, estos pueden ser muy diferentes tanto en apariencia como en estructura. Las palmas también se destacan del resto de familias de monocotiledóneas por otras características. Por ejemplo, entre sus especies, están aquellas que se distinguen dentro del clado de las angiospermas por presentar: las hojas más grandes, *Raphia taedigera*; las inflorescencias de mayor dimensión, *Corypha umbraculifera* o las semillas con mayor peso, *Lodoicea maldivica* (Tomlinson 2006).

La familia Arecaceae con cerca de 183 géneros y 2400 especies es una de las más ricas en especies y diversidad de formas de crecimiento de todas las monocotiledóneas. En América habitan 730 especies agrupadas en 65 géneros y en Suramérica tropical están presentes 437 especies en 50 géneros (Dransfield *et al.* 2008). Esta familia destaca también por contar con un extenso registro de fósiles, uno de los más antiguos entre las plantas monocotiledó-

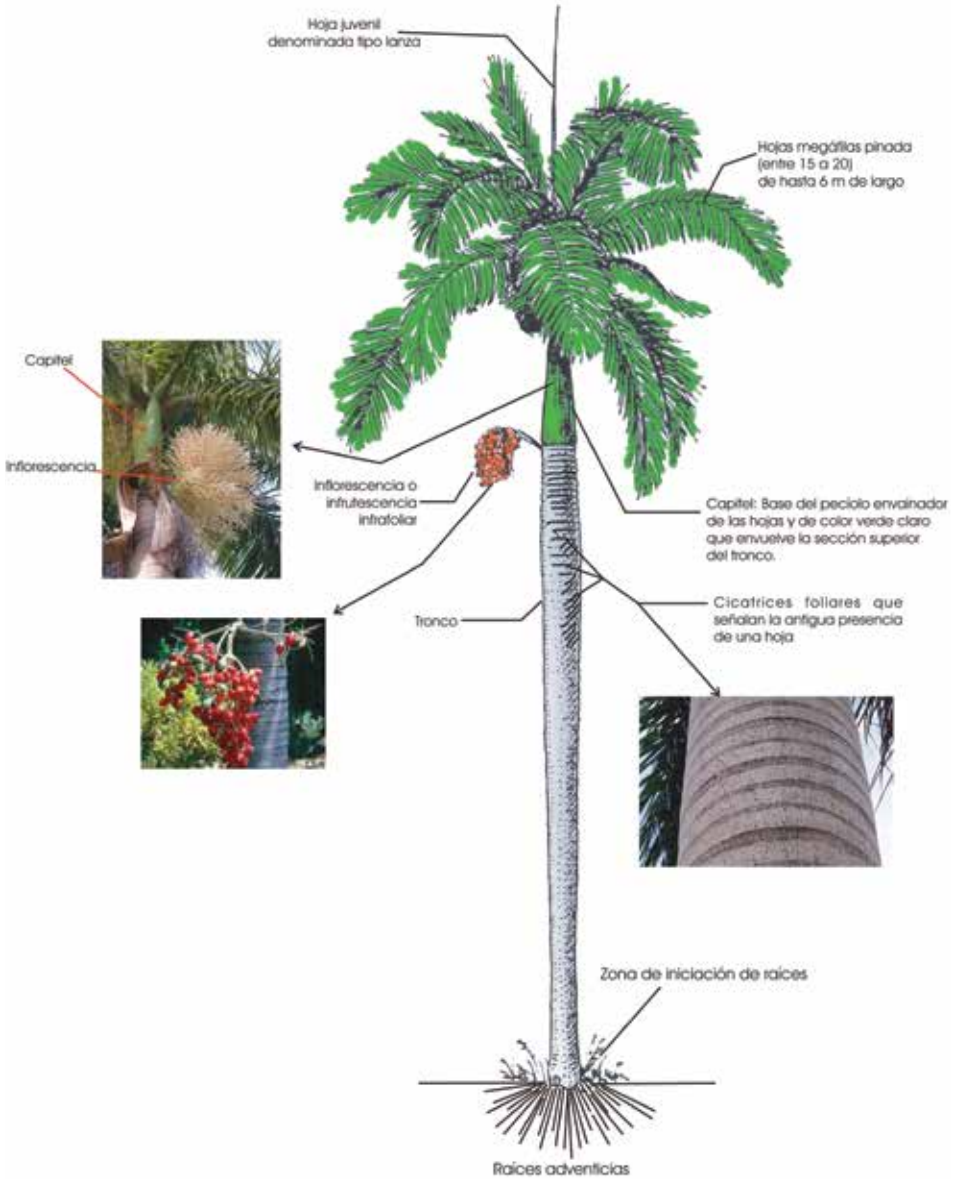
neas de hasta 95 millones de años (Ma), es decir, de la sección más baja del periodo Cretácico Tardío (Dransfield *et al.* 2008).

## El tallo o tronco de las palmas y sus formas de crecimiento

Generalmente las palmas presentan un tallo erecto, indiviso o monopódico coronado por un conjunto de hojas gigantes como en el caso de *Roystonea borinquena* (Figura 4). Si bien se trata de uno de los patrones más típicos de las palmas, es posible reconocer en sus 2400 especies otras formas de crecimiento (Figura 5). Las dos formas más comunes y repetitivas están representadas en *Mauritia flexuosa* o *Roystonea regia* (Figura 5-1), ambas con un tallo único o tronco erecto, que les confiere la denominación de palmas solitarias, para diferenciarlas de las multicaules o cespitosas como es el caso de *Bactris major*.

Hallé *et al.* (1978) definieron cuatro modelos arquitecturales para las palmas, de los 23 asignados a las formas arborescentes de las angiospermas. En

MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURA



2020, Universidad del Zulia. Rev. Zulia de Botánica y Zoología, 42(1): 37-42

**Figura 4.** Los distintos componentes de una palma típica. Fuente: Modificado de Broschat y Meerow (2000).



J. Mijares

las especies solitarias y monocaules, Hallé (op. cit.) reconoce el modelo denominado de Holttum, cuyo ejemplo corresponde a *Corypha umbraculifera*. Una especie con estrategia reproductiva denominada hapaxántica, en la cual el tallo experimenta un largo periodo de crecimiento vegetativo, seguido por una única y corta fase reproductiva tras la cual muere. Las especies de palmas con esta estrategia reproductiva, crecen hasta un tamaño genéticamente determinado, después del cual su meristema apical aborta, originándose en su lugar, una gran inflorescencia (Figura 5-2).

El otro modelo asociado a palmas monopódicas con un solo tallo erecto, es el denominado de Corner. Este es el más común en las palmas altas y solitarias, en las que la actividad del único meristema apical no se detiene ni aborta. Las inflorescencias son infrafoliares como en *Roystonea oleracea* o interfoliares como en *Mauritia flexuosa* (Figura 5-3). Este tipo de estrategia reproductiva se ha denominado pleonántica y el crecimiento se considera indeterminado (Dransfield *et al.* 2008, Kahn y de Granville 1992, Dransfield 1978).

En las palmas denominadas cespitosas o multicaules, los tallos múltiples se originan por ramificaciones basales, rizomas o estolones. Hallé *et al.* (1978) denominó modelo de Tomlinson a las distintas especies de palma multicaule o cespitosas que presentan ambas estrategias reproductivas: hapaxántica y pleonántica.

En la figura 5-4 se muestra la palma *Bactris major*, especie multicaule que puede presentar más de 100 tallos armados hasta de 10 m de altura (Galeano y Bernal 2010), muy común en el delta del Orinoco

en lugares en lo que ha sido explotados los individuos adultos y subadultos de *Rhizophora mangle*, así como en los bordes más iluminados de los bosques de pantano. La otra especie que ejemplifica el modelo de Tomlinson es *Mauritiella armata*. Palma cespitosa de hasta 20 m de altura, muy común en sectores inundados de la región amazónica, los Llanos Orientales de Colombia y los estados Bolívar y Amazonas en Venezuela (Figura 5-5).

En general, los tallos o troncos de las palmas no se ramifican en su porción aérea ya que tienen un solo meristema de crecimiento apical. Sin embargo, en algunos géneros como *Hyphaene* con 11 especies presentes en las áreas semidesérticas de África Central, se producen tallos aéreos que se ramifican dicotómicamente. Así ocurre en *Hyphaene thebaica* que crece en suelos con nivel freático alto. Esta especie de palma con ramificación dicotómica del tallo y pleonántica en su estrategia de reproducción, fue incluida por Hallé *et al.* (1978) en el modelo de Schoute (Figura 5-7).

Además de los cuatro modelos arquitectónicos citados, las palmas pueden crecer de otros modos, siendo sus tallos trepadores, postrados o subterráneos (Figura 5). El tamaño de los tallos trepadores o lianoides puede ser menor de 1 m hasta mayor de 200 m de largo, como en el caso del género *Calamus* cuyas 375 especies se distribuyen principalmente en el Sureste Asiático. El grosor o diámetro del tallo de las palmas varía desde 3 mm en *Dypsis tenuissima* endémica del sotobosque de los bosques lluviosos tropicales de Madagascar, hasta 130 cm en *Jubaea chilensis*, endémica de la región de Valparaíso en Chile y en general de clima mediterráneo donde alcanza una altura de hasta 25 m (Dransfield *et al.* 2008).



MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURA



- |                                 |                                    |                              |
|---------------------------------|------------------------------------|------------------------------|
| 1. <i>Roystonea regia</i>       | 5. <i>Mauritiella armata</i>       | 9. <i>Attalea microcarpa</i> |
| 2. <i>Corypha umbraculifera</i> | 6. <i>Desmoncus orthacanthos</i>   | 10. <i>Elaeis oleifera</i>   |
| 3. <i>Mauritia flexuosa</i>     | 7. <i>Hyphaene thebaica</i>        | 11. <i>Serenoa repens</i>    |
| 4. <i>Bactris major</i>         | 8. <i>Chamaerodea pinnatifrons</i> |                              |

**Figura 5.** Distintas formas de crecimiento de las palmas. Se indican también los distintos modelos arquitectónicos propuestos para éste grupo taxonómico según Hallé *et al.* (1978).



J. Mijares

En la figura 5-8 se presenta una palma solitaria de pequeño porte denominada *Chamaedorea pinnatifrons*, típica del sotobosque montano subandino de Venezuela y Colombia cuyo diámetro del tallo no supera los 2 cm y crece solo hasta los 3 m de altura.

En la figura 5-6 se muestra a *Desmoncus orthacanthos*, palma neotropical trepadora cespitosa y típicamente espinosa, cuyos individuos responden a la luz y habitan sitios alterados por el hombre, así como en los bordes más iluminados de los bosques ribereños de los Llanos Orientales de Venezuela y Colombia. La longitud de este tallo trepador alcanza los 40 m y en el extremo terminal de las hojas pinnadas presenta un cirro, estructura larga en el ápice de las hojas en el que las pinas se han transformado en espinas, que como garfios o acantófilos, le permiten fijarse al árbol huésped.

Las palmas también pueden tener un tronco erecto aunque pequeño, dando la falsa impresión de ser acaulescentes (Figura 5-9), o uno con tendencia a crecer a ras del suelo, parcialmente postrado como en el caso de la palma *Elaeis oleifera* (Figura 5-10). Sin embargo, todas las palmas poseen troncos o tallos, de modo que resulta incorrecto emplear el término acaulescente. En caso de no estar visible es subterráneo, como sucede con *Serenoa repens*.

Otras palmas periódicamente afectadas por el fuego, han desarrollado tallos subterráneos como mecanismo adaptativo. Este es el caso de *Serenoa repens* que conforma un estrato continuo y bajo a la sombra parcial de un pinar de *Pinus elliottii* en las planicies costero-arenosas de la Florida en los Estados Unidos (Whitney *et al.* 2004) (Figura 5- 11). Las palmas para

propósitos ecológicos, también pueden separarse por una combinación de forma de crecimiento y altura. Estos aspectos serán tratados en la sección dedicada a la ecología de las palmas.

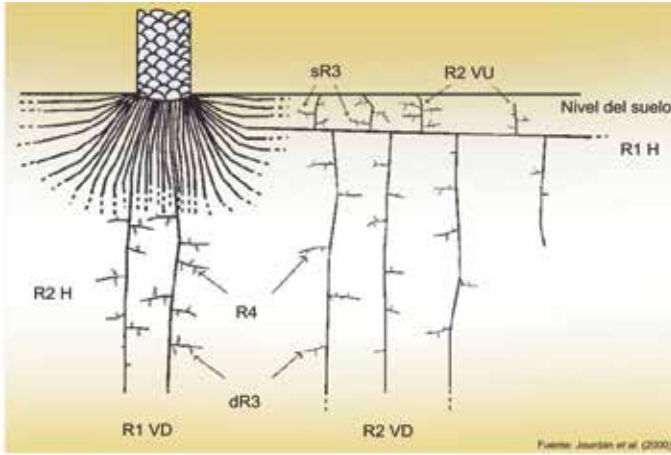
## Las raíces de las palmas

Como muchas monocotiledóneas, las palmas no presentan una raíz principal debido al prematuro aborto de la radícula durante su desarrollo. En su lugar se forma un conjunto de raíces, originadas en la base del tronco y cerca de la superficie del suelo que constituye el sistema de raíces adventicias, conocidas también como raíces accesorias o suplementarias: completamente primarias en construcción, ya que carecen de crecimiento secundario. En la medida que las raíces se extienden y alejan del conjunto principal de las adventicias, se desarrolla un orden jerárquico en sus ramificaciones hasta un máximo de 4 ( $R_1 - R_4$ ) (Figura 6).

En la palma aceitera (*Elaeis guianensis*) se distinguen dos tipos de raíces de orden 1: R1 VD con crecimiento vertical hacia el interior del suelo y R1 H con crecimiento horizontal. Ambas con diámetro medio de 5 a 7 mm y hasta varios metros de longitud. De las raíces de primer orden R1 VD se originan las de segundo orden (R2) alrededor de su circunferencia y creciendo todas horizontalmente (R2 H) (Tomlinson 1990 y Jourdan *et al.* 2000).

A su vez, las raíces horizontales de primer orden R1 H, soportan raíces de segundo orden tanto ascendentes (R2 VU) como descendentes (R2 VD). Estas dos direcciones secundarias de crecimiento de las raíces de segundo orden, confieren a las de primer orden denominadas H R1 una simetría bilateral. De este crecimiento ho-

## MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURA



**Figura 6.** Diagrama del sistema de raíces de orden cuatro de la palma *Elaeis guineensis* (palma africana o aceitera).

horizontal de ejes radicales plagiotrópicos, se derivan las denominadas raíces diagravitrópicas (Larsen 1962). Observaciones *in situ*, han demostrado que si la dirección del crecimiento de la R1 H es modificada por la presencia de un obstáculo físico, una vez superado este, la raíz vuelve a su dirección original de crecimiento, con independencia del tipo o sentido de la desviación.

Las raíces horizontales de segundo orden R2 H son cortas (menos de 50 cm), con un crecimiento definido, un diámetro medio de 1,5 mm, poca ramificación y simetría radial. Generalmente mantienen una dirección de crecimiento horizontal y son diagravitrópicas, aunque no tan estrictas como las horizontales de primer orden R1 H. Las raíces verticales de segundo orden, crecen tanto hacia dentro del suelo (R2 VD) como hacia la superficie (R2 VU), ambas a partir de las raíces horizontales de orden 1 (R1 H).

Las verticales de segundo orden, tienen un diámetro medio de 2 mm, crecimiento indefinido y ortogravitrópicas (positivas o negativas respectivamente). Algunas raíces verticales de segundo orden (R2 VU) pueden cambiar de dirección al llegar a la superficie, asumiendo un crecimiento horizontal. Las raíces de segundo orden R2 VU son más ramificadas que R2 VD, tal vez por el hecho de crecer en el horizonte superficial del suelo, usualmente rico en materia orgánica y nutrientes (Tomlinson 1990, Jourdan *et al.* 2000).

Las raíces de tercer orden, son poco ramificadas a cierta profundidad del suelo (DR3), mientras que las superficiales (SR3) lo hacen extensivamente. Ambos tipos presentan simetría radial, diámetro medio pequeño (1 mm), son muy cortas, (10 a 20 cm), tienen crecimiento definido pero no una dirección predominante de crecimiento. Por esta razón se consideran



J. Mijares

agravitropicas. Las raíces de cuarto orden, tienen un diámetro pequeño (0,5 mm), son muy cortas (1,5 cm) y también presentan crecimiento definido y agravitropico (Figura 6).

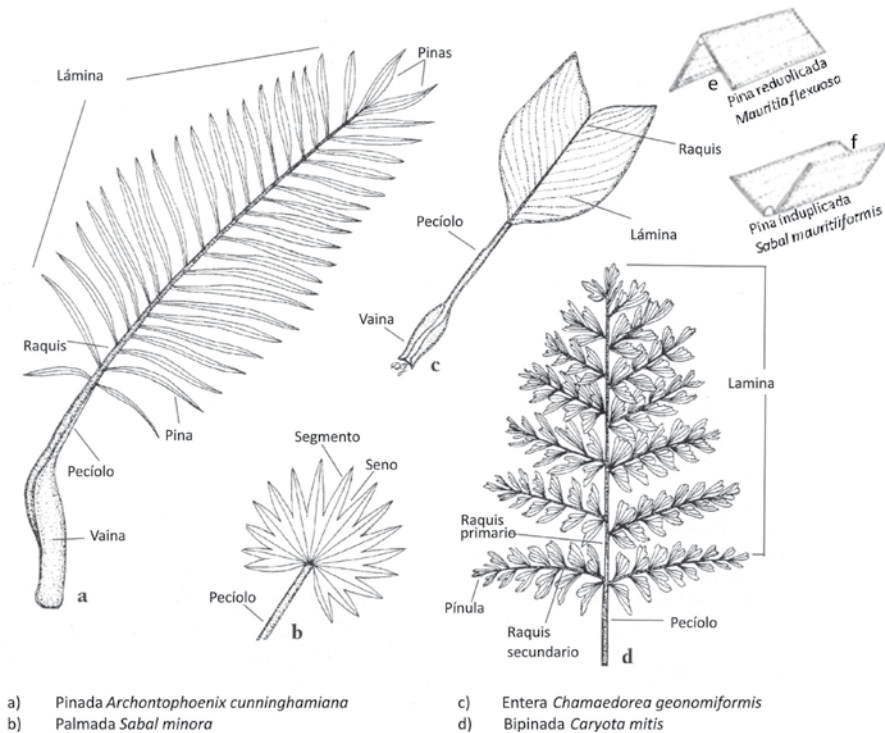
Las palmas que crecen en ambientes pantanosos como *Euterpe oleracea* y *Mauritia flexuosa* tienen numerosas raíces con geotropismo negativo denominadas neumatóforos, en cuya sección superior, sobre el nivel del agua, se disponen un conjunto de pequeñas aperturas o lenticelas para el intercambio gaseoso por diferencias de presión atmosférica. Otras palmas están arraigadas mediante raíces

denominadas aéreas que se originan del tronco y tienen forma de zanco brindando así un mayor soporte, como en el caso de *Socratea*.

### Las hojas de las palmas

En las hojas de las palmas se distinguen tres partes: vaina, peciolo y lámina.

La vaina es la porción basal de la hoja que envuelve al tallo. En muchos casos se abre en la porción opuesta al peciolo debido al ensanchamiento del tallo, o puede cubrirlo completamente denominándose en dicho caso vaina tubular. En ocasiones este



**Figura 7.** Principales tipos de hojas de las palmas y su estructura. Fuente: Jones (1995).

## MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURA

tipo de vainas de color verdoso llega a ser muy grande, recibiendo el nombre de capitel. En general puede ser lisa y dura, fibrosa, espinosa o con cerdas (Figura 7).

El pecíolo es de naturaleza leñosa y de tamaño y forma variable. Su sección superior puede ser acanalada, cilíndrica o plana y variar entre unos pocos centímetros hasta más de 2 m. En ocasiones se encuentra sumamente reducido; puede ser inerme o tener bordes dentados con espinas, escamas o una combinación de espinas y fibras. Su base puede ser entera o bifida.

Las hojas de las palmas pueden ser simples, pinnadas, bipinnadas, palmadas y costapalmadas.

En las palmadas, el pecíolo termina en una proyección adaxial que sobresale de la inserción con la lámina; esta proyección recibe el nombre de hástula y en ciertos casos el pecíolo forma lo que se conoce como hástula abaxial. En otros casos, este se prolonga en las hojas palmadas en la región abaxial, y constituye la denominada costa en las hojas costapalmadas; mientras que en las pinnadas la prolongación del pecíolo constituye el raquis en el que se insertan las pinnas.

Las hojas palmadas y costapalmadas, están divididas en numerosas unidades denominadas segmentos, los que generalmente se distinguen por tener una nervadura principal central. Sin embargo, los segmentos pueden mostrar un número variable de nervaduras secundarias. Estos, generalmente permanecen unidos en mayor o menor proporción y constituyen en conjunto, lo que se conoce como hoja palmada o costapalmada. El tamaño de ambas hojas es variable, puede ser muy grande con los extremos libres muy cortos,

o bien estar muy reducida y los segmentos libres casi hasta la base (Figuras 7-b y 8-c).

Las hojas pinnadas tienen un eje principal denominado raquis del cual salen las láminas parciales llamadas pinnas, aunque también se les puede denominar segmentos. Existen algunos casos, en que las hojas de las palmas se presentan como doblemente pinnadas o bipinnadas (Figura 7-a y 7-d).

Los segmentos pueden estar implantados en el mismo plano a ambos lados del raquis o colocarse en dos o más planos y constituir varias hileras de segmentos. En las palmas trepadoras, las hojas se ven modificadas para dicha función, y por tanto las pinnas apicales pierden su forma foliosa y se transforman en verdaderos ganchos.

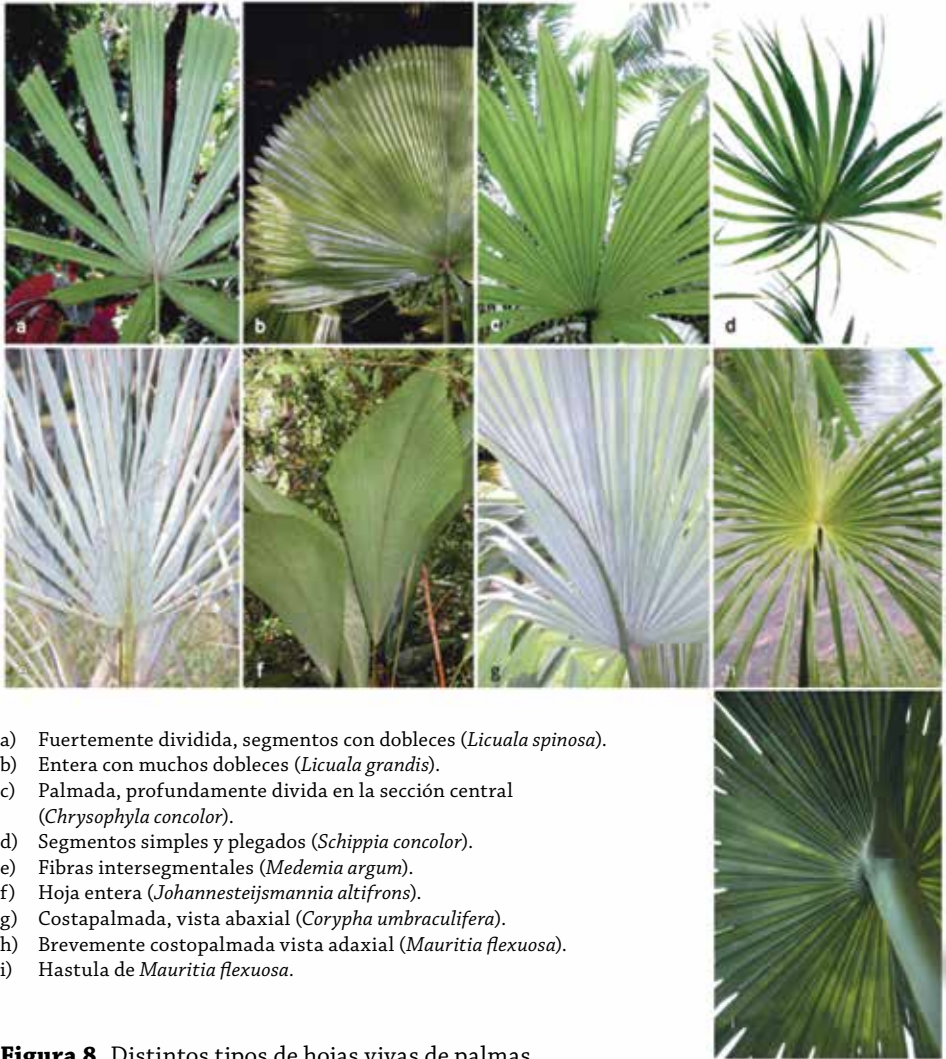
En otros casos, las pinnas apicales son sustituidas a lo largo de la sección superior del raquis transformado en una estructura parecida a un látigo por espinas opuestas en forma de flecha, con la punta en dirección al ápice del cirro. Cada una de las espinas conformando un ángulo con el eje del cirro menor de 45°. Estos atributos se presentan en la palma lianoide neotropical *Desmoncus orthacanthos* y facilitan su fijación al árbol huésped.

La hoja entera o simple de las palmas, está formada por un raquis del cual se originan numerosas venas a ambos lados de dicha estructura y que actúa como una prolongación del pecíolo soportando toda la lámina foliar. Esta puede presentar su extremo terminal bifurcado (Figuras 7-c, 8-b y 8-f).

Aunque las hojas de las palmas presentan la misma estructura básica de las angiospermas se distinguen por su gran tamaño.



J. Mijares



- a) Fuertemente dividida, segmentos con dobleces (*Licuala spinosa*).
- b) Entera con muchos dobleces (*Licuala grandis*).
- c) Palmada, profundamente divide en la sección central (*Chrysophylla concolor*).
- d) Segmentos simples y plegados (*Schippia concolor*).
- e) Fibras intersegmentales (*Medemia argum*).
- f) Hoja entera (*Johannesteijsmannia altifrons*).
- g) Costapalmada, vista abaxial (*Corypha umbraculifera*).
- h) Brevemente costopalmada vista adaxial (*Mauritia flexuosa*).
- i) Hastula de *Mauritia flexuosa*.

**Figura 8.** Distintos tipos de hojas vivas de palmas.

Como ejemplo, el caso record de una hoja pinnada de la especie *Raphia regalis* cuya medida de longitud alcanzó los 25,11 m (Hallé 1977).

Otra distinción son las “hojas tipo lanza”, láminas jóvenes que emergen verticalmen-

te del centro de la corona foliar y que deben su denominación al parecido con las armas usadas por los caballeros de la Edad Media (Figura 8). Este tipo de hoja juvenil aun sin expandir y fuertemente plegada sobre su propio eje, es probablemente el resultado de un mecanismo adaptativo para reducir

## MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURA

la absorción de energía solar y minimizar la pérdida de agua por transpiración.

En los últimos años otra hipótesis plantea que el hecho que las hojas aun inmaduras de las palmas se encuentren dobladas o enrolladas en la hoja tipo lanza, constituye un mecanismo adaptativo, que evita o disminuye la presión por herbivoría ejercida por distintos tipos de insectos. Se ha comprobado que en este estado son más rígidas y duras que cualquier hoja de las dicotiledóneas. Asimismo, el hecho de tener una hoja plegada o enrollada hasta una etapa tardía de su desarrollo, implica un “costo de oportunidad” en la pérdida de productos orgánicos asociados a la fotosíntesis, ya que esta es mínima mientras se mantenga en esa forma.

Sin embargo, el valor adaptativo de mantener las hojas juveniles o inmaduras enrolladas en una hoja tipo lanza, reduce considerablemente la presión de herbivoría por los invertebrados. La combinación de la mayor rigidez de la hoja debido al mayor contenido de fibras por área y la resistencia a la penetración de una barra delgada metálica o al corte con una tijera, son dos formas de medir la resistencia a la fractura, y su valor es expresado en joules  $J. m^{-2}$ .

El valor medio de la resistencia a la fractura de hojas juveniles y maduras tanto de palmas como de dicotiledóneas medidas con un penetrómetro en un bosque húmedo de Panamá fue de  $1270 J.m^{-2}$  para un conjunto de especies de palmas y de  $418 J.m^{-2}$  para las especies arbóreas dicotiledóneas (Grubb y Jackson 2007, Grubb *et al.* 2008, Domany *et al.* 2008).

En *Mauritia flexuosa*, la hoja juvenil enrollada en una hoja tipo lanza se expan-

de dentro de la corona foliar en 105 días (González-B. 2009). En esta etapa, la hoja juvenil presenta una mayor dureza y rigidez si se compara con una de dicotiledónea en el mismo estadio, dado el mayor contenido de fibras por área. Ambos atributos se consideran adaptaciones contra el ataque de los insectos.

En esta especie el número de hojas presentes en la corona foliar se mantiene constante mediante un proceso de recambio relativamente lento. Una vez que la hoja tipo lanza se expande en *Mauritia flexuosa* dura unos 2 años, 5 meses y 8 días hasta que pasa al compartimiento de hojas semi-senescentes en la sección inferior de la corona foliar (González-B. 2009), de modo tal que resulta vital para la palmas poder conservar por mayor tiempo su reducido número de hojas en el tope del tallo. *Mauritia flexuosa* solo mantiene en su copa un promedio de 16 hojas.

El desarrollo foliar de las palmas también es único. Todas las hojas de las distintas especies de esta familia Arecaceae son originalmente simples y se disponen plegadas o dobladas tanto en la yema foliar como en la hoja tipo lanza. Una vez que esta última comienza a expandirse pasa gradualmente a conformar la hoja palmada, costapalmada, pinnada o bipinnada, de acuerdo al genotipo de cada especie.

En la morfogénesis secundaria durante la expansión foliar de la hoja tipo lanza y de la costapalmada, como en *Mauritia flexuosa*, las divisiones que se producen en la lámina son solo parciales y se denominan segmentos. Por su parte las pinnadas y bipinnadas, no se consideran hojas verdaderamente compuestas, pues las pinnas o segmentos se originan por



J. Mijares

fragmentación secundaria de la lámina foliar y no de los meristemas, como ocurre en las verdaderas hojas compuestas.

Los folíolos de las hojas induplicadas tienen forma de “V” en sección transversal (Figura 7-f). Ejemplo de este tipo de hoja se presentan en *Sabal mauritiformis* mientras que las de forma de abanico o costapalmada tienen su ejemplo en *Mauritia flexuosa*. Los dobles y segmentos que se observan en su lámina, se asocian al tipo de las reduplicadas que parecen una “V” invertida (Figura 7-e). Este carácter se emplea en la identificación de las palmas y es constante en las distintas especies de un mismo género.

A pesar de su apariencia y como ya se ha mencionado, las hojas de todas las palmas son originalmente simples. Los lóbulos profundos en las hojas palmadas y los folíolos en las hojas aparentemente compuestas, son el resultado de un proceso de muerte celular en las áreas de la lámina foliar, que se dividirá en folíolos o pinnas durante la expansión de la hoja tipo lanza en el centro de la corona foliar. Sin embargo, un estudio reciente y detallado realizado con distintas especies de *Chamaedorea*, mostró que se trata de un proceso de abscisión (Nowak *et al.* 2007, 2008) ya que nada se desprende de los segmentos o folíolos de las hojas una vez que estos se separan de la lámina simple original.

El proceso de conformación de los segmentos o folíolos en las grandes hojas megáfilas de las palmas, comienza con un adelgazamiento de la zona potencial de incisión hasta que finalmente ocurre la separación. El tejido de esta zona de separación, actúa como protector del resto de la lámina foliar (un segmento o folíolo de las hojas cos-

tapalmadas, o las pinas de las pinnadas) se lignifica, se suberiza o se recubre con una cutícula desarrollada tras la incisión.

## La inflorescencia de las palmas

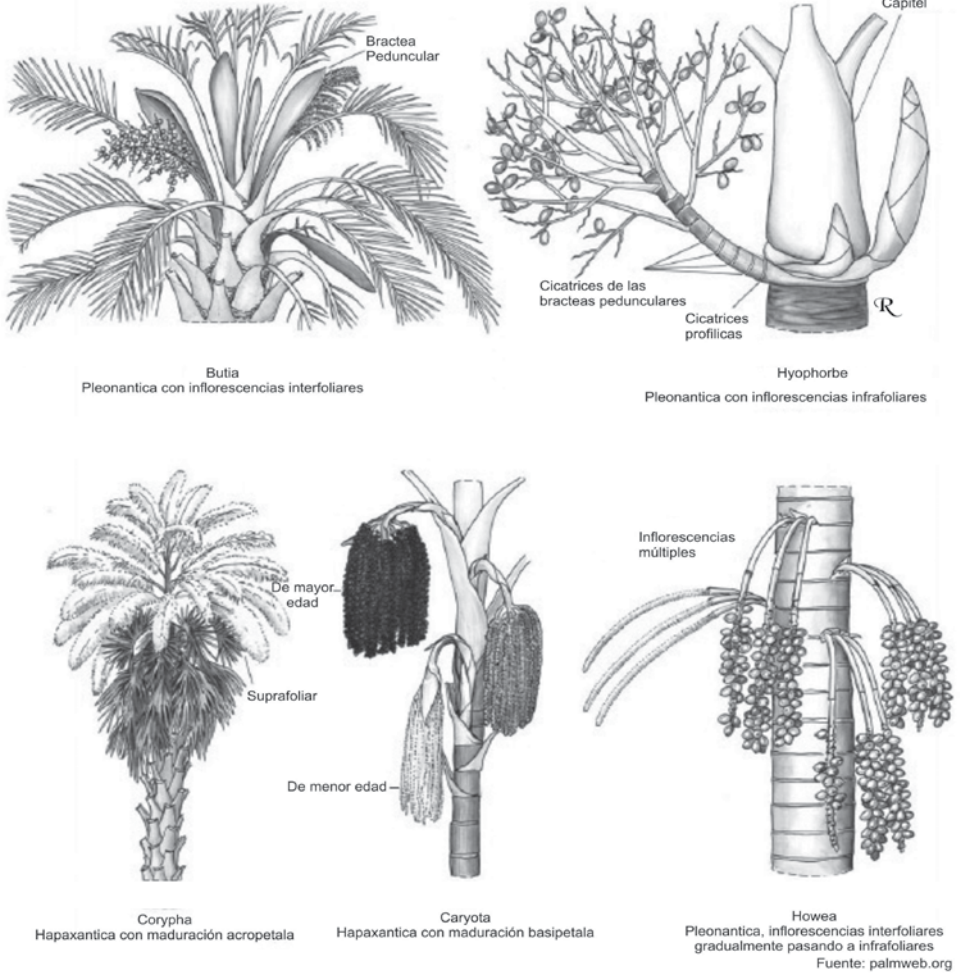
Las inflorescencias pueden ubicarse especialmente por debajo de las hojas (infrafoliares), salir entre las hojas (interfoliares) o por encima de las hojas (suprafoliares) (Figura 9). Los dos primeros casos, son característicos de las palmas policárpicas o pleonánticas, es decir de aquellas que florecen y fructifican por muchos años, mientras que las palmas con inflorescencia suprafoliar son monocárpicas o hapaxánticas y solo florecen y fructifican una vez en todo su ciclo de vida.

Las inflorescencias rara vez se presentan sin ramificar, como las denominadas simples constituida por una sola espiga (espigada). Es más común observar diversos grados de ramificación denominadas inflorescencias paniculadas (Figura 10). Las últimas ramas de la inflorescencia, en las cuales se insertan las flores, reciben el nombre de raquillas (Figura 10). Existen palmas hermafroditas, en cuyas inflorescencias se encuentran flores bisexuales; otras son polígamas porque en algunas inflorescencias se presentan raquillas con flores bisexuales, mientras que otras solo presentan flores unisexuales en el mismo individuo, como en *Chamaerops humilis* (Figura 11-3).

También hay palmas monoicas, en cuyas inflorescencias se encuentran flores unisexuales, tanto masculinas como femeninas, como en las palmas *Cocos nucifera* y *Caryota urens* (Figuras 11-1 y 11-2), y las denominadas palmas dioicas, cuyas inflorescencias tienen flores masculinas o



MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURA

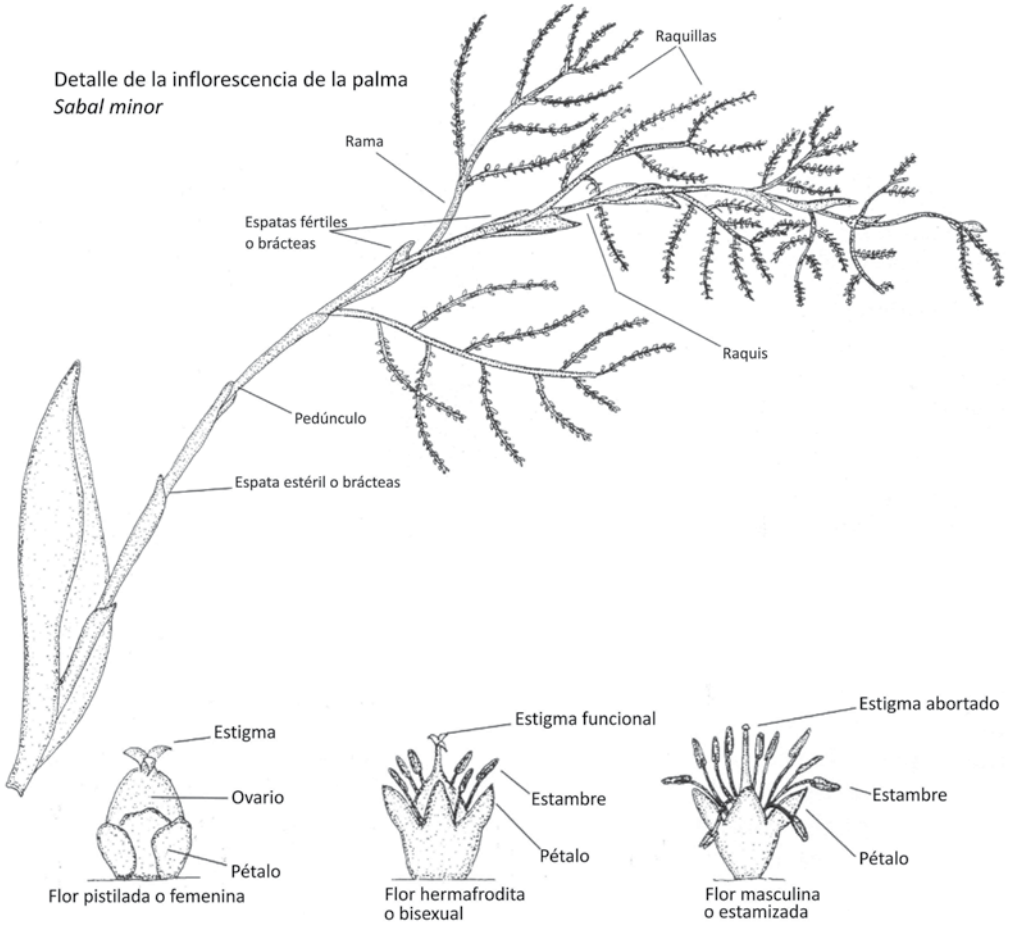


Dibujadas por Marion Ruff Sheehan

**Figura 9.** Tipo de disposición de las inflorescencias en las palmas. Fuente: Dransfield *et al.* (2008).



J. Mijares



**Figura 10.** Detalles de la inflorescencia de una palma. Fuente: Jones (1994).

## MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURA



**Figura 11.** Inflorescencias en las palmas. 1) Inflorescencia de la palma *Caryota urens*. Las inflorescencias son monoicas y la maduración de las inflorescencias es basipétala. 2) Inflorescencias de la palma *Cocus nucifera* con inflorescencias masculinas y femeninas (monoicas). Se indica el sexo de las flores. 3) Inflorescencia de la palma *Chamaerops humilis*, la cual es polígama–dioica. Las inflorescencias son hermafroditas y tienen las masculinas y femeninas separadas en distintos individuos.



J. Mijares

femeninas en distintos individuos como en *Mauritia flexuosa*. (González-B. 1987, 2007a). Las inflorescencias siempre están asociadas a una o varias brácteas con características diversas.

Cuando existe una sola bráctea, ésta generalmente envuelve a toda la inflorescencia durante su desarrollo, para abrirse posteriormente y dejar expuesta a la inflorescencia madura. Esta bráctea puede ser caediza o no, y su textura puede ser incluso leñosa. Cuando tiene varias brácteas, algunas se presentan en el pedúnculo de la inflorescencia, otras en las ramas secundarias y las restantes se asocian a las flores. La función de las brácteas es proteger a las inflorescencias inmaduras, para luego en el periodo de floración, abrirse longitudinalmente exponiendo la inflorescencia al medio exterior.

Las flores son generalmente pequeñas y poco llamativas, bisexuales o unisexuales; en este último caso, las masculinas y femeninas pueden ser semejantes o diferentes en forma y tamaño. Sin embargo, el efecto masivo que en su conjunto crean miles de flores amarillas en muchos casos en la inflorescencia, las hace visibles a los insectos. Durante la floración, adicionalmente algunas especies de palmas mediante el mecanismo de termogénesis liberan sustancias volátiles orgánicas que actúan como señales olfativas que complementan el color masivo de las inflorescencias para atraer a sus potenciales polinizadores. (Ervik y Barfod 1999, Barford *et al.* 2011). Las flores presentan arreglos variables en la raquilla; las hay pediceladas, sésiles y hundidas, a veces solitarias en la raquilla o agrupadas en diversas formas. El perianto tiene una serie o dos con cáliz y corola bien diferenciados. El número de partes es variable pero el básico es de tres sépalos y

tres pétalos; los cuales constituyen hojas modificadas que rodean los órganos reproductivos. El arreglo del perianto puede ser imbricado o valvado.

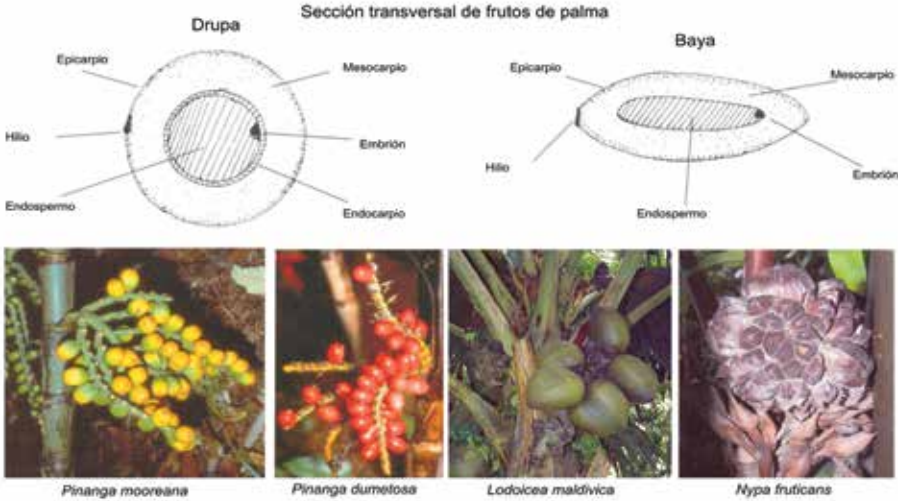
Si bien seis es el número más común de estambres, no es raro encontrar flores con tres o con más de seis; las anteras son basifijas o dorsifijas; en las flores femeninas pueden o no existir estaminodios. El gineceo es apocárpico o sincárpico con un número variable de lóculos, normalmente con un óvulo por lóculo. En ocasiones se presenta un solo lóculo por oclusión de los otros, en estos casos, sólo un óvulo es fértil. Las flores masculinas pueden o no presentar pistilodios (Dransfield *et al.* 2008).

### **Infrutescencias y frutos de las palmas**

Los frutos son variados en forma y tamaño (Figura 12). Desde muy pequeños, menores de 5 mm hasta de 30 cm de diámetro y más de 20 kilos de peso, como en el caso de *Lodoicea maldivica*. Estos pueden ser simples o agregados. La mayoría son carnosos y de dos tipos; bayas y drupas, aunque en algunos casos pueden ser más o menos secos como el de *Nypa fruticans*. Ejemplos de frutos de palmas tipo baya son los de las especies *Pinanga mooreana* y *P. dumetosa* mientras que los tipos drupa, corresponden a *Lodoicea maldivica* y *Mauritia flexuosa*. El epicarpio es comúnmente liso, aunque puede presentar modificaciones tales como pelos, espinas, ciertos tipos de verrugas o escamas que se superponen entre sí como en los frutos de *Mauritia flexuosa*.

El mesocarpio, aun en frutos carnosos, presenta fibras, esclereidas y cristales en mayor o menor proporción. En los frutos secos, el mesocarpio es de hecho muy

## MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURA



**Figura 12.** Tipos de frutos en palmas. Fuente: Jones (1984), Dransfield *et al.* (2008).

fibroso permitiéndole flotar. El endocarpio envuelve a la semilla, es variable en color, grosor y dureza, su cubierta es lisa u ornamentada; en algunas palmas, presenta poros de germinación que son adelgazamientos de la pared y generalmente están opuestos al embrión; en las palmas *Cocosoides* es característica la presencia de tres poros.

En algunos frutos, los pétalos y los sépalos, persisten en la base y en ciertos casos llegan a ser acrescentes. Es frecuente observar también los restos del estigma o remanente estigmático, que puede tener una posición apical, lateral o basal. Las semillas, al igual que el fruto, son variables en forma y tamaño. La testa puede ser delgada o gruesa y está recubierta por el endocarpio.

La mayor parte de la semilla está ocupada por el endospermo, que generalmente es blanco, duro, rico en aceites, así como en almidón y otros carbohidratos. Este endospermo puede ser uniforme, denominándose homogéneo: plano o liso. Algunas palmas, como la de coco, tienen un endospermo homogéneo hacia el exterior, pero líquido en el centro; en otros casos, el centro es hueco. El embrión en las palmas es muy pequeño, único y cilíndrico, se ubica en pequeñas cavidades, en posición basal, lateral o apical. La germinación se inicia en períodos que van de unas cuantas semanas hasta más de nueve meses (Figura 12).

Las referencias bibliográficas se anexan al final del Capítulo 3.



## 2. Clasificación filogenética de las palmas

**Valois González-B.**

Las ideas centrales de la evolución consideran que la vida ha cambiado a lo largo del tiempo y que especies distintas tienen antepasados comunes. La evolución biológica, es descendencia con modificación. Esta definición incluye la evolución a pequeña escala, los cambios en la frecuencia genética de una población entre una generación y la siguiente, así como la evolución a gran escala de la descendencia de especies diferentes, a partir de un antepasado común pasadas muchas generaciones. La evolución permite entender la historia de la vida.

El proceso de evolución produce un patrón de relaciones entre las especies. A medida que los linajes evolucionan y se dividen, se heredan las modificaciones y sus caminos evolutivos se separan. Esto determina una estructura ramificada de relaciones evolutivas.

Mediante el estudio de las características heredadas de las especies y otras pruebas históricas, se pueden reconstruir las relaciones evolutivas y representarlas en un árbol genealógico llamado filogenia.

Entender una filogenia es muy parecido a leer un árbol genealógico. La raíz del árbol representa el linaje ancestral y los extremos de las ramas, los descendientes de un antepasado. Al moverse desde la raíz hacia los extremos, se avanza en el tiempo. Cuando un linaje se divide (especiación, generalmente por mutaciones que confieren nuevos caracteres adaptativos), se representa como una nueva rama en el árbol filogenético.

Cuando hay un suceso de especiación, un único linaje ancestral da lugar a dos o más linajes descendientes. Las filogenias siguen la pista a los patrones de ascendencia compartidos por los linajes. Cada linaje tiene una parte de historia única y otras que son compartidas con otros linajes. De igual forma, cada linaje o clado tiene antepasados únicos y antepasados compartidos con otros cladros (Judd *et al.* 2007, Simpson 2010).

En las últimas décadas ha ocurrido una revolución en la sistemática biológica. Los trabajos de Moore (1973) y Moore y Uhl (1982) representan un primer intento de

## CLASIFICACIÓN FILOGENÉTICA

construir un sistema de clasificación de la familia *Arecaceae* o *Palmae* que refleje las relaciones evolutivas entre los 15 grandes grupos propuestos por Moore (1973) y los géneros asociados. Los grupos se propusieron como hipótesis de las potenciales interrelaciones dentro de los géneros de cada uno de estos.

El arreglo y la ubicación de los géneros en dichos grupos, se hizo sobre la base de caracteres morfológicos y anatómicos considerados como primitivos y su posterior transformación en el transcurso de la evolución, a caracteres derivados.

Originalmente, se presentaron y discutieron como criterios para establecer la especialización o evolución que han experimentados a lo largo del tiempo, estos 15 grupos taxonómicos de palmas propuestos por Moore (1973). Actualmente los 15 grupos originales e informales propuestos por el citado autor, han sido reducidos a cinco subfamilias: *Calamoidae*, *Nypoideae*, *Coryphoideae*, *Ceroxyloideae* y *Arecoideae*.

Por otra parte, hoy en día se cuenta para establecer las relaciones evolutivas entre las cinco subfamilias de las *Arecaceae*, con el sistema de Análisis Filogenético de las Angiospermas APG III. Así como con sus dos versiones anteriores, este nuevo análisis emplea datos moleculares; secuencias del ADN del núcleo celular, de la mitocondria y del cloroplasto para efectos filogenéticos. Intenta, con los datos obtenidos de la genética molecular, ordenar la diversidad de las angiospermas recuperando la evidencia de una serie de eventos únicos, en la historia evolutiva de este grupo de plantas.

A través de la filogenia, puede comenzar a entenderse la diversificación y las regularidades en los patrones de la evolución,

así como sugerir cambios evolutivos individuales dentro de un clado. Así se descubrieron relaciones entre las angiospermas, que obligaron a descartar muchas hipótesis evolutivas ampliamente aceptadas.

En vista de que el árbol obtenido en anteriores análisis filogenéticos, mostraba relaciones entre grupos de plantas muy diferentes a lo hipotetizado previamente, los botánicos se vieron obligados a rehacer drásticamente la clasificación de las plantas. El esfuerzo conjunto derivó en las publicaciones firmadas por el numeroso equipo de investigadores en los tres sucesivos APG, el último de los cuales (APG III) se publicó en el 2009, ordenando y agrupando así a las angiospermas en 415 familias, la mayor parte de las cuales se incluyen en alguno de los 59 órdenes aceptados por este sistema. Órdenes que a su vez se distribuyen en clados.

Cada publicación del APG, constituye una caracterización y ordenamiento de todos los órdenes y familias de las angiospermas existentes según su filogenia. Este sistema está diseñado para ayudar en la comprensión y la enseñanza de su filogenia, sobre la base del conocimiento que se tenga de los principales clados y de las relaciones dentro y entre cada uno de ellos, de acuerdo a los nuevos datos moleculares obtenidos mediante el análisis de las secuencias del ADN del núcleo celular, la mitocondria y el cloroplasto de un nuevo conjunto de especies de angiospermas que se sospechen emparentadas. Por lo tanto, aun no existe una publicación definitiva del APG, pues continúan los descubrimientos sobre este tópico de la evolución de las angiospermas.

Así pues, el árbol filogenético de las angiospermas no cuenta todavía con el consenso total de los especialistas, pues aún quedan



K. González

nodos sin posicionamiento evidente en el árbol. De modo que el sistema de clasificación basado en APG III (2009), sigue su desarrollo y es revisado periódicamente. No es entonces el sistema de clasificación definitivo de las angiospermas, sino su mejor y más reciente aproximación.

Los avances que se hacen del análisis y la clasificación filogenética de las angiospermas se actualizan y se publican en la página web del APG III [www.mobot.org/mobot/research/apweb/](http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/), mantenida por Peter Stevens, uno de los coautores de APG III.

Como aspecto particular, cabe resaltar que este sistema sólo abarca las categorías taxonómicas entre especie y orden, dejando sin categorizar los taxones superiores. A los cuales se les denomina con nombres informales (no sujetos a las normas del Código Internacional de Nomenclatura Botánica), por lo que resulta más apropiado llamarlos clados en lugar de taxones como en el caso del clado “Commelinídas”, un grupo jerárquicamente superior al de orden, que agrupa a su vez a los órdenes: Arecales, Zingiberales, Commelinales y Poales, y a la familia Dasygongaceae.

Este clado constituye un grupo monofilético bien establecido tanto por caracteres morfológicos como por los análisis moleculares de ADN y tiene la particularidad que dentro de sus cuatro órdenes está presente el denominado Arecales, con su única familia *Arecaceae* que representan a las palmas. Los otros tres órdenes son los que filogenéticamente constituyen con las diferentes familias de las monocotiledóneas que las componen, los más emparentados con las palmas.

Las palmas con sus 183 géneros y cerca de 2400 especies son monocotiledóneas de

la familia *Arecaceae*, la cual se considera monofilética y reconocida como tal, en el sistema moderno de clasificación APG III (2009), que intenta clasificar a las Angiospermas sobre la base de métodos clásticos, la genética y el denominado reloj molecular.

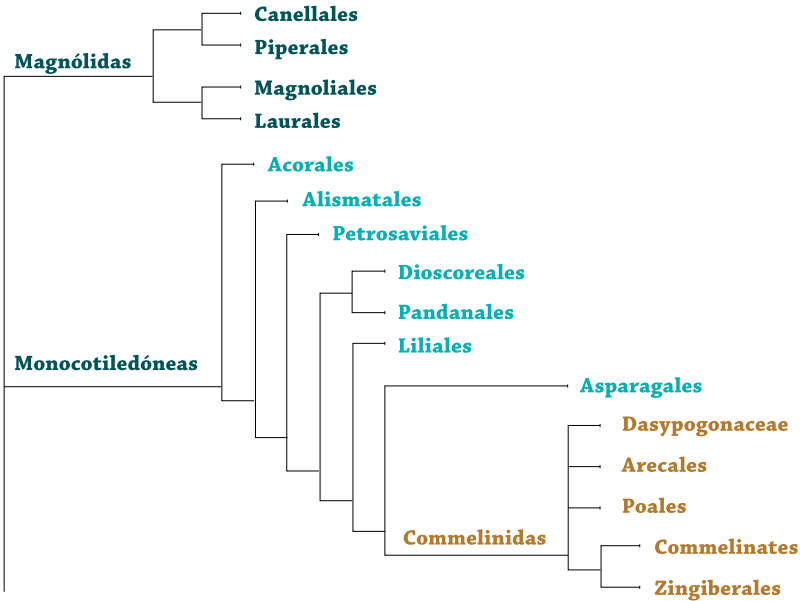
El reloj molecular puede definirse como el conjunto de cambios en la secuencia de los aminoácidos de las proteínas del núcleo celular, de las mitocondrias o de los cloroplastos que tienen lugar durante la evolución y especiación. A partir de estos cambios se pueden deducir los nudos y las ramificaciones de los grupos taxonómicos de las angiospermas o de cualquier otro grupo de seres vivos.

Los avances recientes en la filogenética molecular, están evidentemente asociados a la mayor velocidad de cálculo que proveen las computadoras modernas y por tanto a la facilidad con que se puede generar información a partir de mayores secuencias de ADN. Los análisis filogenéticos, pueden llevarse a cabo con distintos tipos de dato incluyendo los morfológicos, aun cuando las secuencias del ADN son los más comunes. Los datos morfológicos se usaron en más de veinte estudios de sistemática filogenética durante la década de los 80 y se emplearon en el estudio de los niveles taxonómicos más bajos de la palmas, particularmente el intragenérico.

En el sistema APG III las palmas y su familia *Arecaceae* constituyen la única del orden Arecales, que junto con la familia *Dasygongaceae* y otros tres órdenes, Zingiberales, Commelinales y Poales constituyen el clado de las *Commelinidae* en el idioma inglés o como *Commelinídas* en español (Figura 13).



## CLASIFICACIÓN FILOGENÉTICA



**Figura 13.** Cladograma donde se destaca la ubicación de las monocotiledóneas y el clado constituido por las Commelinidas donde están presentes los órdenes afines con las palmas representadas por el orden Arecales y la única familia, Arecaceae. Fuente: APG III (2009).

Las Commelinidas, constituye un clado grande dentro de las monocotiledóneas cuyas sinapomorfías o caracteres compartidos por todos sus miembros y el ancestro común, incluyen la presencia de pequeñas barras de ceras epicuticulares (cubren la cutícula de las hojas) formadas por lípidos del tipo de los ésteres alifáticos denominado del tipo *Strelitzia*. Este último, es diferente al que se acumula en las dicotiledóneas, el cual está compuesto químicamente por ésteres trifenólicos.

Otros caracteres de las Commelinidas son: 1) un tipo de polen con acumulaciones de almidón; 2) paredes celulares sin lignificar e impregnadas con compuestos ácidos fluorescentes a la luz UV (ácidos ferúlicos,

diferúlicos y cumáricos); 3) hojas con cuerpos de sílice  $\text{SiO}_2$ ; 4) estomas para o tetracíticos, 5) inflorescencias rodeadas de brácteas y 6) embriones cortos y anchos (Figura 14).

La familia Dasygongonaceae nativa de la región suroccidental de Australia, presenta como las palmas, en las especies de sus cuatro géneros formas arborescentes por crecimiento primario, hojas con disposición espiralada con vaina bien desarrollada y bases persistentes. Sin embargo, a pesar su similitud morfológica y atributos comunes que las asocian al clado de las Commelinidas, las especies de las Dasygongonaceae no comparten atributos con las especies de las Arecaceae en las secuencias

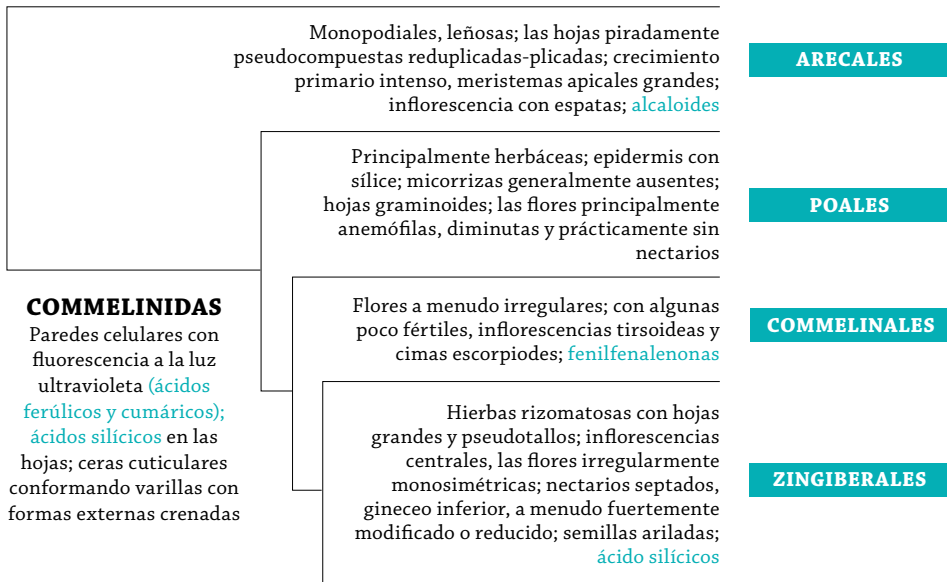


K. González

de nucleótidos del ADN nuclear, mitocondrial y de los cloroplastos. Aun hasta enero del 2011, la familia Dasypogonaceae no se había podido asignar a ninguno de los cuatro órdenes del citado clado. En la figura 13, se presentan las Commelinidas. Este clado pertenece a las monocotiledóneas que representa uno de los cuatro grandes grupos de las angiospermas según el sistema APG III. Los otros tres están representados por las magnólicas, las angiospermas basales y las eudicotiledóneas.

En el diagrama de agrupamiento de las figuras 13 y 14, se muestran los dos primeros grupos citados donde el clado representado por las Commelinidas, forma parte del gran grupo de las monocotiledóneas.

Los órdenes que forman parte del clado de las Commelinidas son: Arecales, Poales, Commelinales y Zingiberales al cual se le asocia en uno de los extremos del dendrograma la familia Dasypogonaceae, en esta, sus especies presentan un aspecto externo parecido a las palmas aunque no a nivel de los atributos moleculares que actualmente se utilizan a nivel molecular, sin embargo guardan una relación más afín con el clado de las Commelinidas que con los otros siete clados de las monocotiledóneas. Estas incluyen distintas familias y comparten toda una serie de atributos que ya fueron citados como por ejemplo presencia en todos sus miembros de paredes celulares sin lignificar e impregnadas con compuestos ácidos fluorescentes a la luz UV (ácidos ferúlicos, diferúlicos y cumáricos).



**Figura 14.** Principales atributos del clado Commelinidas y sus cuatro órdenes.

## CLASIFICACIÓN FILOGENÉTICA

A modo de ejemplo se presenta en la figura 15, una especie de la familia Dasypogonaceae (*Kingia australis*), cuyo atributos externos se parecen al menos superficialmente a las palmas, por poseer troncos monopódicos con hojas en el ápice de tallo dispuestas en espiral, con vaina bien desarrollada y bases persistentes después de la muerte de la hojas.

En la figura citada, se presenta un representante a nivel de especie cada una de la cuatro órdenes del clado de las monocotiledoneas donde destaca el orden Arecales con su única familia Arecaceae representada por la palma arborescente y monopódica *Mauritia flexuosa* y la especie leñosa de las monocotiledóneas representada por *Kingia australis* de la familia Dasypogonaceae, la cual es

endémica de suroeste semidesértico de Australia.

De los otros tres órdenes del clado de las Commelinidas, del orden Poales, se muestra como ejemplo, a la especie con forma de crecimiento graminoide capaz de reproducirse por rizomas y con cierta tolerancia a la salinidad, *Typha domingensis* la cual pertenece a la familia Typhaceae, mientras que del orden Commelinales, se indica como ejemplo, a la especie típica de los altiplanos cuarcíticos de la Guayana Venezolana *Stegolepis guianensis* y finalmente el orden Zingiberales, está representado por una especie que suele ser confundida con una palma, *Ravenala madagascariensis*, comúnmente llamada palma del viajero aunque realmente pertenece a la familia Zingiberaceae.



**Figura 15.** Especies asociadas a la familia Dasypogonaceae y los cuatro órdenes que en su conjunto constituyen el clado de las Commelinidas.



K. González

En la actualidad, los numerosos trabajos realizados con las distintas subfamilias de las Arecaceae y con miembros de toda la familia, han demostrado que las palmas conforman un grupo monofilético. Antiguamente, cuando aun no se utilizaba como herramienta para la taxonomía la genética molecular y la cladística, Cronquist (1988), con las tendencias evolutivas basadas solo en datos morfológicos, relacionó a las palmas con familias como las Araceae, Cyclanthaceae y Pandanaceae.

Sin embargo los avances aportados por las distintas versiones del grupo filogenético de las angiospermas (APG1, APG2 y APG3), ha establecido que la familia Arecaceae y su orden Arecales, se relaciona con los otros tres órdenes Zingiberales, Poales, Commelinales y la familia Dasypogonaceae, los cuales constituyen el clado de las Commelinidas. Sin embargo hasta el año 2009, fecha de la última revisión del sistema filogenético APG, el APG III aun no ha sido precisada la ubicación de la familia Dasypogonaceae en uno de los cuatro órdenes de las Commelinidas, aunque en apariencia externa se asemeja más a las que componen el Arecales con su única familia Arecaceae.

### Un atributo único

A pesar de que la familia Arecaceae posee un conjunto de caracteres bien definidos, la mayoría son compartidos por otras monocotiledóneas. El único atributo asociado exclusivamente a las palmas, es el desarrollo de las hojas nuevas en la yema foliar. Las palmas mantienen un número relativamente constante de hojas megáfilas en la corona foliar asociado a su crecimiento continuo. Estas hojas presentes en la corona, se hallan preformadas en los te-

jididos bien protegidos del ápice del tallo. En la medida en que una hoja tipo lanza comienza a desplegarse en el centro de la corona foliar, inicia su crecimiento por encima de la base de la sección superior del tallo, una nueva hoja juvenil tipo lanza que se expande, al tiempo que la última, tanto en edad como en su posición inferior relativa dentro de la corona foliar, comienza a senecer hasta desprenderse del tallo. De este modo el número total de hojas se mantiene constante en la corona foliar de las palmas.

### Las tendencias evolutivas

Las denominadas principales tendencias evolutivas de las palmas fueron caracterizadas por Moore (1973) y con mayor detalle por Moore y Uhl (1982). Aunque carecían de una base cladística formal, se basaron en extensos análisis comparativos entre los grupos y géneros, así como con el resto de monocotiledóneas. Los modernos enfoques filogenéticos han cuestionado las principales tendencias evolutivas propuestas por ambos autores, aunque sus afirmaciones basadas en caracteres morfológicos y anatómicos, aun constituyen una importante síntesis de información y un valioso estímulo para proponer nuevas hipótesis. Dichos trabajos, fueron una importante contribución al enfoque y la clasificación de la primera edición de la monumental obra de 610 páginas del *Genera Palmarum* (Uhl y Dransfield 1987).

Las primeras tendencias en cuanto al análisis filogenético de grupos de palmas, corresponden a Henderson (1990) y Zona (1990), en una década de escasas publicaciones con este enfoque (Barford 1991, Evans 1995, Salzman y Judd 1995 y Uhl *et al.* 1995). En 1999 el número de trabajos sobre filogenia de las palmas aumentó

## CLASIFICACIÓN FILOGENÉTICA

considerablemente, con la publicación de los 14 trabajos presentados en el Jardín Botánico de Nueva York en 1997 durante la conferencia titulada “La evolución, variación y clasificación de las palmas” (Henderson, Borchsenius *et al.* 1999).

Los primeros trabajos sobre la filogenia de las palmas se basaron en caracteres morfológicos. El nuevo enfoque molecular, se inició con el trabajo de Uhl *et al.* (1995) quienes hicieron un estudio comprensivo de la familia basado en el uso de una sección del ADN de los cloroplastos denominado análisis de la longitud de los fragmentos de restricción polimórfica (RFLP) del ADN del cloroplasto (cpADN). La primera secuencia filogenética basada en el ADN fue publicada unos pocos años más tarde por Baker *et al.* (1999).

Esta publicación, dio inicio a un conjunto de investigaciones sobre los niveles superiores de la clasificación de las palmas como es el caso de las subfamilias y tribus (Asmussen *et al.* 2000, Asmussen y Chase 2001, Asmussen *et al.* 2006). En estos últimos años se han completado más de treinta estudios de filogenética molecular y cada uno ha contribuido en cierta medida al avance del conocimiento sobre la sistemática de la familia Arecaceae. Todos tienden a indicar que las palmas conforman un grupo natural o monofilético, que ha sido subdividido con base a los trabajos más recientes (Asmussen *et al.* 2006) en cinco subfamilias: Calamoideae, Nyppoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae y Arecoideae (Figura 16).

Asmussen *et al.* (2006) también ha establecido que la subfamilia Ceroxyloideae y Arecoideae son hermanas y juntas forman a su vez un grupo hermano con la

Coryphoideae. Así mismo, la subfamilia Coryphoideae está directamente emparentada con las ya citadas, mientras que la Nyppoideae lo está a su vez con las tres mencionadas. Estas relaciones se pueden apreciar detallando el cladograma de la figura 16.

### Distribución geográfica de las subfamilias

Se puede inferir de dicho cladograma, que la subfamilia más antigua y primitiva es la Calamoideae, a la cual pertenece la palma *Mauritia flexuosa*. Esta a su vez es hermana de las otras cuatro subfamilias de las Arecaceae. De acuerdo con esto, la filogenia de las palmas se basa en la rama que conecta la Calamoideae con el resto de las otras cuatro subfamilias.

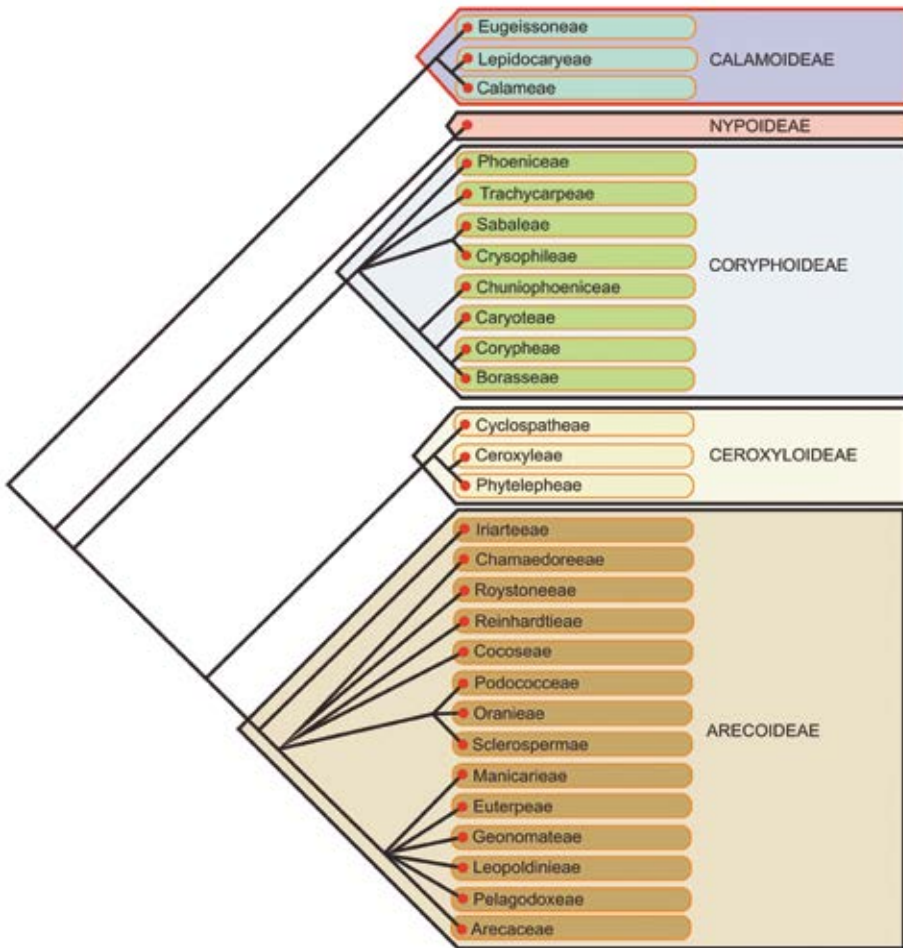
La subfamilia Calamoideae, ha sido estudiada tanto con datos morfológicos como filogenéticos, estos últimos, se basan en la determinación de la secuencia de los nucleótidos en el DNA tanto de los plastidios como del núcleo (Baker *et al.* 1999, 2000a, 2000b). Actualmente y sobre la base de estos trabajos, la subfamilia Calamoideae se ha dividido en tres tribus: Eugeissoneae, Lepidocaryeae y Calameae. Las dos últimas se subdividen a su vez en tres y seis subtribus respectivamente.

La mayoría de las evidencias indican que la tribu Eugeissoneae es hermana del clado conformado por las tribus Lepidocaryeae y Calameae.

La tribu Lepidocaryeae a su vez se divide a su vez en tres subtribus: Ancistrophyllinae, Raphiinae y Mauritiinae. La subtribu Ancistrophyllinae está representada en la sección del trópico húmedo de África por dos géneros y sus especies. La



K. González



**Figura 16.** Cladograma con la ubicación de las cinco subfamilias de las palmas de acuerdo a la filogenética molecular. Fuente: Dransfield *et al.* (2008).

subtribu Raphiinae está constituida por un solo género con 20 especies, la mayoría distribuidas en África, y con otra especie; *Raphia taedigera* compartida entre la costa occidental de África Tropical, América Central y la zona costera del Brasil.

La subtribu Mauritiinae, está compuesta por tres géneros: *Mauritia*, *Mauritiella* y *Lepidocaryum*. Esta y sus especies, son endémicas de la cuenca amazónica y del Orinoco. El género *Mauritia* presenta solo dos especies: *Mauritia carana* y *Mauritia*

## CLASIFICACIÓN FILOGENÉTICA

*flexuosa*. La primera es una palma cespitosa con tallos de 10 a 15 m, restringida a la sección oriental de la Amazonia, asociada a ríos de aguas negras y arenas blancas. Esta especie se distribuye en la región amazónica de Colombia, Venezuela, Perú y Brasil. La especie *Mauritia flexuosa* se distribuye en toda la cuenca amazónica y del Orinoco y se extiende hasta la isla de Trinidad en su sección oriental; puede llegar a tener hasta 25 m de alto, es solitaria y suele conformar extensos palmares de pantano o morichales.

El género *Mauritiella* tiene cuatro especies: *M. macroclada*, *M. aculeata*, *M. pumila* y *M. armata*. De las cuatro mencionadas, solo dos se encuentran en la región amazónica de Venezuela y corresponden a *M. aculeata* y *M. armata*. Ambas asociadas a los planos aluviales y bordes a aguas negras y suelos de arenas blancas.

Estas cuatro especies han sido reportadas para Colombia por Galeano y Bernal (2010) mientras que *Mauritiella pumila* que se consideraba antes una forma enana de *M. armata* fue reconocida recientemente, como una especie distinta por ambos autores. Esta última especie, *M. armata*, es típica de las sabanas de arenas blancas de la región del bajo Inírida y el Alto Río Negro en Guainía, por lo que posiblemente también esté presente en Venezuela, aunque no aparezca registrada en el nuevo catálogo de la flora de Venezuela (2008), posiblemente debido a lo remoto de sus potenciales hábitats en Venezuela.

Las referencias bibliográficas se anexan al final del Capítulo 3.



### 3. Introducción a la ecología de las palmas

**Valois González-B.**

Las palmas presentan formas de crecimiento leñoso, aunque a diferencia de los árboles de las dicotiledóneas, no existe la conformación de un tejido similar a la madera por la ausencia de un cambium periférico. Por lo tanto, el carácter arborescente de las palmas lo determina únicamente la actividad de un proceso de desarrollo primario de los meristemas apicales de la raíz y el vástago o tallo. A medida que crece el tallo, la rigidez externa de la corteza viene dada por la profusión de haces vasculares y el capuchón o vaina de fibras esclerénquimáticas lignificadas que los rodea.

El espesor de las fibras individuales aumenta gradualmente con la edad de la palma, al seguir activo el proceso de deposición de lignina. Esta mayor densidad de haces vasculares, junto con el capuchón de fibras asociados en la sección externa y periférica del tallo de las palmas, le confiere una mayor rigidez. El espesor de este tejido de mayor densidad, aumenta hacia la base del tallo de la palma.

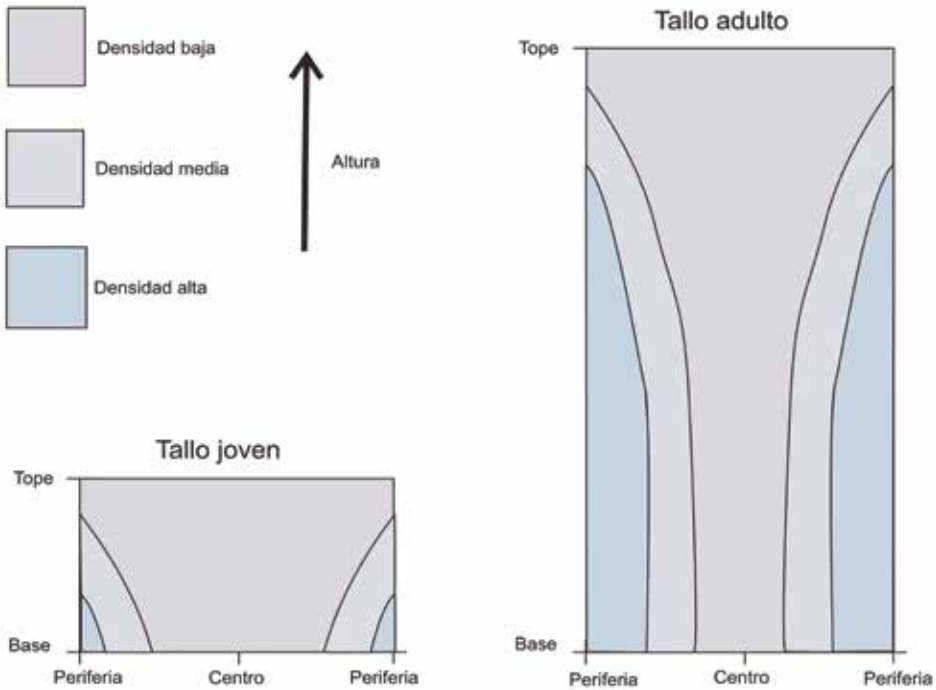
En la sección media del tallo, la densidad de haces vasculares con sus capuchones

de fibras disminuye, y es aun más baja o inexistente en la sección interna. En esta, el alargamiento de las células del parénquima cortical, determina que el tejido de la sección central del tallo se haga más lagunoso. Este tipo de “construcción” en el que la densidad de los tejidos internos del tallo disminuye tanto hacia el centro, como hacia las secciones superiores del tallo, le permite a la palma tolerar fuertes presiones laterales -como las ejercidas por los vientos huracanados- sin que se fracture total o parcialmente su tallo (Rich 1987, Tomlinson 1990, 2006) (Figura 17).

El hecho de que la mayoría de las 2400 especies de palmas crezcan en regiones naturales húmedas con lluvias anuales mayores a 2000 mm, determina el desarrollo de lo que se ha denominado gigantismo; este atributo, se refleja en las especies de palmas llamadas solitarias (un único tronco) que alcanzan entre 25 a 30 m de altura. La radiación adaptativa secundaria, mediante la cual formas de crecimiento arbóreas se han originado de ancestros herbáceos, ha ocurrido probablemente de modo independiente, en varios grupos de



## ECOLOGÍA PALMAS



**Figura 17.** Representación esquemática de la disposición espacial de la densidad de los tejidos del tallo en forma comparada entre uno joven y otro adulto. La densidad es más alta hacia la periferia y la base del tallo y puede incrementar con la edad. Fuente: Rich (1987).

monocotiledóneas como en las *Arecaceae* o *Palmae* y en las *Poaceae* como es el caso de los bambúes (Tomlinson 2006).

Aunque las palmas rara vez constituyen el estrato emergente de los bosques tropicales húmedos o lluviosos, algunas especies comparten sus coronas foliares con los individuos de las especies arbóreas de dicho estrato (30 m). Así sucede con *Astrocaryum aculeatum*, *Iriartea deltoidea* y *Attalea butyracea* en los bosques de tierra firme del Perú, así como con *Mauritia flexuosa* especie dominante de

los palmares y bosques de pantano de la cuenca amazónica (Kahn y de Granville 1992). Esta última especie es una palma heliófila y sus propágulos y juveniles no se reclutan bajo el dosel cerrado de sus propios individuos (González-B., 1987, 1999, 2007a, 2009).

Además de esta forma de crecimiento, todas las palmas de carácter leñoso presentan también formas de crecimiento lianoides bien adaptadas a los hábitats luminosos en grandes claros de los bosques. Bien en las partes más altas de estas



K. González

comunidades o en los bordes de los ríos, estas palmas leñosas emplean una estructura denominada cirros – presente en la especie *Desmoncus orthacanthos*- para la sujeción. En Venezuela, se han reportado cuatro especies del género *Desmoncus*, cinco en Colombia, mientras que en la región tropical de Suramérica el número total de especies no supera las siete, todas de tierras bajas por debajo de los 500 m s.n.m. (Galeano y Bernal 2010).

El número bajo de especies de palmas trepadoras en el Neotrópico contrasta con las 370 especies del género *Calamus* reportadas para el Sureste Asiático, las cuales son explotadas para el aprovechamiento de sus tallos flexibles (ratán). Este género, pertenece a la subfamilia Calamoideae - la más primitiva de las cinco subfamilias-. También pertenece a esta subfamilia la palma *Mauritia flexuosa* el moriche o canaguiche, aguaje, morete o palma real, como la conocen en distintos países de Suramérica.

Además de las dos formas de crecimiento citadas, existen también las palmas multicaules que pueden alcanzar los 20 m de altura compartiendo el dosel del bosque con otras especies de árboles de los bosques húmedos tropicales. Tal es el caso de *Euterpe oleracea* típica de los bosques de pantano del delta del Orinoco dominados por *Symphonia globulifera*, *Pterocarpus officinalis* y *Virola surinamensis* (González-B., 1999, 2006, 2007b, 2011).

Otras palmas, son tanto monocaules como multicaules y no superan los 10 m de altura, por tanto son tolerantes a la sombra y están presentes en los bosques tropicales lluviosos del Neotrópico. También se reconocen especies típicas del sotobosque con tallos muy delgados y de poca altura, que pueden tener formas de crecimiento mo-

nocaules o solitarias y multicaules o cespitosas. A esta última forma de crecimiento, pertenece la palma *Lepidocaryum tenue* que se propaga vegetativamente por medio de rizomas largos y subterráneos que se expanden bajo el suelo permitiéndole formar colonias extensas.

Esta palma cespitosa cuyos tallos miden de 1 a 3 m de altura y 1,5 a 3 cm de diámetro, ha sido reportada en densidades de hasta 2540 tallos por hectárea en suelos bien drenados de algunos sectores de la región Amazónica (Navarro 2009, Galeano y Bernal 2010). Es posible que esto sea un mecanismo adaptativo menos costoso desde el punto de vista energético que la producción de flores y frutos, vista su escasa producción de semillas.

El hecho de no tener un cambium lateral como los árboles de las dicotiledóneas, determina una mayor tolerancia de las palmas solitarias al fuego y al ataque de insectos.

Igualmente en las sabanas de los Cerrados brasileños -un sistema ecológico mucho más antiguo que las sabanas bien drenadas de los llanos orientales de Venezuela y Colombia-, el mayor tiempo evolutivo en un ambiente oligotrófico y periódicamente afectado por el fuego, hace que la mayor parte de las palmas hayan desarrollado tallos subterráneos como bien lo demuestran *Acrocomia hassleri*, *Allagoptera campestris*, *Syagrus loefgrenii* y *Butia leptospatha* (Dransfield et al. 2008).

En la vegetación de sabana de los Cerrados brasileños y particularmente en las conocidas como “campo limpo y campo sujo”, que son quemadas cada año, la productividad primaria es menor de 3 tn/ha/año. Las temperaturas que alcanzan los fuegos

## ECOLOGÍA PALMAS

superficiales oscilan entre 197 y 221 °C a 60 cm de altura, mientras que en el suelo, no superan los 29 o los 55 °C a 1 cm de profundidad (Miranda *et al.* 1993, 1996). Por debajo del suelo, a los 5 cm, los cambios térmicos asociados a los fuegos superficiales en las sabanas apenas se detectan y lo máximo que se ha logrado medir es un incremento de 3 °C (Coutinho 1990, Miranda *et al.* 1993).

Este hecho relacionado con la baja conductividad térmica de los suelos, determina que las palmas con tallos subterráneos estén bien adaptadas para tolerar el fuego periódico que afecta la vegetación de sabana de los cerrados brasileños.

Otro atributo importante con respecto a las palmas, es que su único meristema apical en el extremo de la sección superior del tallo, se divide y crece continuamente por lo que no existe un periodo de reposo. Tal condición, es la razón principal del mayor número de especies de palmas, así como de su mayor riqueza y diversidad por hectárea asociada a los bosques tropicales lluviosos, particularmente de Suramérica y del sureste Asiático.

En el caso del continente africano, los cambios climáticos del Pleistoceno y la acción antrópica sobre sus bosques en los últimos 12 mil años, han determinado que la sección húmeda tropical de este continente albergue el menor número de géneros y especies de palmas (Figura 1).

Debido a las limitaciones asociadas a su crecimiento primario, las palmas pasan sus primeros estadios de crecimiento del tallo en forma subterránea y dependiendo de la especie, transcurre un período denominado de “establecimiento” que puede variar de 3 a 60 años. Cuando el individuo de

la especie de palma alcanza el diámetro definitivo que tendrá en su estado adulto, generalmente por debajo de la superficie del suelo, comienza su crecimiento en altura.

Este hecho se relaciona a su vez con el peso que tiene que soportar el tallo, en relación al número total de hojas megáfilas de su corona foliar. A medida que crece en altura, el número de hojas e inflorescencias o infrutescencias, aumentan progresivamente hasta alcanzar un número relativamente constante en el tiempo con respecto al número de hojas de la corona foliar (Henderson 2002).

Aunque existen especies de palmas en las zonas áridas, su presencia solo es posible en las adyacencias de los cursos de agua o bien si sus raíces profundizan hasta el nivel freático del suelo. Asimismo, en las zonas subtropicales y templadas con inviernos suaves, el número de especies de palmas se reduce considerablemente, pues solo unas pocas toleran temperaturas por debajo del punto de congelación del agua 0°C. Este hecho puede explicar la ausencia de palmas caducifolias y en general, de un periodo definido de reposo en su crecimiento.

Así como en el tallo, las raíces no presentan crecimiento secundario y una vez que la radícula desaparece en los primeros estadios de la germinación de la semilla, se originan las denominadas raíces adventicias, que nacen en la base del tallo y se renuevan continuamente. Este hecho favorece su crecimiento *ex situ*, como es el caso por ejemplo, del trasplante de las palmas subadultas desde el vivero hasta el sitio final de establecimiento, para fines urbanos y paisajísticos. A diferencia de los árboles de las dicotiledóneas, la capacidad de producir numerosas raíces adventicias



K. González

le permite a las palmas tolerar el denominado “trauma” del trasplante (Broschat y Meerow 2000).

Existe una alta correlación entre la heterogeneidad ambiental y la riqueza de especies. En un país tropical como Colombia se espera una elevada riqueza de palmas y efectivamente es así. Los Andes se dividen allí en tres cordilleras, de las cuales la Occidental, con sus vertientes hacia el Pacífico, presenta localidades con niveles pluviométricos cercanos a los 7000 mm anuales. Además de estas tres cordilleras, Colombia tiene otro accidente orográfico, la Sierra Nevada de Santa Marta; aislada del resto de los sistemas montañosos andinos, se eleva abruptamente desde las costas del Mar Caribe hasta alcanzar una altura de 5.775 metros en sus picos nevados.

Adicionalmente, la heterogeneidad de ese país es mayor debido a la presencia de la región húmeda amazónica, que contrasta con la semiárida costera del Caribe y con las de los Llanos del Orinoco con un clima tropical y estacional y la presencia de paisajes de planicies con suelos desde periódicamente inundables y relativamente fértiles, hasta oligotróficos no inundables en la altiplanicie. Esta variedad de climas y ambientes sitúa a Colombia en una posición de riqueza de palmas por área más elevada que Brasil y Perú. El total de especies de palmas presentes en Colombia es de 231 especies y 44 géneros, también mayor que en Venezuela con sus 30 géneros y 103 especies.

## Nuevos individuos

Las palmas son polinizadas principalmente por insectos y particularmente por escarabajos (Coleoptera), abejas y avispas (Himenoptera) y moscas (Diptera) (Bor-

chsenius 1997, Ervik y Barford, 1999, Henderson 1986, Listabarth 1994, Scariot *et al.* 1991, Barford *et al.* 2011). En el caso de la palma *Mauritia flexuosa* su polinización sido descrita como cantarófila realizada por escarabajos pertenecientes a las familias Nitidulidae, Curculionidae y Cucujidae (Storti, 1993 y Ervik 1993) También los murciélagos (Chiroptera) polinizan algunas especies de palmas (Cunningham 1995).

Menos común es la polinización por el viento. Sin embargo, recientemente en los palmares de pantano o morichales presentes en los estrechos valles coluvioaluviales adyacentes a las sabanas de *Trachypogon spicatus* en el estado de Roraima en Brasil, reportan que la polinización de *Mauritia flexuosa* es de tipo anemófila, donde el viento es principal mecanismo de transporte del polen (Khorsand y Koptur, 2013).

Es posible que en hábitats abiertos como en las sabanas de Roraima, el transporte del polen por el vector viento sea más efectivo que en ambientes donde la estructura de la vegetación adyacente sea más compleja estructuralmente, como ocurre con los bosques presentes en la cuenca amazónica y en el delta del Orinoco. Los autores Khorsand y Koptur (2013), afirman que aunque las flores de la especie de palma dioica *M. flexuosa* en las sabanas adyacentes son visitadas por distintos tipos de insectos, estos no actúan como agentes polinizadores.

En el Capítulo 7 se muestra un análisis muy detallado sobre la polinización en la Orinoquia colombiana.

La dispersión de las semillas ocurre por diversos medios. Muchas especies de fau-

## ECOLOGÍA PALMAS

na, mamíferos, aves y peces, incluyen a los frutos carnosos de las palmas en su dieta. También el agua es un vehículo importante. En el Hemisferio Oriental tanto *Cocos nucifera* como *Nypa fruticans* han alcanzado una amplia distribución por efecto de la hidrocoria.

Cuando por causas antrópicas el hombre elimina a los dispersores de las palmas, los frutos de las palmas caen por gravedad y se acumulan en el suelo. Esta condición de apiñamiento reduce el éxito de dispersión de la palma, pues sus semillas quedan disponibles para ser consumidas por escarabajos (Coleoptera) de la familia Bruchidae quienes consumen el endocarpio e incluso las semillas.

En la actualidad, la mayor parte de las palmas están distribuidas en los trópicos mientras solo unas pocas especies habitan en regiones subtropicales y templadas con climas moderados. Curiosamente hasta ahora, los fósiles de palmas en zonas tropicales eran poco comunes (Harley 2006, Dransfield *et al.*, 2008). Los registros fósiles de las palmas indican que estas alcanzaron una distribución latitudinal más amplia a finales del Mesozoico y comienzos del Cenozoico, como consecuencia de un clima más cálido que el actual.

Algunos investigadores han emitido como hipótesis, que el origen de las palmas estaría asociado al Hemisferio Sur, en la región de Australasia que incluye además de Australia, Nueva Guinea, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda. Asimismo, se estima que los componentes de su nudo corona, tengan una edad aproximada de 110 millones de años (finales del periodo Aptiano) (Janssen y Bremer 2004, Bremer y Janssen 2005). Sin embargo, los registros de microfósiles más antiguos (no asignables

a niveles inferiores al de familia), provienen de la sección más baja del Cretáceo superior (Turoniano, 95 Ma) en Francia (Dransfield *et al.* 2008).

Luego de su primera aparición, las palmas experimentaron una importante radiación durante el Paleoceno-Eoceno (Harley 2006, Dransfield *et al.*, 2008), lo que coincidió con un periodo prolongado de calentamiento global.

Los estudios recientes ubican a la familia Arecaceae dentro del clado de las Commelinidas de las monocotiledóneas (Chase *et al.* 2006, Davis *et al.* 2006). Como ya se ha mencionado, la familia Arecaceae está compuesta por cinco subfamilias filogenéticamente sólidas; Calamoideae, Nypoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae y Arecoideae.

Los fósiles más antiguos reportados pertenecen a las subfamilias basales o primitivas (Nypoideae y Calamoideae). Sin embargo, el polen fosilizado, presenta una edad Maastrichtiana, mientras que el fósil más antiguo asignable por debajo del nivel de la familia, es 20 Ma más antiguo y pertenece a una subfamilia más reciente, Coryphoideae.

Navarro *et al.* (2009) aportan registros fósiles en la formación del Paleoceno Cerrejón la cual aflora en el valle del río Ranchería al norte de Colombia. Los fósiles encontrados permitieron determinar al menos cinco morfoespecies de palmas presentes en la cuenca con 60 Ma de antigüedad. Dichos autores compararon la morfología de los fósiles con las de palmas actuales y concluyen que pertenecen a tres distintos linajes de palmas. Una de ellas representante de la tribu pantropical Cocoseae, subfamilia



K. González

Arecoideae; otra al género monotípico *Nypa* y un siguiente fósil que podría pertenecer a las Calamoideae o Coryphoideae.

Los frutos fósiles y las inflorescencias, constituyen los registros más antiguos de megafósiles de estos grupos y demuestra que la divergencia de las Coccoseae tuvo su origen hace más de 60 Ma antes de lo que se había pensado. Los fósiles hallados permiten expresar el rango de expansión o contracción de elementos históricos y actuales en el Neotrópico, así como entender la evolución de los bosques tropicales lluviosos.

La comprensión de cómo la biodiversidad se ha constituido a través del tiempo, es un tópico fundamental en biología. A pesar de que los bosques tropicales lluviosos representan los biomas terrestres más diversos del planeta, el periodo de tiempo, la ubicación y los mecanismos que explican su alta riqueza de especies, aun no han sido comprendidos. Las filogenias moleculares son herramientas valiosas para explorar las respuestas a estas preguntas pero hasta ahora, la mayoría de los estudios se han enfocado en escalas de tiempo recientes. Éste hecho limita su potencial explicación en cuanto a suministrar una versión a más largo plazo, de cómo ha ocurrido la diversificación del bosque tropical lluvioso.

Los autores construyeron la primera filogenia completa a nivel de género de una familia restringida al bosque tropical lluvioso, que de acuerdo a los datos históricos se conoce desde el Cretáceo. Las palmas constituyen uno de los componentes ecológicos más importantes de los bosques tropicales lluviosos a nivel mundial y representan un grupo modelo para la investigación de la evolución de estos ecosistemas.

Se han mostrado evidencias acerca de la diversificación de los actuales linajes de

palmas. Aparentemente comenzó en la mitad del periodo Cretácico, aproximadamente 100 millones de años atrás. El bioma ancestral y el área de reconstrucción para toda la familia, confirma en gran medida, la hipótesis que las palmas se diversificaron en un ambiente muy similar a los actuales bosques tropicales lluviosos, aunque a latitudes más al norte.

Finalmente los resultados del trabajo de Couvreur *et al.* (2011), sugieren que las palmas se adaptan a un modelo de una constante diversificación (denominado el modelo de Museo o proceso de Yule) al menos hasta el Neógeno, sin ninguna evidencia de que hubiesen cambios en las tasas de diversificación aun a través de la transición Cretáceo/Paleógeno, donde ocurrieron eventos de extinción en masa.

Entre los resultados más destacados de Couvreur *et al.* (2011) se destaca el hecho de que la mayor concentración de especies de palmas está asociada principalmente a bosques tropicales lluviosos, donde se asume además, que este tipo de bosque se ha mantenido en el tiempo a partir de su origen a mediados del Cretácico en el continente denominado Laurasia. Posiblemente allí, las semillas y los frutos de las especies originales migraron tanto por vía terrestre como marina y se establecieron en las actuales regiones tropicales de Suramérica, África y el sureste asiático en donde conformaron el mismo tipo de bosque.

De acuerdo a la hipótesis de Couvreur *et al.* (2011), si estos bosques se han mantenido, aunque con variaciones en extensión desde la mitad del Cretácico hasta hoy, los autores plantean que han permanecido a una tasa constante de diversificación en contraste a lo que opinan otros autores, quienes mantienen que la riqueza de pal-

## ECOLOGÍA PALMAS

mas es consecuencia de rápidas variaciones recientes o antiguas.

A través de su historia, a partir de su conformación en la mitad del periodo Cretácico, los bosques tropicales húmedos, han sido muy dinámicos y fluctuado de manera importante en cuanto a su extensión. Sin embargo, este sistema ecológico ha persistido aún en períodos climáticamente no favorables (posiblemente en sectores terrestres cercanos al Ecuador donde el clima haya sido permanentemente húmedo).

Este hecho ha podido favorecer a los linajes más antiguos en cuanto a su sobrevivencia y contribución al aumento sostenido de la riqueza de especies de la familia Arecaceae. En contraste a otros estudios de plantas, los resultados de Couvreur *et al.* (2011) sugieren un proceso evolutivo antiguo y sostenido en el tiempo, desde tiempos antiguos y hasta el periodo del Cretáceo Medio, pudiendo haber contribuido al menos en parte, a la actual riqueza de especies de esta familia en los bosques tropicales lluviosos.

La hipótesis planteada por Couvreur *et al.* (2011) contrasta con la previamente expresada por otros autores (Janssen y Bremer 2004, Bremer y Janssen 2005), la cual plantea el origen de las familias Arecaceae en Australasia hace 110 Ma al final del piso Aptiano. Sin embargo, el registro de macrofósil más antiguo (sin asignación por debajo del nivel de familia) se encontró en la sección más baja del Cretáceo Superior (Turoniano 95 Ma en Francia). Después de esta primera aparición, las palmas experimentaron una importante radiación durante el periodo Paleoceno-Eoceno, lo que coincidió con un largo periodo de calentamiento global (Zachos *et al.* 2001, Harley 2006 y Dransfield *et al.* 2008).

Además de la fuerte interacción de las palmas con la fauna silvestre debido al aprovechamiento de sus frutos, representan también un recurso muy útil para el mantenimiento de las etnias indígenas a lo largo de su historia, particularmente en América donde aún sigue vigente la interdependencia entre las palmas y el hombre indígena.

## Bibliografía

- Asmussen C. B., W. J. Baker y J. Dransfield 2000. Phylogeny of the palm family (Arecaceae) based on rps16 intron and trnL-trnF plastid DNA sequences. Pp. 525–537. *En*: Wilson K. L. y D. A. Morrison. (Eds), Systematics and evolution of monocots. Collingwood, CSIRO Publishing, Victoria.
- Asmussen, C. B. y Chase, M. W. 2001. Coding and noncoding plastid DNA in palm family systematics. *American Journal of Botany* 88: 1103 – 1117.
- Asmussen, C. B., J. Dransfield, V. Deickmann, A. S. Barfod, J. C. Pintaud. y W. J. Baker, 2006. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: (1) 15–38.
- Barfod, A. S., M. Hagen y F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae) *Annals of Botany* 108: 1503–1516
- Baker. W. J., Asmussen C. B., Barrow S. C., Dransfield J y Hedderson T. A. 1999. A phylogenetic study of the palm family (Palmae) based on chloroplast DNA sequences from the trnL-trnF region. *Plant Systematics and Evolution* 219:111–126.
- Baker W. J., J. Dransfield, T. A. Hedderson 2000a. Phylogeny, character evolution, and a new classification of the Calamoid palms. *Systematic Botany* 25: 297–322.
- Baker W. J., T. A. Hedderson y J. Dransfield. 2000b. Molecular phylogenetics of subfamily Calamoideae (Palmae) based



K. González

- on nrDNA ITS and cpDNA rps16 intron sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14: 195–217.
- Barford, A. S., M. Hagen y F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae) *Annals of Botany*. 108: 1503–1516.
  - Borchsenius F. 1997. Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. *sodiroi* (Arecaceae) *Plant Systematics and Evolution* 208: 187–196.
  - Bremer, K. y T. Janssen. 2005. Gondwanan origin of major monocot groups inferred from dispersal – vicariance analysis. *Aliso* 22: 21 – 26.
  - Broschat, T. K y A. W. Meerow. 2000. Ornamental Palm Horticulture. University Press of Florida, Gainesville, Florida. 255 pp.
  - Chase M. W., M. F. Fay, D. S. Devey O. Maurin, N. Ronsted, Davies J. e Y. Pillon, *et al.* 2006. Multigene analyses of monocot relationships: A summary. *Aliso* 22: 63–75
  - Coutinho, L.M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. Pp. 82-105. *En: Goldamer, J.G. (Ed.), Fire in the tropical biota ecosystem process and global challenges.* Springer-Verlag, Berlin.
  - Couvreur T.L.P., Forest, F y W. J. Baker. 2011. Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. *BMC Biology* 9: 44
  - Cronquist, A. 1988. The Evolution and Classification of Flowering Plants. Second Edition. The New York Botanical Garden Press, Brown, New York. 555 pp.
  - Davis, J. I., G. Petersen, O. Seberg, D. W. Stevenson, C. R. Hardy, M. P. Simmons, F. A Michelangeli., D. H. Goldman., L. M Campbell., C. D, Specht. y J. I. Cohen. 2006. Are mitochondrial genes useful for the analysis of monocot relationships? *Taxon* 55: 857-870.
  - Domany, N. J., P. J. Grubb, R. V. Jackson, P. W. Lucas, D. J. Metcalfe, J. S. Svenning e I. M. Turner, 2008. In Tropical Lowland Rain Forests Monocots have Tougher Leaves than Dicots, and Include a New Kind of Tough Leaf. *Annals of Botany* 101: 1363-1377.
  - Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palms. Pp. 247 – 268. *En: Tomlinson P. B. y M. H. Zimmermann. (Eds.), Tropical trees as living systems.* Cambridge University Press, Cambridge.
  - 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
  - Dransfield, J., N. W. Uhl, C. B. Asmussen, W. J., Baker, M . M. Harley y C. E. Lewis. 2008. Genera palmarum: The evolution and classification of palms. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
  - Ervik F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* (Calamoideae) and *Aphandra natalia* (Phytelephantoideae) in Ecuador. Pp. 7 – 12. *En: Animal - plant interactions in tropical environments.* Barthlott, W., C. M. Naumann, K. Schmidt - Loske. y K L. Schuchmann. (Eds.). Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König, Bonn.
  - Ervik, F. y A. Barfod. 1999. Thermogenesis in palm inflorescences and its ecological significance. *Acta Botánica Venezuelica* 22: 195-212.
  - 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. 688 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 pp.
  - González-B. V. 2006. 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.



## ECOLOGÍA PALMAS

- González-B., V. 2007a. Floración y producción de frutos de la palma *Mauritia flexuosa* en los Llanos Orientales de Venezuela Funnides - Ameriven. Caracas. 68 pp.
- González-B., V. 2007b. Manejo de las comunidades de *Mauritia flexuosa* afectadas por el mantenimiento periódico de las líneas I, II y III a 765 Kv Gurí.- Malena en el Estado Bolívar. CVG EDELCA. Caracas. 130 pp.
- González-B., V. 2009. Estructura funcionamiento y dinámica de los morichales de los Llanos Orientales de Venezuela INTE-VEP, PDVSA. Los Teques. 112 pp.
- González-B., V. 2011. Los bosques del Delta del Orinoco. Pp. 197-240. *En*: Aymard, G. A. (Ed.), Bosques de Venezuela: un homenaje a Jean Pierre Veillon. *BioLlania*. Edición Especial N° 10. Guanare, Estado Portuguesa, Venezuela. 324 pp.
- Govaerts, R. y J. Dransfield. 2005. World Checklist of Palms: 1-223. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew.
- Grubb, P. J. y R. V. Jackson, 2007. The adaptive value of young leaves being tightly folded or rolled on Monocotyledons in Tropical Lowland Rain Forest an Hypothesis in Two Parts. *Plant Ecology* 192: 317-327.
- Grubb, P. J., R. V. Jackson, I. M. Barberis, J. N. Bee, D. A. Coomes, N. J. Dominy, M. A. S. De La Fuente, P. W. Lucas, D. J. Metcalfe, J. C. Svenning, I. M. Turner y O. Vargas. 2008. Monocot leaves are eaten less than dicot leaves in tropical lowland rain forests: correlations with toughness and leaf presentation. *Annals of Botany* 101: 1379-1389.
- Hallé, F., Oldeman, R. A. A. y P. B. Tomlinson. 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis.: Springer-Verlag, New York. 468 pp.
- Hallé, F. 1977. The longest leaf in palms? *Principes* 21: 18.
- Harley, M. M. 2006. A summary of fossil records for *Arecaceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 39-67.
- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Botanical Review* 52:221-259.
- Henderson, A. 1990. *Arecaceae*. Part I. Introduction and the Iriateneae. *Flora Neotropica Monograph* 53: 1-100.
- Henderson, A. y F. Borchsenius *et al.* 1999. Evolution, variation and classification of palms. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. Vol. 83. The New York Botanical Garden Press, New York
- Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of Palms. The New York Botanical Garden Press. New York. 259 pp.
- Hokke, O., P. Berry y O. Huber (Eds.) 2008. Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobias Lasser". Caracas. 859 pp.
- Janssen, T y K. Bremer. 2004. The age of major monocot groups inferred from 8001 rbcL sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146: 385 – 398 .
- Jourdan, C., N. Michaux-Ferriere y G. Perbal. 2000. Root system architecture and gravitropism in the oil palm. *Annals of Botany*. 85: 861-868.
- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellog, P. F. Stevens y M. J. Donoghue. 2007. Plant systematics: A phylogenetic approach. 3rd edition. Sinauer Associates, Massachusetts. 620 pp.
- Kahn F. y J.-J. de Granville, 1992. Palms in forest ecosystems of Amazonia. Springer-Verlag, Berlin. 226 pp.
- Khorsand, R. y R. 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: 613-21.
- Larsen, P. 1962. Geotropism an introduction. Pp. 34 – 73. *En*: Rudhland W. (Ed.), Encyclopedia of plant physiology, Vol. 17. Berlin: Springer Verlag. Berlin.
- Listabarth, C. 1994. Pollination and pollinator breeding in *Desmoncus*. *Principes* 38 :13-23.
- Miranda, A. C., H. S. Miranda, I. F. O. Dias y B. F. S. Dias. 1993. Soil and air temperatures during prescribed Cerrado fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9: 313- 320.
- Miranda, H. S., E. P. Rocha e Silva. y A. C. Miranda. 1996. Comportamento do fogo



K. González

- em queimadas de campo sujo. Pp. 1-10. *En: Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e restinga. Anais do Simpósio Impactos de Queimadas sobre os Ecossistemas e mudanças Globais.* Miranda, H. S., C. H. Saito y B. F. S. Dias (Eds.), Univesidade do Brasília, Brasil.
- Moore, H. E. y N. W. Uhl. 1982. The major trends of evolution in palms. *Botanical Review* 48: 1-69.
  - Navarro, C. G., C. Jaramillo, F. Herrera, Scott L. Wing, y R. Callejas. 2009. Palms (Arecaceae) From a Paleocene Rain forest of northern Colombia. *American Journal of Botany* 96: 1300-1312.
  - Navarro, J. 2009. Impacto de la cosecha de las hojas sobre una población de la palma clonal caraná (*Lepydocarium tenue*) en la Estación Biológica El Zafire, Municipio de Leticia, Amazonas (Colombia). Tesis de Maestría en Ciencias - Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
  - Nowak J., N. G. Dengler y U. Posluszny. 2007. The Role of Abscission during leaflet separation in *Chamaedorea elegans* (Arecaceae) *International Journal of Plant Sciences*. 168: 533-545
  - Nowak, J., N. G. Dengler, y U. Posluszny. 2008. Abscission-like leaflet separation in *Chamaedorea seifrizii* (Arecaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 169: 723-734.
  - Rich, P. M. 1987. Developmental anatomy of the stem of *Welfia georgii*, *Iriarteia gigantea* and other arborescent palms, implications for mechanical support. *American Journal of Botany* 74: 792-802.
  - Salzman, V. T. y W. S. Judd. 1995. A revision of the Greater Antillean species of *Bactris* (Bactrideae: Arecaceae). *Brittonia* 47:345-371.
  - Scariot, A. O., Lleras E. y J. D. Hay 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in central Brazil. *Biotropica* 23:12-22.
  - Simpson, M. G. 2010. *Plant Systematics*. 2nd edition. Academic Press, New York. 752 pp.
  - 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.
  - Tomlinson, P. B. 1990. *The structural biology of palms*. Oxford University Press, Oxford, England. 492 pp.
  - Tomlinson, P. B. 2006. The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 151 (1): 5-14.
  - Uhl, N. W. y J. Dransfield. 1987. *Genera palmarum: a classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Jr.* Allen Press, Lawrence. 610 pp.
  - Uhl, N. W., J. I. Davis, M. A. Luckow, K. S. Hansen y J. J. Doyle. 1995. Phylogenetic relationships among palms: cladistic analyses of morphological and chloroplast DNA restriction site variation. Pp. 623 - 661. *En: Rudall, P. J., P. J. Cribb, D. F. Cutler. y C. J. Humphrey* (Eds.). *Monocotyledons: Systematics and Evolution*, Royal Botanic Gardens, Kew.
  - Whitney, E., D. B. Means y A. Rudloe. 2004. *Priceless Florida: natural ecosystems and native species*. Sarasota: Pineapple Press. Florida. 423 pp.
  - Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas y K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686 - 693.
  - Zona, S. 1990. A Monograph of Sabal (Arecaceae: Coryphoideae). *Aliso*. 12: 583-666.



Segunda parte:  
TERMINOLOGÍA, TIPOS DE  
AGRUPACIÓN Y GEOQUÍMICA  
DE LOS MORICHALES Y  
CANANGUCHALES DE LA  
ORINOQUIA Y AMAZONIA



## 4. Terminología y tipos de agrupación de *Mauritia flexuosa* según el paisaje

Valois González-B. y Anabel Rial

### Nombres comunes y definiciones técnicas

*Mauritia flexuosa* L. f. recibe diversos nombres comunes o vernáculos en los países del norte de Suramérica que son su área de distribución natural. En la mayoría de los casos, el significado de estos nombres se relaciona con el agua, el alimento o la cualidad de esta palma de prestar abrigo al hombre. A continuación se señalan algunos, parte compilados por Gragson (1995) y otros provenientes de fuentes dispersas que se citan en la bibliografía al final de esta contribución.

**Bolivia:** caranday-guazú, palma real.

**Brasil:** babinda, buriti, caraná, coqueiro, ita, mirití, mority, murití, murití do brejo, palmeira dos brejos.

**Colombia:** aguaje, canangucha, cananguche, moriche.

**Ecuador:** acho, aguaschi, ideuí, morete.

**Guayana francesa:** palmier bâche.

**Guyana:** aeta, aete, eta, ita, ite palm.

**Perú:** achuál, aeta, aguaje, aguashi, aguachi, canaguacho, canaguacha.

**Suriname:** maurise, morise.

**Venezuela:** moriche, palma moriche.

Además de estos nombres comunes de la especie y sus agrupaciones (morichal, cananguchal, aguajal, etc), existe una serie de definiciones técnicas. Sus autores emplean denominaciones como agrupación, comunidad, comunidad fitosociológica, formación vegetal, asociación vegetal, tipo de vegetación, tipo de sabana, fisonomía, sub-unidad de paisaje y se basan en sus observaciones provenientes de distintas localidades, para describir y aportar aspectos comunes (la dominancia de *M. flexuosa*) y complementarios (diferencias en el hábitat, composición y estructura del resto de la comunidad), a la visión y el concepto de estos ambientes.

Los veintiún términos aquí descritos han sido compilados de sus autores o del valioso Glosario Fitoecológico de las Américas (Huber y Riina 1997). El conjunto se expresa según el siguiente formato:

**Término** (país, región) autor y año de publicación. DENOMINACIÓN y descripción.

## TERMINOLOGÍA Y AGRUPACIÓN

**Aguajal** (Amazonia-Perú) Neiff *et al.* (2004). AGRUPACIÓN de palmas de aguaje, canangucho o moriche (*Mauritia flexuosa*), que crece en grandes extensiones de la región amazónica y en los llanos del Orinoco, sobre suelos encharcados o permanentemente inundados.

**Bosque ripario estacionalmente inundable** (Orinoquia-Colombia) Sánchez *et al.* (1993). VEGETACIÓN con un estrato arbóreo de 13 a 15 m dominado por *Mauritia flexuosa*, en algunos lugares con vegetación graminosa, pantanosa.

**Bosque tipo morichal** (Orinoquia-Colombia) Rangel (1998). VEGETACIÓN con dominancia marcada de *Mauritia flexuosa*, cuyos individuos pueden alcanzar 18 m de altura y conformar un dosel casi homogéneo. La dominancia específica del estrato superior se repite en la parte media. En el estrato inferior figuran *Hydiosmum bonplandianum* (Chloranthaceae), *Trichantera gigantea* (Acanthaceae), *Miconia scorpioides*, *Caraiipa llanorum* (Clusiaceae), *Alchomea triplinervia* y especies de *Protium*, *Vochysia* y *Cecropia*.

**Cananguchal** (Amazonia-Colombia) Triana y Molina (1998). ASOCIACIÓN VEGETAL casi homogénea en su composición y estructura donde prospera y se concentra la palma canangucha (*Mauritia flexuosa*); crece en suelos hidromórficos y de mal drenaje que generalmente corresponde a la unidad fisiográfica de llanura aluvial.

**Cananguchal** (Orinoquia-Amazonia) Neiff *et al.* (2004). SUBUNIDAD DE PAISAJE permanente o semi permanentemente anegada, caracterizada por el predominio de la palma de canangucho, moriche o aguaje (*Mauritia flexuosa*). Es una unidad de paisaje equivalente a los

palmares de *Copernicia alba*, de la cuenca del río Paraguay, que llegan hasta el piedemonte andino. También se los encuentra en los llanos anegables del Beni en Bolivia.

**Manchales** (Amazonia-Colombia). Ver Capítulo 14. COMUNIDADES de palmas formadas en el plano de inundación y terrazas bajas de ríos de aguas blancas y negras. Pueden ser agrupaciones de *Bactris riparia* (chontadurillo), *Astrocaryum jauari* (yavari) o la más extensa de todas, hasta de varios kilómetros desde la orilla *Mauritia flexuosa* (cananguchal).

***Mauritia flexuosa*** (Amazonia-Colombia) Urrego (1990). COMUNIDAD FITOSOCIOLÓGICA. Narváez y Olmos (1990), van Andel (1992). Morichal (Páramo 1990). Vegetación de llanura aluvial donde domina ampliamente *Mauritia flexuosa* (cananguche) que le confiere un aspecto fisonómico particular a la fitocenosis. Las especies dominantes son: *M. flexuosa*, *Qualea pulcherrima*, *Micranda siphonioides*, *Xylopia ligustrifolia* y especies de Anacardiaceae.

***Mauritia flexuosa* swamp** (Amazonia-Ecuador) Renner *et al.* (1990). **Moretal** (Ecuador). VEGETACIÓN pantanosa dominada por *Mauritia flexuosa*, una palma con neumatóforos que alcanza hasta 40 m de alto y 60 cm de DAP. *Mauritia flexuosa* (morete) frecuentemente forma extensas comunidades monoespecíficas, tanto en aguas blancas como en áreas inundadas por aguas negras.

**Morichal** (Orinoquia-Venezuela) González-B. (1987). COMUNIDAD en la cual los individuos adultos de la palma arbórea *Mauritia flexuosa* conforman el elemento más conspicuo de ésta. Asociadas a ejes de drenaje o cursos de agua permanentes. Es una comunidad sucesional con tendencia



J. Mijares

a evolucionar al bosque siempreverde de pantano.

**Morichal** (Orinoquia-Venezuela) Neiff *et al.* (2004) (grove of moriches). AGRUPACIONES de palma moriche (*Mauritia flexuosa*) distribuidas en pequeños grupos a lo largo de los ríos de los llanos venezolanos.

**Morichal** (Orinoquia-Colombia) Páramo (1990). FORMACIÓN VEGETAL compuesta primordialmente por individuos de *Mauritia flexuosa* en sectores donde hay Bajos mas o menos pantanosos. Formaciones de moriche.

**Morichal** (Orinoquia-Venezuela) Pittier (1920). TIPO DE SABANA; VEGETACIÓN siempreverde de “palma moriche” (*Mauritia flexuosa*) sobre suelo húmedo hasta cenagoso, asociado a fuentes de agua.

**Morichal** (Orinoquia-Colombia) Salamanca (1983). Similar al saladillal (Salamanca 1983) pero con moriches (*Mauritia flexuosa*) en el arboretum, mientras en el estrato herbáceo son comunes *Andropogon eucoctachyum*, *Rhynchospora barbata* y *Utricularia* sp.

**Morichal abierto** (Orinoquia-Venezuela) González-B. (1987). COMUNIDAD de morichal en la cual aun 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.

**Morichal cerrado** (Orinoquia-Venezuela) González-B. (1987). COMUNIDAD de morichal donde la densidad de los individuos adultos de la palma es lo suficientemente alta para constituir un dosel prácticamente continuo tanto en el eje

longitudinal como transversal de la comunidad.

**Morichal seco** (Orinoquia-Venezuela) Pittier (1948). VEGETACIÓN dominada por *Mauritia*, no asociada a cursos de ríos, sobre suelo de origen aluvial.

**Morichal de transición** (Orinoquia-Venezuela) González-B. (1987). 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*.

**Palm marsh** (Neotrópico) Beard (1944). VEGETACIÓN inundada ocupando franjas ribereñas o en forma de islas en las sabanas constituida principalmente por palmas como *Mauritia*, *Copernicia*, *Acoelorrhapha*.

**Palmar** (Orinoquia-Venezuela) MARNR (1993). COMUNIDAD vegetal constituida por palmas que forman un dosel continuo y cerrado.

**Palmar de lodazal** (Orinoquia-Venezuela) Ara y Arends (1985). FORMACIÓN en franjas alrededor de las sabanas o en islas dentro de ellas, donde las aguas subterráneas afloran como manantiales. Las palmas de abanico (*Mauritia* sp. y *Copernicia* sp.) sobresalen por encima de la espesura de arbustos. Morichal.

**Vereda** (Cerrado-Brasil) Tubelis (2009). FISONOMÍA lineal sobre suelos hidromórficos, usualmente a lo largo de cursos de agua estrechos. Frecuentemente en terrenos planos o cercanos a cabeceras. Caracterizada por la abundancia de palma buriti (*Mauritia flexuosa*) la cual crece mas alto que el resto de árboles, numerosos arbustos y denso estrato herbáceo.

## TERMINOLOGÍA Y AGRUPACIÓN

### Tipo de agrupación

El Neotrópico es la subregión de Suramérica tropical entre el Trópico de Cáncer y el Trópico de Capricornio. Abarca una superficie cercana a los 16,5 millones km<sup>2</sup>, aproximadamente el 11% de la superficie terrestre del continente y comprende los territorios que son el área de distribución de esta palma: Colombia, Venezuela, Guayana, Guayana Francesa, Surinam, Brasil, Ecuador, Perú y Bolivia.

Como se anotó, *M. flexuosa* recibe un nombre vernáculo o común en cada país o región en la que habita. Existe también una serie de términos técnicos para sus agrupaciones (morichales, aguajales, cananguchales) cuya condición común es la dominancia de la especie en el dosel, con variaciones en composición y estructura de acuerdo a ciertas condiciones del ambiente en el que se desarrolla. Las características del hábitat (geomorfología, tipo de agua, régimen hídrico, etc.), resultantes a su vez del origen geológico del paisaje, son diferentes en las planicies del Orinoco y los escudos guayanés y brasileño, y entre ellos la Amazonia; incluso hay diferencias que son determinadas por el régimen hidrológico, tal como ocurre en los morichales del delta del Orinoco y de la altiplanicie.

Estas diferencias dadas por las condiciones del hábitat, permiten clasificar a las agrupaciones de *M. flexuosa* de acuerdo al paisaje, como veremos a continuación, o por su composición y estructura.

#### a. Valles de altiplanicie de la Orinoquia y el Cerrado brasileño

Este tipo de agrupación habita en la altiplanicie de la Gran Sabana –Escudo de

Guayana, Venezuela-, los Llanos Orientales de Venezuela y Colombia y en el Cerrado Brasileño. Se les llama morichales en Colombia y Venezuela, y veredas en el Cerrado de Brasil. Están constituidos por un subsistema terrestre y otro adyacente lótico, asociado a ejes fluviales de bajo orden que durante todo el año reciben, un aporte hídrico subterráneo proveniente de un acuífero libre o no confinado.

#### b. Cuenca amazónica de Colombia, Perú, Ecuador, Bolivia y Brasil

Se diferencian tres tipos:

**Tipo 1.** En márgenes de ríos con muy poca carga de sedimentos, en planos y terrazas aluviales, estas últimas con aporte lateral de aguas subterráneas. Como describe Urrego (1987) en planos de inundación estacional o permanente de ríos y quebradas de ríos de aguas negras o blancas formando parte de los bosques de várzea e igapó.

**Tipo 2.** Sobre extensas cubetas muy alejadas del plano original de desborde del río; en una forma cóncava del relieve que solo recibe aportes de agua de origen pluvial (superiores a los 2000 mm al año), escaso drenaje, clima húmedo y cálido y suelos orgánicos o planos de turba.

**Tipo 3.** Sobre extensos planos de turba sin influencia de ejes fluviales o caños de marea vecinos, microrelieve de tatucos que alternan con depresiones alargadas en las que se acumula una lámina de agua. Pueden ser densos y mixtos.

#### Cananguchal

En el tipo anterior de agrupación de *M. flexuosa* definida por el paisaje de la cuenca amazónica se encuentra el cananguchal. Tal como expone Urrego *et*



J. Mijares

al. (2013) (Capítulo 12) también existen ciertas diferencias entre el cananguchal amazónico y el morichal de la Orinoquia en cuanto a la cobertura de la palma en el dosel (mayor en el morichal) y la proporción de árboles y arbustos (mayor en el cananguchal) (Freitas 1996). Estas diferencias geográficas y estructurales nos permiten plantear el uso distintivo del término cananguchal para las agrupaciones amazónicas -con menor proporción y cobertura de la palma *M. flexuosa*-, versus morichal, para las agrupaciones más densas de la Orinoquia.

### c. Deltas del Orinoco y el Amazonas

Este tipo se desarrolla en los extensos planos de turba o suelos orgánicos (Histosoles tropicales) del delta medio e inferior del Orinoco y en la sección terrestre del estuario-desembocadura del Amazonas.

En este paisaje, los palmares de pantano o morichales de *M. flexuosa* ocupan la sección intermedia del plano de turba,

mientras que en la inferior, más baja y permanentemente cubierta de agua, domina un herbazal de pantano de *Lagenocarpus guianensis*. La sección superior topográficamente más alta, de microrelieve liso y relativamente mejor drenada, está cubierta por un bosque de pantano de alto a medio denso, dominado por *Symphonia globulifera* y *Pterocarpus officinalis*. La mínima diferencia de altura entre estas distintas secciones favorece la acción erosiva del agua y la formación del microrelieve singular de tatucos.

En este sistema ecológico, el agua está presente principalmente de tres modos: 1) escorrentía superficial, 2) acumulación en las depresiones y 3) nivel subsuperficial: en el acrotelmo, es decir en los primeros 50 a 70 cm de suelo constituido por materiales fibrosos de raíces, fragmentos de hojas y pecíolos de *M. flexuosa*, una zona de notable importancia que mantiene el nivel de oxigenación del agua al moverse por gravedad en este espacio y en dirección a los caños de marea.



**Figuras 1 y 2.** Morichal estrecho asociado a cursos de agua. Escudo de Guayana. La Paragva-Venezuela. Foto: L. Pérez.



## TERMINOLOGÍA Y AGRUPACIÓN

### Tipo transicional

En todos los tipos de paisaje y como consecuencia de ciertas perturbaciones predominantemente antrópicas aunque también naturales, el subsistema terrestre del morichal puede mostrar distintas fisonomías, siendo posible distinguir en una misma región, desde aquel subsistema terrestre en el que los individuos adultos de la palma *M. flexuosa* conforman un dosel relativamente continuo -lo que define a un palmar denso de pantano-, hasta herbazales de pantano, con individuos aislados de *M. flexuosa* en pequeños grupos, constituidos a su vez por diferentes estadios de vida de la palma: juveniles, subadultos y adultos ya reproductivos (González-B. 1987, 2009).

En estas regiones también es posible reconocer distintas comunidades transicionales a un bosque de pantano, diferentes individuos de las especies arbóreas típicas de estos bosques, en estado subadulto, por debajo del dosel relativamente continuo de la palma. Gradualmente, estos individuos de las especies arbóreas superan en altura a los de *M. flexuosa* de modo que finalmente, salvo que ocurran perturbaciones que reviertan el proceso sucesional, se alcanza un estadio más estable: el bosque de pantano, con mayor abundancia relativa de adultos de las especies arbóreas *Symphonia globulifera*, *Pterocarpus officinalis* y *Virola surinamensis*, que de palmas de moriche.

En las figuras 1 a 6 se ilustran algunas de los tipos de agrupación de *M. flexuosa*.



**Figura 3.** Río Morichal Largo, Venezuela. Foto: Archivo Río Verde.



J. Mijares



**Figuras 4 y 5.** Morichal en los llanos eólicos de Venezuela. Capanaparo. Foto 4: Carlos A. Lasso, Foto 5: L. Pérez.



**Figura 6.** Morichal en los llanos bajos de Guárico, Venezuela. Foto: K. González.

## TERMINOLOGÍA Y AGRUPACIÓN

## Bibliografía

- Ara, E. y E. Arends 1985. Los bosques de Venezuela. Pp 45-51. *En*: E. Ara (Coord.) Atlas de la vegetación de Venezuela - Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. División de Vegetación. Caracas
- Beard, 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25 (2): 127-158.
- Freitas, L. 1996. Caracterización florística y estructural de cuatro comunidades boscosas de la llanura aluvial inundable en la zona de Jenaro Herrera, Amazonia peruana. Documento técnico N° 21 Instituto de investigaciones de la Amazonia Peruana. IIAP. Iquitos, Perú. 73 pp.
- González-B., V. 1987. Los morichales de los llanos orientales: un enfoque ecológico. Ediciones Corpoven, Caracas. 56 pp.
- González-B., V. 2009. Estructura, funcionamiento y dinámica de los morichales de los llanos orientales de Venezuela INTEVEP, PDVSA, Los Teques. 112 pp.
- Gragson, T. L. 1995. Pumé exploitation of *Mauritia flexuosa* (Palmae) in the llanos of Venezuela. *Journal of Ethnobiology* 15 (2): 177-188.
- Huber, O. y R. Riina 1997 (Eds.). Glosario fitoecológico de las Américas. Vol. 1 América del Sur: países hispanoparlantes. Unesco. Fundación Instituto Botánico Venezuela. Caracas. 500 pp.
- MARNR, 1993. Mapa de la vegetación de Venezuela 1:250.000, col. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales renovables, Dirección de Vegetación. Caracas.
- Narváez, L. H. y J. R. Olmos 1990. Caracterización fitoedafológica de algunos salados en el Parque Natural Nacional Amacayú, Amazonas, Colombia. Trabajo de Grado. Dpto. Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Neiff, J. J., S. L. Casco y J. C. Arias. 2004. Glosario de humedales de Iberoamérica. Pp: 336-380. *En*: Neiff, J. J. (Ed.). Humedales de Iberoamérica. CYTED, Subprograma XVII - Red Iberoamericana de Humedales. La Habana.
- Páramo, G. E. 1990. Ecología y corología de la vegetación colombiana (anotaciones preliminares). *Colombia geográfica* 16 (1): 25-50.
- Pittier, H. 1920. Esbozo de las formaciones vegetales de Venezuela con una breve reseña de los productos naturales y agrícolas. Litografía del Comercio. Caracas 40 pp.
- Pittier, H. 1948. La Mesa de Guanipa. Ensayo de fitogeografía. Pp: 197-223. *En*: Trabajos Escogidos. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas. Imprenta López, Buenos Aires.
- Rangel, O. 1998. Flora orinoquense. Pp: 103-133. *En*: C. Domínguez (Ed.). Colombia. Orinoco. Fondo FEN Colombia, Instituto Estudios Orinocenses - Universidad Nacional de Colombia Sede Arauca. Instituto de Estudios de la Orinoquia. Universidad Nacional de Colombia Sede Orinoquia. Bogotá.
- Renner, S. S. H. Baslev y L. B. Holm-Nielsen. 1990. Flowering plants of Amazonia Ecuador: a checklist. *AUU Reports* 24:1-242. Department of Systematic Botany. Aarhus University. Pontificia Universidad Católica de Ecuador, Quito.
- Salamanca, S. 1983 "1984". La vegetación de la Orinoquia Amazonia: fisiografía y formaciones vegetales. *Colombia geográfica* 10 (2): 4-31.
- Sánchez-Palomino, P., P. Rivas-Pava y A. Cadena. 1993. Composición, abundancia y riqueza de especies de a comunidad de murciélagos en el bosque de galería en la serranía de la Macarena (Meta-Colombia). *Caldasia* 17 (2):301-312.
- Triana y Molina 1998. Bases científicas, técnicas y socio-culturales para el plan de manejo de un cananguchal (*Mauritietum*), en la alta amazonia caqueteña. Proyecto recuperación de ecosistemas naturales en el piedemonte caqueteño PD 172/91, Rev. 2 (F). Ministerio de Medio Ambiente. Florencia Caquetá.
- Triana, A. y Molina. 1998. Bases científicas, técnicas y socio-culturales para el plan de manejo de un cananguchal (*Mauritietum*), en la alta amazonia caqueteña. Proyecto recuperación de ecosistemas naturales en



J. Mijares

- el piedemonte caqueteño PD 172/91, Rev. 2 (F). Ministerio de Medio Ambiente. Florencia Caquetá.
- Tubelis, D. P. 2009. Veredas and their use by birds in the Cerrado South America: a review. *Biota Neotropical* 9 (3): 363-374.
  - Urrego, L.E. 1990. Apuntes preliminares sobre la composición y estructura de los bosques inundables del Medio Caquetá, Amazonas, Colombia. *Colombia Amazónica* 4 (2): 23-30.
  - Urrego, L. E. 1997. Los bosques inundables del Medio Caquetá: caracterización y sucesión. Estudios en la Amazonia colombiana 14. Tropembo Colombia. 335 pp.
  - van Andel, T. 1992. Caracterización y clasificación de boques inundables en una llanura aluvial en el medio Caquetá, Amazonas, Colombia. Informe interno. Hugo de Vries-Laboratorium, Universidad de Amsterdam. 18 pp.



Vista aérea morichal, Llanos orientales. Foto: F. Trujillo



# 5. Aproximación geoquímica al subsistema acuático de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia

Lina M. Mesa S. y Carlos A. Lasso

## Resumen

Los ecosistemas de morichal y canaguchal están ampliamente distribuidos en la Orinoquia y Amazonia de Colombia y Venezuela. En ambas cuencas, dichos sistemas responden a factores particulares para su establecimiento. Con esta aproximación geoquímica, se pretende mostrar de manera muy general, las coincidencias de las condiciones geológicas, edafológicas y físico químicas en estos sistemas, las cuales contribuyen a delimitarlos de alguna forma, y a mostrar las características que los hacen particulares. Por esa razón, este capítulo se subdivide en aspectos de geología y suelos, funcionalidad del ecosistema y aspectos físico químicos de las aguas.

## Introducción

Delimitar las condiciones fisicoquímicas propicias para el establecimiento de los ecosistemas de morichal y/o canaguchal es difícil, ya que estos se encuentran ampliamente distribuidos en las diferentes unidades geomorfológicas de las cuencas del

Amazonas y Orinoco. Así, en el Orinoco son abundantes en zonas aparentemente tan disímiles como el delta, el Escudo Guayanés y los llanos altos y bajos, por lo cual debe existir un factor común que sea el que propicie a estas comunidades la posibilidad de existir de manera diferenciada. Este factor simplemente es la impermeabilidad del suelo, que al serlo, impide que el agua escurra a los estratos más profundos, conservando así un nivel freático alto y permanente, que a su vez permea a la superficie cuando existe sobresaturación en algunos tramos. Generalmente esta capa basal es arcillosa.

Aunque como señalan Urrego *et al.* (2013, este volumen), que el polen de *Mauritia* es un indicador paleoecológico de períodos húmedos, los mismos autores exponen como luego de estos intervalos, en plenos períodos secos (del Holoceno y Pleistoceno), los morichales y cananguchales se expandieron, corroborando así la importancia de un nivel freático alto y mal drenaje en el establecimiento de estas comunidades. Además, si se analizan los llanos inundables del Arauca para darle conti-

## GEOQUÍMICA

nuidad a este planteamiento, las precipitaciones aquí superan los 2000 mm y sin embargo no existe bosque, lo cual se debe a la permeabilidad de los suelos que no soportan formaciones vegetales permanentes. Solamente en la región de las selvas del Lipa, en donde la coraza laterítica está muy superficial y de alguna forma preserva la humedad y los nutrientes del suelo, se forman selvas (Galvis com. pers). Por otro lado, la presencia de parches de morichales aislados en sectores de sabanas altas, bajas y eólicas, corrobora a su vez la naturaleza arcillosa e impermeable de los suelos profundos en algunos sectores.

Este género presente en el norte del continente desde el Cretáceo, estuvo distribuido ampliamente en las paleo cuencas de lo que es hoy Magdalena, Amazonas y Orinoco (Urrego *et al.* 2013, este volumen). Ante esto, surge la pregunta de ¿por qué no se encuentran actualmente morichales en la primera?; ¿será que esta posterior desaparición tiene que ver con el mismo fenómeno climático de sequía que también suprimió géneros de grandes peces de este sector del continente?.

De esta forma se evidencia que la historia de las cuencas del Amazonas, Orinoco y Magdalena fue diferente; estando lo que son actualmente las cuencas del Magdalena y Orinoco, sometidas a grandes trasgresiones marinas que formaron extensas turberas en lo que es hoy la cordillera Oriental, mientras que el Amazonas al cerrarse el portal de Guayaquil, conservó su fauna dulceacuícola a través de una gran extensión pantanosa (Lago de Pebas), que terminó por saturarse y desbordar hacia el Caribe, formando el paleo Amazonas-Orinoco (Galvis *et al.* 2012). Sin embargo, existen semejanzas en el subsuelo de los piedemontes orinoquense y amazónico,

y en el peneplano de la altillanura y la región de Leticia, con sedimentos equivalentes en cuanto a las formaciones de moriche que soportan (ver más adelante).

De esta forma el presente capítulo pretende delimitar de manera muy general las condiciones geológicas, edafológicas y físico químicas del agua, coincidentes a los ecosistemas de morichal/cananguchal presentes en la Orinoquia y en la Amazonia.

### Geología y suelos

En el piedemonte de Arauca y Casanare se encuentran ecosistemas de morichal sobre terrazas aluviales muy características de la región, desde 400 a 900 m s.n.m. aproximadamente. Bajo estos depósitos aluviales se forma una franja de sedimentos que datan del Eoceno (transicionales continentales) y Mioceno (transicionales marinos), constituidos principalmente por areniscas de grano fino a conglomeráticas, interestratificadas con arcillolitas, limolitas, lodolitas y ocasionalmente con capas delgadas de hierro colítico y carbón (Gómez *et al.* 2007). Estos mismos sedimentos arcillosos del Terciario se encuentran en el piedemonte caquetense de la cuenca amazónica, donde los ecosistemas de morichal (cananguchales en este caso), están presentes a alturas menores ya que la formación de terrazas en esta región no es tan característica y abrupta, aunque si, de igual forma que en el Arauca y el Casanare, es una zona de abanicos aluviales, pero de menor magnitud.

Los suelos en las planicies bajas (llanos inundados) son de textura media a fina y en gran parte arcillosos, clasificados como acrisoles en el Arauca, Casanare y Cinaruco, y como gleysoles en la zona del Apure, con presencia de suelos más orgánicos



M. Portocarrero

tipo histoles hacia las zonas más pantanosas (Rosales *et al.* 2010). Los llanos altos se ubican sobre un sedimento arcilloso de origen lacustrino perteneciente a la formación Piedras del Terciario, y están cubiertos por la Formación Mesa, ya de datación cuaternaria, la cual tiene una naturaleza arenosa que permite que gran parte de la lluvia anual que no experimenta total evapotranspiración se infiltre hasta los sustratos más profundos de naturaleza arcillosa (González-B. 2009).

A su vez, en la altillanura predominan depósitos del Mioceno (continentales) compuestos de conglomerados y areniscas poco consolidadas con una matriz ferruginosa y arcillosa (Gómez *et al.* 2007). Los suelos clasificados como ferrasoles, son comúnmente de color amarillo a pardo con horizonte férrico en el primer metro de profundidad, con texturas franco finas y franco gruesas, con muy baja fertilidad, alta concentración de aluminio y bajo contenido de carbón orgánico (Rosales *et al.* 2010). En la región de Leticia en la cuenca amazónica, los cananguchales sobresalen de sedimentos del Eoceno (transicionales marinos), compuestos por arcillolitas con intercalaciones de limolitas, lodolitas arenosas y arenitas, y del Mioceno (continentales), compuestos por conglomerados y arenitas poco consolidadas con matriz ferruginosa y arcillosa, igual que en la altillanura (Gómez *et al.* 2007). Los suelos son en gran parte arcillosos.

La región guayanesa en general está compuesta por suelos muy ácidos, con baja capacidad de intercambio catiónico y alto contenido de aluminio, llamados ferrasoles. Estos suelos presentan horizontes profundos con alto contenido de arcillas y en algunas zonas buena porosidad. La cuenca del río Caroní está claramente diferencia-

da, ya que en ella predominan los suelos de tipo nitisoles, los cuales son muy arcillosos, espesos, uniformes, rojos y con bloques brillantes de límites suaves (Rosales *et al.* 2010), mientras que en la del alto río Paragua predominan los ultisoles, que tienen una alta evolución pedogenética, con horizontes de arcilla iluviada, de profundos a muy profundos, con texturas franco arcillosa, franco arcillo arenosa y franco limosa (Briceño *et al.* 2008).

En el delta del Orinoco donde hay morichales, predominan las turberas, turbas ligeras y moderadamente descompuestas y en las llanuras cenagosas, los suelos fangosos, denominado este conjunto como histosoles tropicales (Montes 2008, González-B. y Rial 2013, este volumen).

### Funcionalidad del ecosistema

Luego de determinar las características coincidentes en cuanto a la geología y la edafología de las áreas donde se encuentran los morichales, estas se traducen básicamente en un nivel freático alto sobre un fondo impermeable, con alta proporción de arcilla y generalmente presencia de suelos con abundante materia orgánica (histosoles) o en otros casos poroso, con capas ferruginosas y suelos generalmente pantanosos, con una sobrecarga de materia orgánica acumulada y poco oxígeno disponible. Las palmas del género *Mauritia* están adaptadas a sobrevivir en estos lugares, ya que crecen en ambientes pantanosos para lo cual tienen numerosas raíces con geotropismo negativo denominadas neumatóforos, en cuya sección superior, sobre el nivel del agua, se disponen un conjunto de pequeñas aperturas o lenticelas para el intercambio gaseoso por diferencias de presión atmosférica (González-B. y Rial 2013, este volumen), lo que las



## GEOQUÍMICA

clasifica como plantas de sustratos húmedos o facultativas de sustratos húmedos. Además, los morichales se encuentran dentro de la clasificación de humedales palustres boscosos o de tierras bajas, en los cuales las salinidades no superan los 0,5 ppm. Presentan agua o humedad permanente en el suelo y la vegetación dominante está constituida por la palma de moriche, aunque la vegetación presente no es homogénea y en algunas zonas existe una dinámica sucesional compleja. Así Marrero (2011) los clasifica en pantanos herbáceos o zona inundable, morichales abiertos, morichales cerrados, morichales de transición y bosque siempre verde de pantano estacional.

González-B. y Rial (2013, este volumen) clasifican los diferentes morichales en tres grandes tipos diferenciados en las cuencas del Orinoco, Amazonas y los deltas. Los que predominan en los valles de altiplanicies, que son los que ocurren en la cuenca del Orinoco (Gran Sabana, Llanos altos y Altillanura) y en el Cerrado brasileño, ambos tienen un subsistema terrestre y otro lótico. Los siguientes son los que ocurren en la cuenca amazónica, que obedecen a diferentes tipos: 1) ríos con carga de sedimentos en planos y terrazas aluviales con acuíferos laterales, 2) cubetas mal drenadas muy alejadas del plano de desborde del río y 3) depresiones laterales asociadas a extensos planos de turba aislados de los ríos, donde se acumula una película de agua. Por último, se encuentran los morichales que ocurren en los deltas del Orinoco y Amazonas, que se desarrollan sobre extensos planos de turba.

Los peces también corroboran una diferenciación de estos sistemas entre las cuencas de Amazonas y Orinoco. Así, de las 394 especies reportadas para sistemas

de morichal/cananguchal (Machado-Allison *et al.* 2013, este volumen), solamente 35 especies de estos ecosistemas están compartidas por ambas cuencas, de las cuales por lo menos 25 habitan la porción lótica de estos sistemas.

Desde los aspectos limnológicos se corroboran semejanzas para el piedemonte orinoquense tanto en el Meta en la zona cercana a Villavicencio (morichales Mateyuca y Flor Amarilla), como en la región araucana en Tame (morichal y quebrada La Vieja). Ambas áreas (ver Capítulos 8 y 11) concuerdan con la oligotrofia de estos sistemas, los cuales brindan condiciones adecuadas para el establecimiento y dominancia de algas de la familia Desmidiaceae, las cuales fueron comunes a las dos regiones y han sido catalogadas como excelentes indicadores ambientales de sistemas poco alterados, lo cual pone de manifiesto a los morichales estudiados por estos autores y según Duque *et al.* 2013 (Capítulo 8), como ecosistemas que reflejan condiciones prístinas de la Orinoquia colombiana no inundable.

### Aspectos físico químicos de las aguas

En estos sistemas el común denominador es la palma moriche, la cual está presente en suelos pobres con aguas casi destiladas, aunque siempre con abundante material vegetal disuelto en forma de sustancias húmicas. Estas colorean el agua desde el negro, el ocre hasta el verde oliva en algunos de ellos, pero como lo define Vegas-Vilarrúbia *et al.* (1988), en general presentan los valores físico químicos de sistemas de aguas negras, que deben la coloración, los valores de conductividad y de acidez, al área geográfica donde se encuentran (área de drenaje) y a las sucesiones y asociacio-



M. Portocarrero

**Tabla 1.** Datos físico químicos de dos quebradas de aguas negras en Leticia. nd: no determinado.

Localidad/ parámetros	pH	Conduct. μS/cm	Temp. (°C)	Transp. (cm)	% O <sub>2</sub> sat.	Velocidad corriente (m/seg)	Color del agua	Fuente
<b>Quebrada Km 8</b>								
Máx.	6,4	47,8	27,2	97	60,5	0,05	Negro	Prieto (2000)
Mín.	5,9	33,4	24,1	83	21,1	0,04		
Media	6,1	40,6	25,6	90	40,8	0,045		
<b>Quebrada Km 8</b>								
Máx.	7,3	66,2	27,7	52	77,5	nd	Negro	Galvis <i>et al.</i> (2006)
Mín.	5,32	9	24,5	13	35,7	nd		
Media	6,39	40,92	26,02	34,55	60,96	nd		
<b>Quebrada Km 11</b>								
Máx.	7,31	63,7	27,3	58	7,31	nd	Negro	Galvis <i>et al.</i> (2006)
Mín.	5,21	7,6	24,2	14	5,21	nd		
Media	6,32	39,93	25,97	33,08	6,32	nd		

nes vegetales que se establecen en estos sistemas.

### A) Cananguchales de la cuenca del Amazonas

Los sistemas de cananguchal en el piedemonte caqueteño de la región de Belén de los Andaquíes, presentan aguas rojizas de poca transparencia y fondos arcillosos. En general los ríos Caquetá y Putumayo a pesar de venir del piedemonte andino, no se ajustan a las características de ríos blancos, ya que son de conductividad baja y su carga de material en suspensión depende de arcillas rojas y ácidas, pobres en nutrientes, provenientes del lomerío amazónico (Galvis *et al.* 2007a). El río Putumayo (el cual recorre una planicie de desborde muy amplia con numerosas lagunas y ma-

dreviejas, lo que indica un río maduro), es similar a la región de Leticia (Amazonas, Colombia), en cuanto a los ambientes de cananguchales y caños de aguas negras, ya que los afluentes en el curso medio y bajo del río Putumayo son de aguas negras, típicamente amazónicas y muy similares a las que se encuentran en el Parque Nacional Amacayacu (Tablas 1 y 2).

Las quebradas en los alrededores de Leticia nacen en sistemas de cananguchal-varillal y estos sistemas ocupan vastos sectores de la cuenca del río Purité al oriente y de las quebradas Jiménez y Brasileiro, afluentes del río Cotuhé al norte (Celis s/f). Un caso particular y bien estudiado en esta zona, es el de un río de morichal, quebrada del Kilómetro 8, la cual nace en una depresión mal

## GEOQUÍMICA

**Tabla 2.** Algunos datos físico químicos para ambientes acuáticos de cananguchal de las cuencas de los ríos Caquetá y Putumayo y del río Amazonas en Leticia. nd: no determinado.

Localidad/ parámetros	pH	Conduct. μS/cm	Temp. (°C)	Material suspensión (ppm)	Color del agua	Fuente
<b>Caquetá</b>						
Río Caquetá	6,6	19-30	nd	5	nd	IGAC (1997)
Qda. NN, cercana a Belén de los Andaquíes	5,9	nd	30	nd	Marrón	Galvis <i>et al.</i> (2007 a)
<b>Putumayo</b>						
Río Putumayo	6	37	nd	5	nd	IGAC (1997)
Puerto Vélez	6,39	20	27,2	nd	Negro	Galvis <i>et al.</i> (2007 a)
<b>Amazonas</b>						
Río Amazonas (Leticia)	7,5	80-160	nd	74	nd	IGAC (1997)

drenada y con gran acumulación de materia orgánica, localmente llamada también “chucua” o “cananguchal”. En su recorrido ésta quebrada recibe las aguas de la quebrada de Yahuaraca (quebrada del km 11) (Prieto 2000), ambas con características físico químicas similares (Tabla 2).

### B) Morichales de la cuenca del Orinoco

Los sistemas de morichal en la cuenca del río Orinoco, contrario a los del Amazonas, son en general de fondo firme y arenoso (no por ello exento de abundante materia orgánica en el fondo) y el agua presenta gran transparencia, permitiendo la penetración de la luz, por lo que exhiben una gama de colores que va desde el negro a verde oliva pasando por el típico color té. Además, ya que drenan en general suelos de sabanas, presentan aguas muy pobres con valores de conductividad muy bajos a intermedios, con un nivel de acidez alto a ligeramente básico (Tabla 3).

Las tablas 4 y 5 muestran las concentraciones de algunos elementos en los cuerpos de agua de los Llanos Orientales de Venezuela (Estado Monagas) y de la región del delta interno del Orinoco-Ventuari. Valores muy resaltantes son los contrastes en la concentración de sodio, al comparar los llanos con el Ventuari. En los llanos, los cuerpos de agua de Monagas (cuenca del río Guanipa), están más cercanos al mar y es quizás esto lo que determina dichas concentraciones, adicionalmente los valores de nitrógeno total, también son mucho más altos para esta región de Venezuela. Se deben tener en cuenta también los suelos donde estos dos tipos de morichales están. Así la región del Ventuari es de influencia netamente guayanesa, mientras que los llanos es un área principalmente erosionada.

Adicionalmente para el piedemonte orinoquense, Duque *et al.* (2013) (Capítulo 8)



M. Portocarrero

y Medina *et al.* (2013) (Capítulo 11), citan condiciones físico químicas semejantes a las ya expuestas para otros morichales de la cuenca del Orinoco, donde la conductividad va desde 7 a 14  $\mu\text{S}/\text{cm}$  y el pH desde 4,84 a 6,8 unidades, clasificando a estos cuerpos de agua como oligotróficos por tener un pH tendiente a la acidez, baja dureza, contenido electrolítico pobre y una presumible concentración alta de sustancias húmicas.

Mención aparte requieren los morichales de delta del Orinoco y golfo de Paria, dadas sus particularidades limnológicas. Estos son poco profundos (máximo 0,5 m), transparencia elevada (de 20 cm a total), aguas negras y claras (mezcladas), temperatura entre 25 y 26 °C, aguas ácidas (pH=6,2) y anóxicas (> 2 ppm de oxígeno disuelto). A esto se une la influencia estacional de la cuña salina que en conjunto determinan una oligotrofia que se ve reflejada en la composición comunitaria de la ictiofauna (baja riqueza y diversidad, baja abundancia, densidad y biomasa) y en la estructura trófica (dependencia de elementos alóctonos) (Lasso *et al.* 2004).

## Conclusiones

Los requerimientos específicos para el establecimiento de los ecosistemas de morichales y canangunchales en el Neotrópico, los convierte en buenos informantes de condiciones históricas, geológicas, edafológicas y físico químicas de los territorios donde están presentes. Además este subsistema acuático, que incluye tanto cuerpos de agua lóticos como lénticos, puede ser delimitado a partir del conocimiento de estas características.

A grandes rasgos, dentro de la misma cuenca los aspectos ícticos y limnológicos tienen correspondencia, pero se evidencian diferencias bióticas en sentido amplio entre cuencas, quizás debidas a las particularidades de las condiciones geomorfológicas y edafológicas, más que a los aspectos físico químicos, los cuales indican por unanimidad la oligotrofia de este subsistema.

## GEOQUÍMICA

**Tabla 3.** Algunos parámetros físico químicos de ecosistemas de morichal en la Orinoquia colombiana y venezolana.

Localidad/ parámetros	pH	Conduct. $\mu\text{S}/\text{cm}$	Temp. ( $^{\circ}\text{C}$ )	Transp. (cm)	O <sub>2</sub> disuelto (mg/l)	Velocidad corriente (m/seg)	Color del agua	Fuente
<b>Piedemonte Arauca</b>								
Morichal La Vieja	5,5		26,7		5,8		Clara	Longo, Ramírez, Medina y Pérez (com pers. 2013)
Quebrada La Vieja	7,2		27,5		6,1		Clara	
<b>Altillanura</b>								
Río Yucao	5,7	3,7	27,5					
Río Manacacias	5,5	4,5	27,6					Galvis <i>et al.</i> (2007 b)
Río Orinoco (Pto. Carreño)	3,2	26,7	26					
Río Meta (desembocadura)	6,87	55	30,1					
<b>Cuenca del río Caura</b>								
Morichal Pozo Vagabundo	4,1-6,3	5,5-5,05	32,8-33,3		5,6	0,03-0,05	té	Nakamura (2000)
Morichal Caurimar	4-6,0	4,6-5,8	31-32,5		4	0,02-0,05	té	
Morichal Merecure	4,2-7	4-4,9	29,9-31		5,6	0,02-0,065	té	
Río Caura	5,66	11,5	27					Vegas-Villarrubia <i>et al.</i> (1988)
<b>Delta Orinoco-Ventuari</b>								
Caño Cangrejo	4,54	5,2	25,9	>210	3,49		verde-oliva	Mora <i>et al.</i> (2007)
Caño Manaka	5,35	10	28,6	>100	4,64		ocre	
Caño el Carmen	4,63	6,7	27	130	2,09		negra	Yanez y Ramírez (1988)
Río Ventuari (Kananipó)	6,97	12,8						Royero <i>et al.</i> (1992)
<b>Río Atabapo</b>	3,4-6,8	4,5-14,5	27-33	>106	7,0-8,0		negra	



M. Portocarrero

**Tabla 3.** Continuación.

Localidad/ parámetros	pH	Conduct. µS/cm	Temp. (°C)	Transp. (cm)	O <sub>2</sub> disuelto (mg/l)	Velocidad corriente (m/seg)	Color del agua	Fuente
<b>Llanos</b>								
Río Cinaruco (confluencia)	6,3	10,5						Yanez y Ramirez (1988)
Río Capanaparo (confluencia)	5,87	55,3						
<b>Llanos Orientales</b>								
Alto río Morichal Largo	5,7	52	28				té	Vegas-Vilarrubia <i>et al.</i> (1988)
	5,1-6,5	17-45	26,5		0,1-4		té	
Alto río Areo	5,56-6,5	30-40	26,5		4-7,2		té	Mora <i>et al.</i> (2008)
Alto río Uracoa	4-6,0	20-30	26,5		1-4,0		té	
Alto río Yabo	5,3-6,5	16-26	26,5		2-7,0		té	
Río Uruspia	5,8	50		85	3,4	<0,5		
Río Caris (paso Los Cocos)	5,8	80		55	5,6	>1,5		
Río Caris (paso La Esperanza)	5,5	30		29	4,9	<0,5		Marrero <i>et al.</i> (1997)
Río Moquete	6,8	40		165	5,7	0,5-1,5		

## GEOQUÍMICA

**Tabla 4.** Elementos químicos presentes en ríos de morichal del nororiente venezolano y del delta Orinoco-Ventuari.

Localidad/elementos	Cl (mg/l)	Na (mg/l)	K (mg/l)	Ca (mg/l)	Mg (mg/l)	N total (µg/l)	P total (µg/l)	Fuente
Río Morichal Largo	1,8-4,3	3,9-4,3	1,2-2,8	0,34-0,8	0,3-0,53	2700-2500	6,0-42	Mora <i>et al.</i> (2008)
Río Aro	5,1-8,4	3,1-4,3	1,2-2,7	0,22-0,39	0,19-0,58	200-2800	24,5-46	
Río Uraoca	1,9-7,2	3,8-7,8	1,2-6,0	0,3-0,7	0,18-0,82	200-2400	4,0-11	
Río Yabo	1,4-4,4	3,8-4,8	1,1-2,1	0,38-0,67	0,17-0,6	200-2550	19-45	
Caño Cangrejo		0,49	0,34	0,33	0,057	1,32	8,4	Mora <i>et al.</i> (2007)
Caño Manaka		0,9	0,84	0,53	0,168	1,76	10,41	
Caño El Carmen		0,58	0,44	0,33	0,024	1,48	7	

**Tabla 5.** Elementos químicos adicionales presentes en ríos de morichal del delta Orinoco-Ventuari.

Localidad/elementos	Si (mg/l)	Fe (µg/l)	Al (µg/l)	Ba (µg/l)	Zn (µg/l)	Cu (µg/l)	Mn (µg/l)	Cr (µg/l)	Fuente
Caño Cangrejo	2,1	70	114	58	31	4,8	4	0,45	Mora <i>et al.</i> (2007)
Caño Manaka	3,9	260	160	65	29	0,9	7,2	0,62	
Caño el Carmen	2,6	130	120	54	26	1,2	4,4	0,47	



M. Portocarrero

## Bibliografía

- Briceño H. O., A. Mora y R. Jaffé. 2008. Geoquímica de las aguas de la cuenca alta del río Paragua, Estado Bolívar, Venezuela. Capítulo 3. Pp. 80-96. *En*: Señaris, J. C., C. A. Lasso y A. L. Flores (Eds.). 2008. Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca Alta del Río Paragua, Estado Bolívar, Venezuela. RAP Bulletin of Biological Assessment 49. Conservation International, Arlington, VA, USA.
- Celis, J. A. (s/f). Plan de Manejo Parque Nacional Natural Amacayacu. Parques Nacionales Naturales de Colombia (PNN).
- Galvis, G., J. I. Mojica, S. R. Duque, C. Castellanos, P. Sánchez-Duarte, M. Arce, A. Gutiérrez, L. F. Jiménez, M. Santos, S. Vejarano, F. Arbeláez, E. Prieto y M. Leiva. 2006. Peces del medio Amazonas, Región Leticia. Serie de guías tropicales de campo No. 5. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos, Bogotá, Colombia. 586 pp.
- Galvis, G., P. Sánchez-Duarte, L. M. Mesa S., Y. L. P. Yesid, M. A. Gutiérrez, A. Gutiérrez C., M. Leiva C. y C. Castellanos C. 2007 a. Peces de la Amazonía colombiana con énfasis en especies de interés ornamental. Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER), Universidad Nacional de Colombia e Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (SINCHI), Bogotá, Colombia. 489 pp.
- Galvis, G., J. I., Mojica, F. Provenzano, C. A. Lasso, D. C. Taphorn, R. Royero, C. Castellanos, A. Gutiérrez C., M. A. Gutiérrez, Y. L. P. Yesid, L. M. Mesa, P. Sánchez-Duarte y C. A. Cipamocha. 2007 b. Peces de la Orinoquía colombiana con énfasis en especies de interés ornamental. Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER) y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 425 pp.
- Galvis, G., L. M. Mesa S. y C. A. Lasso. 2012. Biogeografía continental colombiana: un enfoque desde la hidrografía. Capítulo 5. Pp: 81-90. *En*: Páez, V. P., M. A. Morales-Betancourt, C. A. Lasso, O. V. Castaño-Mora y B. C. Bock (Eds.). 2012. V. Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Gómez, J., A. Nivia, N. E. Montes, D. M. Jiménez, J. Sepúlveda, T. Gaona, J. A. Osorio, H. Diederix, M. Mora y M. E. Velásquez (Compiladores). 2007. Atlas Geológico de Colombia. Escala 1:500.000. INGEOMINAS, 26 planchas. Bogotá.
- González-B., V. 2009. Estructura y funcionamiento del sistema ecológico de los morichales de los Llanos Orientales de Venezuela: una introducción. Informe técnico. 113 pp.
- IGAC. 1997. Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasileño (eje Apaporis-Tabatinga: PAT). Editorial Linotipia Bolívar. Bogotá, Colombia.
- Lasso, C. A., J. Meri y O. M. Lasso-Alcalá. 2004 ("2003"). Composición, aspectos ecológicos y uso del recurso íctico en el Bloque Delta Centro, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 155: 73-89.
- Marrero, C., A. Machado-Allison, V. González-B., J. Velásquez y D. Rodríguez-Olarte. 1997. Los morichales del oriente de Venezuela: su importancia en la distribución y ecología de los componentes de la ictiofauna dulceacuícola regional. *Acta Biologica Venezuelica* 17 (4): 65-79.
- Marrero, C. 2011. La vegetación de los humedales de agua dulce de Venezuela. *BioLlania* 10: 250-263.
- Montes, G. 2008. Capítulo 5: Geomorfología y suelos. *En*: Síntesis de los estudios de línea base de la Reserva de la Biosfera Delta del Orinoco. Ramos, J., V. Blanco y H. Silvestre (Eds.). Informe técnico proyecto MARNR-PNUD/GEF VEN/99/G31. Conservación y uso sustentable de la diversidad biológica en la Reserva de la Biosfera y los humedales del Delta del Orinoco.
- Mora, A. P., L. C. Sánchez, C. A. Lasso y C. R. Mac-Quhae. 2007. Parámetros físico químicos de algunos cuerpos de



## GEOQUÍMICA

- agua adyacentes a la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, Estado Amazonas, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 41 (1): 44-59.
- Mora, A. P., L. Sánchez, C. Mac-Quhae, F. Visáez y M. Calzadilla. 2008. Geoquímica de los ríos morichales de los Llanos Orientales venezolanos. *Interciencia* 33 (10): 717-724.
  - Nakamura, K. A. 2000. Comparación preliminar de la diversidad íctica en tres morichales con distintos niveles de intervención humana, cuenca baja del río Caura, Estado Bolívar, Venezuela. Trabajo de grado. Universidad Central de Venezuela Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. Caracas, Venezuela. 157 pp.
  - Prieto, E. F. 2000. Estudio ictiológico de un caño de aguas negras de la Amazonía colombiana, Leticia-Amazonas. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá, Colombia. 98 pp.
  - Rosales, J., C. F. Suárez y C. A. Lasso. 2010. Descripción del medio natural de la cuenca del río Orinoco. Capítulo 3. Pp. 50-73. En: Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (Eds.). 2010. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia.
  - Royero, R., A. Machado-Allison, B. Chernoff y D. Machado-Aranda. 1992. Peces del río Atabapo, Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Acta Biología Venezuelica* 14 (1): 41-55.
  - Vegas-Vilarrúbia, T., J. Paolin y R. Herrera. 1988. A physico-chemical survey of black-water rivers from the Orinoco and the Amazon basins in Venezuela. *Archiv Fur Hydrobiologie* 111 (4): 491-506.
  - Yanes, C. E. y A. J. Ramírez. 1988. Estudio geoquímico de grandes ríos venezolanos. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales* 48: 41-58.



Frutos del moriche. Foto: M. Morales-B.



Tercera parte:  
*Mauritia flexuosa* EN LA  
CUENCA DEL ORINOCO



# 6. Distribución, composición florística, estructura y estado de conservación de los morichales en el departamento de Arauca, Colombia

Karen E. Pérez y Francisco J. Mijares

## Resumen

Se presenta la distribución de la palma moriche (*Mauritia flexuosa*) y la caracterización florística y estructural de un morichal denso asociado a un bosque siempre verde de pantano estacional, así como el estado de conservación y principales amenazas a los morichales del departamento de Arauca. *Mauritia flexuosa* se distribuye en los municipios de Tame, Puerto Rondón, Cravo Norte y Arauca, en altitudes que oscilan entre 90 y 926 m s.n.m formando pantanos herbáceos, morichales abiertos, morichales cerrados, morichales de transición y bosques siempre verde de pantano estacional. Para algunos sectores del departamento en los municipios de Puerto Rondón y Arauca existe una tendencia a la desaparición de la especie, debido a que solo existen individuos adultos que ya están llegando al final de su ciclo de vida y el proceso de regeneración natural es perturbado por factores externos tales como el consumo de las plantas jóvenes por parte de animales domésticos y silvestres. La composición de especies en estos morichales mostró una mayor riqueza de

especies de las familias Melastomataceae y Moraceae. Según el índice de equidad de Shannon-Wiener la distribución de los individuos es poco uniforme, lo que implica alta riqueza y baja dominancia de especies asociadas al morichal, probablemente debido a factores como la estacionalidad.

## Introducción

Los morichales constituyen ecosistemas dominados por la palma de moriche (*Mauritia flexuosa*) que están de algún modo aislados en la sabana y son representativos de la Orinoquia (Beard 1953, Aristeguieta 1968, González-B. 1987, Ramírez y Brito 1990, Urrego 1990, Aquino 2005). Estos ecosistemas han sido afectados en su regeneración natural y su dinámica por las actividades agrícolas, la tala y la quema, el aumento de áreas con pastizales para la ganadería (Bevilacqua y González-B. 1994, Urrego, 1990, Ponce *et al.* 2000) y la industria petrolera y la agricultura migratoria (González-B. y Rial 2011). Adicionalmente, a diferencia de países como Brasil, Perú y Venezuela, en Colombia estos ecosistemas han sido

## MORICHALES ARAUCA

poco estudiados, mostrando a la vez una alarmante desaparición ante las presiones antrópicas (Urrego 1990). En la Orinoquia colombiana, uno de los departamentos con mayor vacío de información en cuanto a biodiversidad es Arauca. Se desconocen particularmente aspectos tales como el área de distribución, el estado de conservación, la dinámica de regeneración natural o la composición florística de las coberturas vegetales asociadas al morichal, entre otros.

Para González-B. (1987) cinco tipos de comunidades vegetales componen lo que en el sentido más amplio se llama morichal, reflejando gradientes sucesionales en los que la complejidad estructural y la biomasa van en aumento. En la primera etapa del proceso sucesional se encuentra la sabana inundada o de pantano con algunos elementos de la palma moriche aislados, seguida por el morichal abierto, que representa una etapa evolutiva en la que la palma moriche es el elemento distintivo de la comunidad por alcanzar densidades de cobertura entre 30-60% y estar acompañada de un estrato herbáceo y arbustivo denso y diverso. La mayor parte de los morichales del Llano se encuentran en esta etapa. Estas dos comunidades están asociadas a pequeños ríos en la parte más externa de los morichales cerrados y generalmente colindan con las sabanas secas. A medida que *Mauritia flexuosa* coloniza más terreno, la comunidad deviene en el morichal cerrado, que representa un tipo de morichal en el que las copas de la palma ocupan la mayor parte del dosel del bosque, con 80-90% de biomasa aérea y un estrato inferior en el que las especies herbáceas de sabana inundable desaparecen completamente. A diferencia de los bosques ribereños de los ríos llaneros, los morichales presentan una elevada diversidad de especies y for-

mas de vida de plantas acuáticas (Marro *et al.* 1997). Estas crecen como plantas flotantes, emergentes, sumergidas arraigadas y sumergidas libres muchas de ellas generalmente ausentes en los ríos llaneros del piedemonte andino (Fernández 2007).

A continuación se muestran los resultados de este estudio que constituyen un aporte al conocimiento de los morichales de la Orinoquia, con el fin de que sea posible establecer en el corto plazo los lineamientos de manejo y conservación para estos ecosistemas, teniendo en cuenta lo señalado por González-B. y Rial (2011): “no se trata solo de la importancia biológica de una comunidad vegetal, sino del mantenimiento de un complejo socioecosistema que ya ha sido reconocido en su valor y que amerita una urgente y eficaz protección”.

### Material y métodos

El estudio se llevó a cabo mediante recorridos a diferentes áreas del departamento de Arauca localizadas en los municipios de Arauca, Cravo Norte, Tame y Puerto Rondón, donde está presente la palma de moriche (*M. flexuosa*). Se tuvo en cuenta el conocimiento de los pobladores locales acerca de la ubicación de los morichales, los cuales fueron georreferenciados mediante la utilización de geoposicionadores (GPS).

En Cravo Norte se realizó un sobrevuelo en helicóptero en un sector de morichales en las veredas La Esperanza, Santa María La Virgen, Lejanías del Juriepe, Samuco, Los Pasados y Buenos Aires. Se tomaron las coordenadas y fotografías respectivas y finalmente con la información obtenida en campo y mediante la utilización de software de edición cartográfica, se elaboró un mapa con la distribución de *M. flexuosa* en el departamento de Arauca.



M. Portocarrero

Para evaluar la composición florística y estructura de algún tipo de morichal ubicado en el departamento de Arauca, se escogió una ventana de estudio localizada en la vereda Mapoy del municipio de Tame a 208 m s.n.m, que corresponde a un morichal denso asociado a un bosque siempre verde de pantano estacional. El muestreo se realizó en noviembre de 2012. Para la caracterización florística y estructural se siguió la metodología adaptada de Gentry (1982) y Villarrial *et al.* (2006). Se establecieron seis transectos de 100 m x 10 m para la caracterización de la vegetación arbórea asociada al morichal. Se tomaron las coordenadas de cada transecto en el punto inicial y final por medio de un GPSmap 60CSx marca Garmin debidamente calibrado con origen Bogotá Central 074°04'650"N, Escala + 1.000000, Este falso + 1000000 Norte falso + 491767,5 m. Cada transecto fue subdividido en parcelas de 10 m x 10 m. Para la caracterización de la flora acuática no arbórea se utilizaron parcelas de 2 m x 2 m. Para la identificación de las especies, se tomaron fotografías detalladas de hojas, corteza, flores y frutos y se colectaron muestras de las especies no identificadas en campo, las cuales fueron depositadas en el Herbario FMB del Instituto Alexander von Humboldt.

## Resultados y discusión

### Distribución de los morichales

*Mauritia flexuosa* es una especie de la familia Aracaceae de acuerdo al sistema de clasificación propuesto por Uhl y Dransfield (1987). Ha sido una de las especies de palmas más exitosa del trópico americano, ya que su área de distribución actual comprende casi todas las tierras bajas de la Amazonia y Orinoquia, desde Bolivia y Perú hasta Venezuela y las Guayanas, llegando hasta Trinidad (Henderson *et al.*

1995). En Colombia la especie se encuentra distribuida en los Llanos Orientales, en el piedemonte andino y en formaciones de sabana y selva húmeda del Vaupés, Amazonas, Guainía, Guaviare, Caquetá, Vichada y Putumayo (Bohórquez 1976, Garzón y Leyva 1993) y en el departamento de Arauca en los municipios de Tame, Puerto Rondón, Cravo Norte y Arauca en altitudes que varían entre 90 y 926 m s.n.m., formando pantanos herbáceos, morichales abiertos, cerrados, de transición y bosques siempreverdes de pantano estacional según la clasificación de González-B. (1987). Hacia el sector occidental de Cravo Norte *M. flexuosa* se encuentra a la más baja altitud y en Tame en la zona amortiguadora del P.N.N. El Cocuy en la más alta (Figura 1).

### Municipio de Arauca

*Mauritia flexuosa* se encuentra presente en la parte suroriental, en un sector de la vereda Las Plumas en el límite con el municipio de Cravo Norte, así como en Monte Alto en la vereda Matal de Floramarillo (Figura 2). Su presencia en estas áreas se manifiesta de manera dispersa en zonas húmedas de la sabana con influencia eólica y corresponden a ejemplares adultos de gran altura, que tienden a desaparecer con el paso de los años y cuyo reemplazo por plantas jóvenes no es evidente.

### Municipio de Cravo Norte

Hacia la parte occidental en los límites con Arauca se distribuye de forma dispersa en áreas húmedas de la sabana con influencia eólica, en el borde de los esteros y en bosques de galería, en los que sobresalen del dosel ejemplares adultos y antiguos. En los límites con el río Meta y Venezuela, *M. flexuosa* es abundante. En esta zona la especie aparece de estas tres formas: a) en la sabana inundable formando palma-

MORICHALES ARAUCA



Figura 1. Mapa de distribución de *Mauritia flexuosa* en el departamento de Arauca.



Figura 2. Panorámica de un estero con moriches al fondo, los cuales son ejemplares adultos localizados de forma dispersa en una zona húmeda de la sabana con influencia eólica, municipio de Arauca. Foto: F. J. Mijares.



M. Portocarrero

res densos y dispersos al lado de cursos de agua, esteros y bajos; b) en las cabeceras de caños que drenan al río Meta, en forma densa, semidensa o dispersa; c) en los bosque de galería de los caños tributarios del río Meta: caños Manantiales, Juriepe, Juriepito entre otros, como individuos dispersos o agrupados formando parte de este bosque (Figuras 3 y 4). En la zona central la palma de moriche además de formar parte de los bosques de galería, también aparece dispersa en los saladillales de *Caraipa llanorum*.

### Municipio de Tame

La palma de moriche se distribuye en zonas planas húmedas y en terrenos con pendientes. En zonas planas se encuentra asociada a la vegetación que conforma los bosques de galería de caños, quebradas, lagunas y esteros que son tributarios de los ríos Tame, Cravo Norte, Purare, Puna

y Tocoragua, entre otros. Los morichales presentes en terrenos colinosos, están asociados a terrenos húmedos muy próximos a cursos de agua y a superficies de humedales de poca extensión. Estos humedales se conectan a cuerpos de agua cercanos, tal como describen González-B. y Rial (2011) conformando dos subsistemas: terrestre y lótico adyacente. En sectores como las veredas Mapoy, Puna Puna y aledaño al casco urbano se establecen morichales cerrados. Asimismo, *M. flexuosa* se encuentra distribuida a lo largo de la zona amortiguadora del P.N.N. El Cocuy sobre la cordillera oriental en las veredas: La Garza, Brisas del Cravo, Altamira, Alto Cravo, La Reforma, Sabana de La Vieja, San Antonio Río Tame y Alto Purare (Figuras 5 y 6).

La distribución de *M. flexuosa* va desde los 200 hasta los 926 m s.n.m. En los



**Figura 3.** Mapa de distribución de *M. flexuosa* en el municipio de Cravo Norte.



## MORICHALES ARAUCA



**Figura 4.** Distribución de *M. flexuosa* en el municipio de Cravo Norte. A) Moriches dispersos presentes en el borde de un estero, sabana con influencia eólica, sector occidental; B) moriches dispersos en sabana inundable, sector occidental; C) morichal denso en sabana inundable, sector oriental; D) morichal poco denso en sabana inundable, sector oriental; E) moriches asociados a un bosque de galería en el sector oriental; F) moriches asociados a un bosque de galería en el sector oriental. Fotos: F. J. Mijares.



M. Portocarrero



**Figura 5.** Mapa de distribución de *M. flexuosa* en el Municipio de Tame.

bosques de galería ubicados entre los 300 y 400 m s.n.m. se encuentra generalmente asociada a la caña agria (*Costus arabicus*), el cuen (*Calophyllum brasiliense*), el pantano (*Hyeronima alchorneoides*) y el piedra (*Miconia poeppigii*).

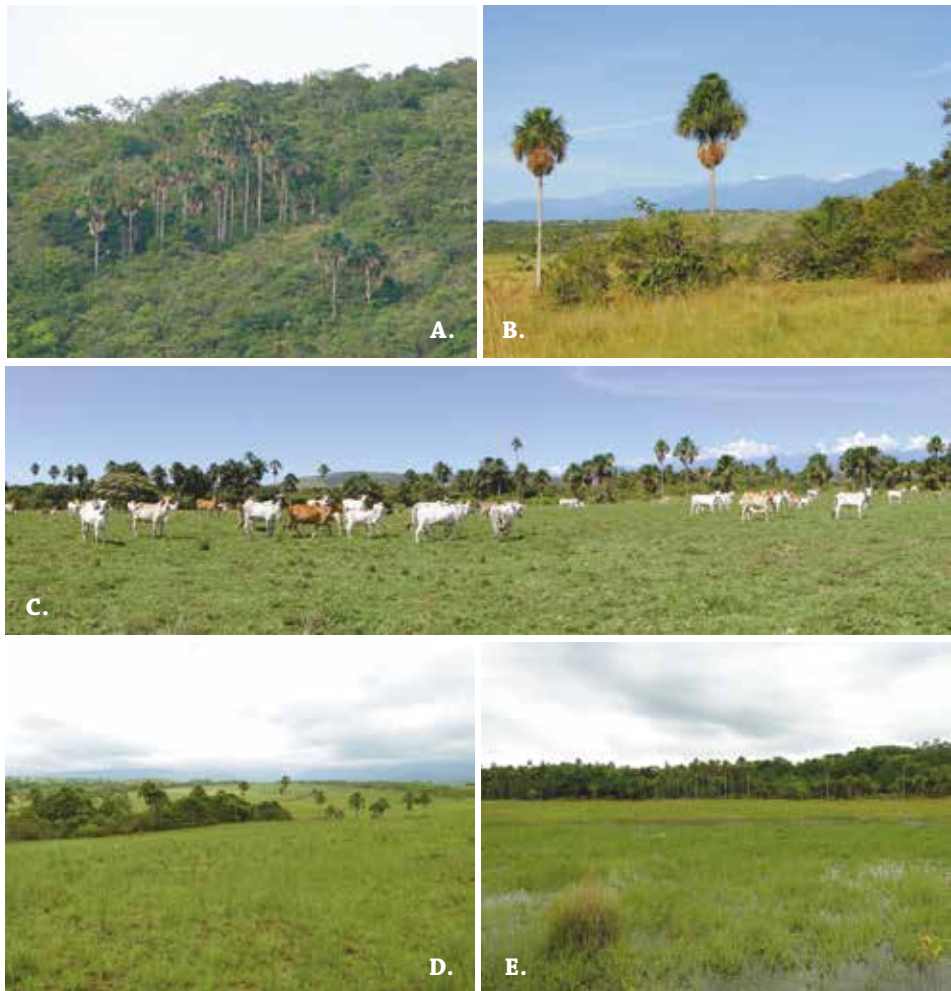
### Estado de conservación

Los morichales en mejor estado de conservación se encuentran ubicados en los municipios de Tame y Cravo Norte, pero las principales amenazas sobre los morichales del Arauca coinciden con las descritas por González-B. y Rial (2011) para la cuenca del Orinoco y están referidas al cambio en el uso del suelo. En el caso de Arauca son específicamente las siguientes: 1) tala de los bosques para el establecimiento de potreros; 2) las quemas para el rebrote de los pastos en sabana y 3) la compactación del suelo por pisoteo del ganado.

Por otra parte, el alto consumo de plántulas de *M. flexuosa* por parte del ganado bovino y otros animales domésticos (cerdos) y silvestres como los chigüiros (*Hydrochoerus hydrochaeris*), también está ejerciendo presión sobre la palma al impedir el adecuado ritmo de regeneración de las poblaciones (Figura 7). Caro-Fernández (2008) también reporta estas perturbaciones y recoge las citadas por otros autores.

En las zonas de piedemonte, los ríos y caños con colonias de morichales dispersos son áreas con oportunidad especial para la conservación, ya que los pobladores locales protegen las cabeceras de estos caños y ríos como fuente del recurso hídrico. Con esta protección, garantizan la disponibilidad de agua para sus actividades productivas, favoreciendo a la vez la permanencia

## MORICHALES ARAUCA



**Figura 6.** Distribución de *M. flexuosa* en el municipio de Tame. A) Morichales asociados a los bosques de la zona amortiguadora del PNN El Cocuy, costado oriental, vereda Alto Cravo; B) morichales dispersos en sabana asociados a bosque de galería en la vereda Zarapay, al fondo pico nevado; C) morichales asociados a bosque de galería en sabana con ganadería extensiva, vereda Zaparay; D) morichales asociados a bosque de galería en sabana en piedemonte, vereda La Reforma; E) morichal denso asociado a un estero en la vereda Mapoy. Fotos: F. J. Mijares.



M. Portocarrero

de algunas palmas de moriche dentro de estos bosques de galería.

Para los morichales abiertos ubicados en sabana inundable la situación es diferente, puesto que el pastoreo continuo del ganado bovino limita o impide el proceso de regeneración natural, traduciéndose

en una lenta desaparición de *M. flexuosa* en estos sectores (Figura 7). Lo anterior, ocurre principalmente en los morichales ubicados en el municipio de Arauca y Puerto Rondón, donde predominan algunas palmas aisladas de moriche adultas y la ausencia de juveniles indica que no habrá reemplazo en el tiempo.



**Figura 7.** Principales perturbaciones identificadas sobre los morichales en el departamento de Arauca. A) Potrerización; B) desaparición lenta de *M. flexuosa* en zonas de sabana abierta por pastoreo; C) quemas en sabana abierta; D) consumo de frutos de la palma moriche por cerdos domésticos. Fotos: J. F. Mijares.

## MORICHALES ARAUCA

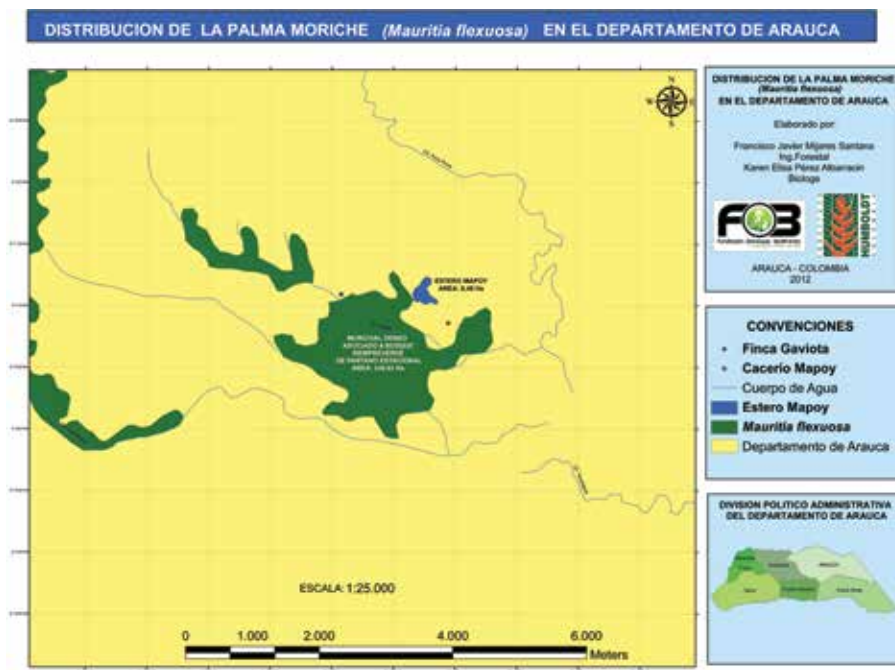
**Composición florística y estructural de los morichales**

La ventana seleccionada para evaluar la composición florística y estructura de un morichal denso asociado a bosque siempre verde de pantano estacional, corresponde a un área de 338.62 hectáreas y un espejo de agua de 8,48 hectáreas que se ubica en la vereda Mapoy del municipio de Tame (Figuras 8 y 9). En la zona se desarrollan principalmente actividades agropecuarias como la ganadería de cría y ceba, además del cultivo de plátano. Según Romero *et al.* (2004) el área de estudio corresponde al zonobioma húmedo tropical (ZHT) del piedemonte de Arauca-Casanare ubicado a

300 m s.n.m. con una precipitación anual que supera los 2000 mm.

**Composición florística de la vegetación arbórea**

Se identificaron 763 individuos arbóreos correspondientes a 51 especies, 43 géneros y 29 familias. Las familias con mayor riqueza de especies y géneros fueron Melastomataceae y Moraceae, mostrando semejanzas con lo expuesto por Gentry (1988) para el Neotrópico, para Venezuela por Aristeguieta (1968), Delascio (1990, 1999), Aymard (2000), Camaripano y Castillo (2003) y Fernández (2007) y para Colombia, Ardila (2004), Pérez (2005), Rudas



**Figura 8.** Mapa de la ventana seleccionada para la caracterización florística y estructural a escala 1:25000.



M. Portocarrero

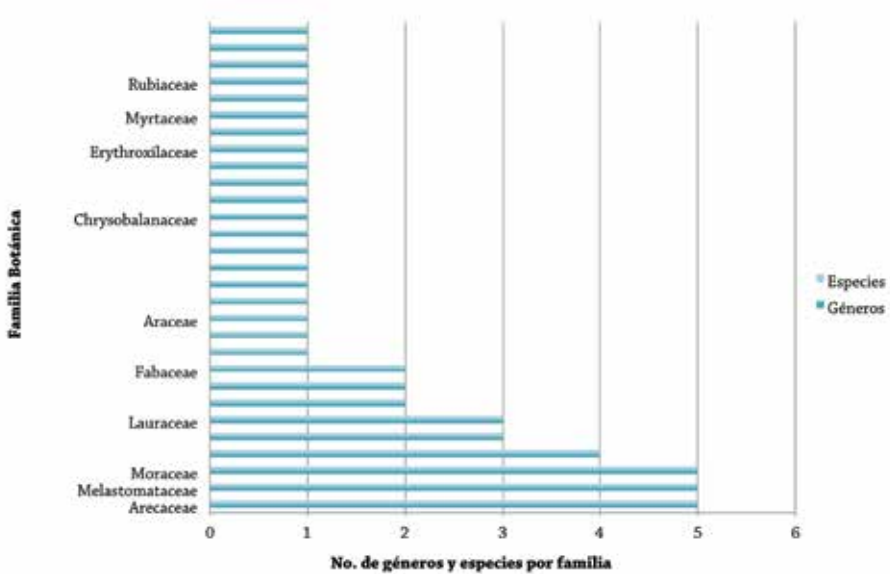


**Figuras 9 A-B.** Panorámicas del morichal en la ventana seleccionada. Foto: F. J. Mijares.

y Prieto (2005), Miranda (2006) y Rodríguez (2007) (Figura 10).

A diferencia de los resultados de Caro-Fernández (2008), en este estudio se observó

dominancia de la familia *Arecaceae*, mostrando que las palmas son un componente importante de los bosques siempre verdes de pantano estacional para el departamento de Arauca (Figura 11).



**Figura 10.** Abundancia de géneros y especies por familia en un morichal denso asociado a bosque siempre verde de pantano estacional.

## MORICHALES ARAUCA



**Figura 11.** Panorámica del área de estudio donde hay un predominio de las familias Melastomataceae y Arecaceae. Foto: K. E. Pérez.

### Abundancia absoluta

Las especies con mayor abundancia absoluta fueron *Mauritia flexuosa* (285 individuos), *Maquira cf. coriacea* (91 ind.), *Socratea exorrhiza* (78 ind.), *Calophyllum brasiliense* (31 ind.), *Euterpe precatoria* (30 ind.), *Alchornea triplinervia* (24 ind.), *Henriettella cf. goudotiana* (21 ind.), *Tapirira guianensis* (17 ind.) y *Terminalia amazonia* (15 ind.); el resto de especies presentan abundancias absolutas comprendidas entre 13 y 1 individuos (Figura 12).

### Índice de valor de importancia

El índice de valor de importancia (IVI) permite comparar el peso ecológico de las

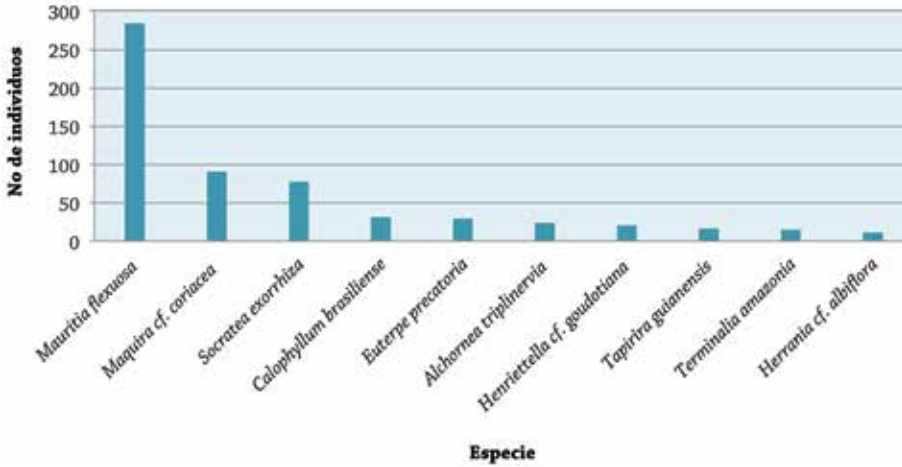
especies dentro de la comunidad vegetal (Gordo 2009). Las especies con mayor IVI fueron *Mauritia flexuosa* (124,05), *Maquira* sp. (18,55), *Socratea exorrhiza* (16,70), *Alchornea triplinervia* (10,37), *Euterpe precatoria* (9,77) y *Calophyllum brasiliense* (8,79) (Figura 13). Estas especies reflejan una alta representatividad en esta comunidad vegetal, desempeñando un papel fundamental en la conservación del equilibrio de este tipo de ecosistemas.

### Dominancia de especies

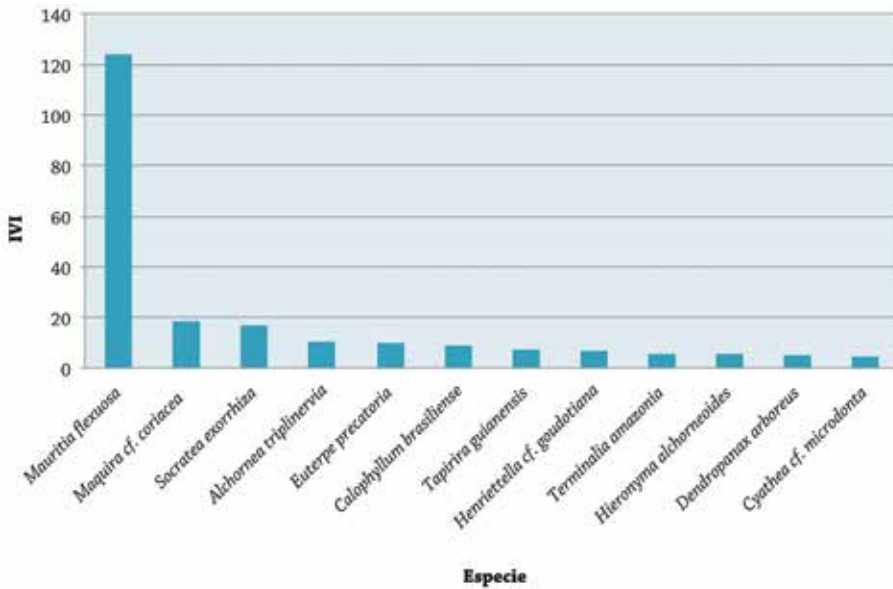
Siguiendo a Melo y Vargas (2003) se estableció la posición sociológica de las especies dentro de esta comunidad vegetal,



M. Portocarrero



**Figura 12.** Abundancia absoluta por especies en un morichal denso asociado a bosque siempre verde de pantano estacional.



**Figura 13.** Índice de valor de importancia (IVI) en un morichal denso asociado a bosque siempre verde de pantano estacional.



## MORICHALES ARAUCA

la cual hace referencia a la estratificación vertical de los individuos bajo tres categorías: a) nivel inferior o suprimido (S), cuando es menor a siete metros; b) nivel intermedio o codominante (CD), cuando es superior a siete metros e inferior a 15 m y c) dominante (D), cuando es superior a 15 m. Para el piso suprimido se registraron 432 individuos, entre árboles y arbustos que corresponden al 57% del total registrado. En el piso codominante se hallaron 209 individuos que corresponde al 27%, en tanto que el piso dominante presentó 122 individuos que corresponde a un 16%. Las cifras muestran que el mayor porcentaje de individuos registrados ocupan el piso suprimido y codominante dentro de esta comunidad vegetal. Esta estructura, indica que en el dosel existen pocas especies acompañando a *Mauritia flexuosa* (Figura 14), mientras que en estratos inferiores hay una mayor diversidad, lo cual se relaciona directamente con el valor obtenido de Shannon-Wiener, por lo que se puede inferir que el morichal es una comunidad diversa con baja dominancia como también lo menciona para su estudio Caro-Fernández (2008).

Las especies dominantes en el piso suprimido fueron *Maquira* sp. (85 ind.), *Socratea* sp. (71 ind.), *Euterpe precatória* (26 ind.), *Calophyllum brasiliense* (25 ind.), *Mauritia flexuosa* (24 ind.) y *Henriettella* sp. (21 ind.). El resto de especies presentaron entre 1 y 12 individuos (Figura 15). El piso codominante y dominante se encuentra representado por la especie *Mauritia flexuosa* con 165 y 96 individuos, respectivamente, indicando que los ejemplares de esta palma son los que ocupan principalmente el dosel de este tipo de comunidades vegetales, como es típico de los morichales cerrados o densos (Figura 15).



**Figura 14.** Panorámica del morichal cerrado de Mapoy, en donde *M. flexuosa* domina sobre las demás especies. Foto: K E. Pérez.

*Mauritia flexuosa* se ubica en el nivel de dominancia sobre las demás especies con alturas que oscilan entre 16 y 20 m, seguida por especies como *Ficus insípida* y *Maquira coriacea*. La primera domina fisionómicamente por su alto valor de DAP y cobertura de la copa. En el nivel medio se localizan *Hieronyma alchorneoides*, *Schefflera morototoni*, *Euterpe precatória*, *Calophyllum brasiliense*, *Herrania* cf. *albiflora*. En el nivel bajo *Siparuna* cf. *pittieri*, *Cyathea* cf. *microdonta* y los géneros *Psychotria* y *Henriettella*.

La composición y estructura observada en este morichal, permite establecer que este tipo de comunidades vegetales se encuen-



M. Portocarrero



**Figuras 15 A-B.** *Mauritia flexuosa* presente en pisos codominante y dominante. Foto: K. E. Pérez.

tran dominadas por *Mauritia flexuosa*, con pocas especies que acompañan esta palma en el dosel, contrario a la diversidad de especies que se encuentra en los estratos inferiores (Figura 16). Lo anterior, es concordante con el valor del índice Shannon-Wiener que se obtuvo (2,581), mostrando que los morichales son comunidades vegetales diversas pero con bajas dominancias, así como fue reportado por Caro-Fernández (2008) para el estudio de un morichal en San Martín, Meta.

Los morichales constituyen comunidades vegetales cuyo elemento florístico más representativo es *Mauritia flexuosa* y se aso-

cian a regímenes bimodales de inundación y sequía (Aristeguieta 1968, González-B. 1987, Delascio 1999, Fernández 2007). Esta diversidad está regulada por varios factores y procesos, entre los cuales la estacionalidad en la disponibilidad de agua es fundamental. Los morichales son ecosistemas representativos y estratégicos de la Orinoquia colombiana, a pesar de lo cual, aun es escaso el conocimiento sobre su dinámica, composición y estructura.

Este estudio muestra semejanzas con Caro-Fernández (2008) en cuanto la composición florística (géneros y especies), incluso las familias presentaron igual número

## MORICHALES ARAUCA

**Tabla 1.** Comparación de la composición florística de un morichal del Meta con el presente estudio.

Estudio	Familias	Géneros	Especies
San Martín-Meta, Colombia: Caro-Fernández (2008)	32	43	68
Tame- Arauca, Colombia: este estudio	29	43	51

**Tabla 2.** Comparación de la composición florística de algunos morichales de los llanos del Orinoco en Venezuela, con el presente estudio.

Autor	Especies compartidas	Géneros compartidos
Fernández (2007)	<i>Mauritia flexuosa</i>	<i>Hirtella, Euterpe, Inga</i>
	<i>Maquira coriacea</i>	<i>Alchornea</i>
	<i>Tapirira guianensis</i>	<i>Xylopia</i>
	<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Miconia</i>
	<i>Cordia nodosa</i>	<i>Protium</i>
González-B. (1987)	<i>Mauritia flexuosa</i>	<i>Inga, Ficus, Xylopia</i>
	<i>Tapirira guianensis</i>	<i>Hirtella</i>
	<i>Maquira coriacea</i>	<i>Euterpe</i>

de géneros, pero se registró un número menor de especies (Tabla 1).

Algunos trabajos en Venezuela y Perú han mostrado la presencia de especies compartidas con Colombia (Delascio 1990, Freitas 1996 y Fernández 2007) y por tanto, afinidades florísticas con los morichales de los Llanos Orientales de Colombia (Tabla 2), asociados probablemente a factores comunes tales como la altitud, geología, régimen climático y tipos de suelo (Schargel 2007).

### Conclusiones y recomendaciones

La palma de moriche (*Mauritia flexuosa*) no se distribuye de forma homogénea en todo

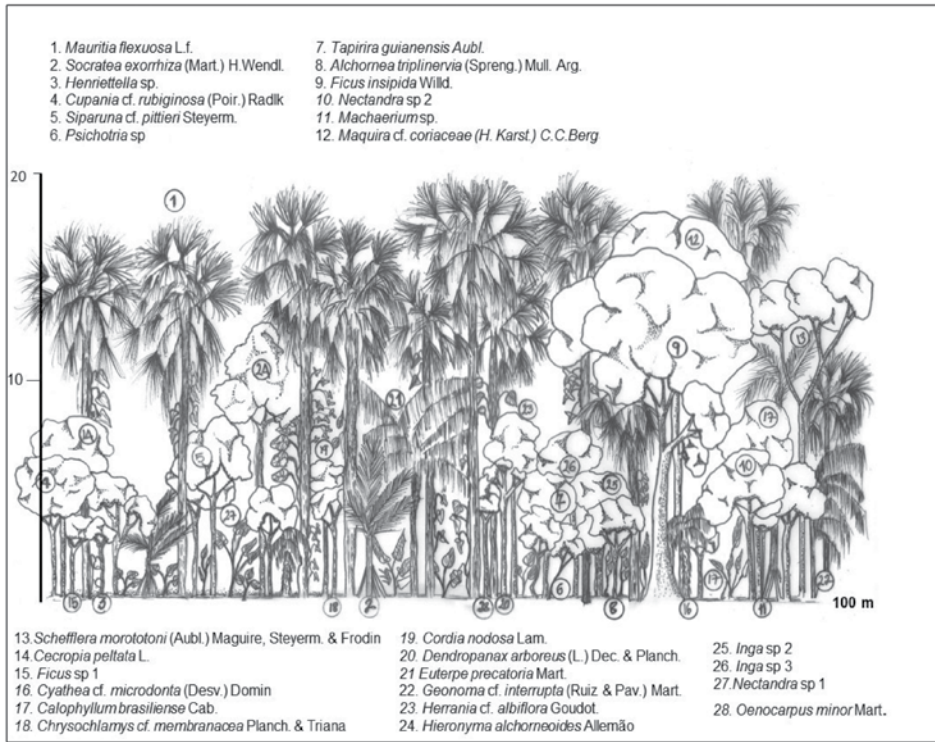
el territorio del departamento de Arauca, sino que aparece de manera localizada en varios sectores de los municipios de Tame, Arauca, Cravo Norte y Puerto Rondón.

La composición de especies del morichal denso asociado a un bosque siempre verde de pantano en el departamento de Arauca está dominado por las familias Arecaceae, Melastomataceae y Moraceae, semejante a lo observado en los morichales del Meta por Caro-Fernández (2008).

La composición, estructura y diversidad del morichal denso asociado a un bosque siempre verde de pantano en el departamento de Arauca permite establecer que este tipo de comunidad vegetal presenta



M. Portocarrero



**Figura 16.** Perfil de la vegetación del morichal en la ventana seleccionada. Autor: S. Arias.

alta diversidad pero baja dominancia, semejante a lo observado en los morichales del Meta por Caro-Fernández (2008).

En los municipios de Arauca y Puerto Rondón se evidenció una tendencia marcada a la desaparición de la palma de moriche. Solo se observaron individuos adultos sin presencia de plántulas ni juveniles, que al parecer son consumidos por el ganado bovino, los cerdos criollos y los chigüiros (*Hydrochoerus hydrochaeris*).

En el departamento de Arauca la palma moriche se distribuye en altitudes que va-

rían entre los 90 y 926 m s.n.m. formando pantanos herbáceos, morichales abiertos, morichales cerrados, morichales de transición y bosques siempreverdes de pantano estacional según la clasificación de González-B. (1987).

La principal presión sobre esta especie y sus poblaciones en el departamento de Arauca es la ampliación de la frontera agropecuaria, mediante talas y quemas para el establecimiento de pastos introducidos y la consecuente actividad ganadera que permite que los bovinos consuman las plantas jóvenes de moriche, afectando el

## MORICHALES ARAUCA

proceso normal de regeneración natural y la sobrevivencia de la especie en el tiempo.

Se deben formular y llevar a cabo proyectos de restauración de áreas intervenidas (esteros y bosques de galería con presencia de *M. flexuosa*), con el fin de recuperar estos ecosistemas que son de vital importancia para el mantenimiento del recurso hídrico del departamento de Arauca.

Es necesario realizar acciones de aislamiento en los morichales que fueron identificados con presiones fuertes por pisoteo del ganado y consumo de plantas jóvenes por animales domésticos y silvestres, teniendo en cuenta que se observó una afectación significativa de la tasa de regeneración natural, lo que determina que esta especie en algunas zonas del departamento de Arauca tienda a desaparecer.

Es importante la creación de un sistema de seguimiento y monitoreo para los morichales a través de parcelas permanentes, con el fin de medir la dinámica de los mismos y evaluar la regeneración natural, ya que este factor mostró ser determinante en la conservación de la palma moriche en el departamento de Arauca.

Por último, es importante cuantificar los servicios proporcionados por el morichal para evaluar el impacto económico real que causaría la pérdida de estos ecosistemas sobre la calidad de vida de los habitantes de la región.

### Bibliografía

- 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.
- Ardila, I. R. 2004. Diversidad de árboles útiles al hombre presentes en el bosque de galería, Hacienda Santa Rosa, municipio de San Martín, Meta, Orinoquia colombiana. Trabajo de grado Ecología. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, carrera de Ecología. Bogotá D.C. 83 pp.
- Aristeguieta, L. 1968. Consideraciones sobre la flora de los morichales llaneros al norte del Orinoco. *Acta Botánica Venezuelica* 3 (1-4): 1-22.
- Aymard, G. 2000. Estudio de la composición florística en bosques de *terra firme* del alto río Orinoco, estado Amazonas, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 23 (2): 123- 156.
- Bohórquez, J. A. 1976. Monografía sobre *Mauritia flexuosa*. Pp: 233-245. En: C. Villegas (Ed.). Simposio Internacional sobre plantas de interés económico de la flora amazónica - IICA - TROPICOS. Turrialba, Costa Rica.
- Beard, J. S. 1953. The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecological Monographs* 23 (2): 149-215.
- 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.
- Camaripano, B. y A. Castillo. 2003. Catálogo de espermatófitas de bosque estacionalmente inundable del río Sipapo, estado Amazonas, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 26 (2): 125-229.
- Caro-Fernández, M. X. 2008. Caracterización florística y estructural de la vegetación de un morichal en la hacienda Mataredonda, 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.
- Delascio, F. 1990. Contribución al conocimiento florístico de los morichales del estado Guárico, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 16 (1): 27-38.
- Delascio, F. 1999. Composición florística de un morichal antrópico en el estado Cojedes, Hato Piñero (Morichito), Venezuela: *Acta Botánica Venezuelica* 22 (1):185-194.



M. Portocarrero

- Fernández, A. 2007. Los morichales de los Llanos de Venezuela. Pp: 91-98 *En: Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de los Llanos de Venezuela*. Duno de Stefano, R., G. Aymard y O. Huber, (Eds.). FUDENA, Fundación Empresas Polar, Fundación Instituto Botánico Venezuela. Caracas.
- Freitas, L. 1996. Caracterización florística y estructural de cuatro comunidades boscosas de la llanura aluvial inundable en la zona de Jenaro Herrera Amazonia peruana. Documento técnico N° 21 Instituto de investigaciones de la Amazonia peruana. IAP. Iquitos, Perú. 81 pp
- Garzón, C. y P. Leyva. 1993. Perfiles sintéticos sobre especies amazónicas con potencial económico. Perfil N-28: Linn. F. Universidad Nacional de Colombia- Instituto de Ciencias Naturales, programa de Botánica económica- Corporación Aracua-Projecto Tropenbos. Bogotá D. C. 56 pp.
- Gentry, A. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Gentry, A. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals Missouri Botanical Garden*. 75: 1- 35.
- González-B., V. 1987. Los morichales de los llanos orientales, un enfoque ecológico. Ediciones Corpoven. Caracas. 56 pp.
- 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: 125-156. *En: Lasso, C. A., A. Rial, C. Matalana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz-Pulido, G. Corzo y A. Machado-Allison (Eds). Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio de 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.
- Gordo, J. F. 2009. Análisis estructural de un bosque natural localizado en zona rural del municipio de Popayán. *Revista del Decanato de Agronomía* 7 (1): 115-122.
- Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 353 pp.
- Marrero, C., A. Machado-Allison, V. González-B. y J. Velásquez. 1997. Ecología y distribución de los peces de los morichales de los llanos Orientales de Venezuela. *Acta Biológica Venezolánica* 17: 65-79.
- Melo, C. y R. Vargas. 2003. Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos. Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad del Tolima, Ibagué. 183 pp.
- Miranda, L. 2006. Caracterización florística y estructural arbórea de un bosque de galería y su análisis etnobotánico en la comunidad indígena Sáliba del resguardo Paravare (Orocué -Casanare). Trabajo de Grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 156 pp.
- Pérez, C. 2005. Análisis comparativo de la composición y estructura de la vegetación riparia de tres rangos altitudinales, en un fragmento de bosque de piedemonte de la reserva forestal protectora cuenca alta del caño Vanguardia y quebrada Vanguardiuño (RFPVV), Villavicencio - Meta. Trabajo de Grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 171 pp.
- Ponce, M. E, F. W. Stauffer, M. L. Olivo y M. A. Ponce. 2000. *Mauritia flexuosa* L.f (Arecaceae). Una revisión de su utilidad y estado de conservación de la cuenca Amazónica, con especial énfasis en Venezuela. *Acta Botánica Venezolánica* 23 (1): 19-46.
- Ramírez, N e Y. Brito. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swampy community in the Venezuelan llanos. *American Journal of Botany* 77 (10):1260- 1271.
- Romero M., G. Galindo, J. Otero y D. Armenteras, D. 2004. Ecosistemas de la cuenca del Orinoco colombiano. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. Colombia. 189 pp.
- Rodríguez, D. 2007. Composición, riqueza y diversidad de la vegetación arbórea de

## MORICHALES ARAUCA

- dos bosques de galería de la Reserva Natural Bojonawi (Vichada, Colombia). Trabajo de Grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, D. C. 90 pp.
- Rudas, A. y Prieto, A. 2005. Flórla del Parque Nacional Natural Amacayacu, Amazonas, Colombia. Pp. 680. *En*: Taylor, Ch. y R. Ortiz (Eds.) Missouri Botanical Garden Press. Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
  - Schargel, R. 2007. Aspectos físico-naturales, geomorfología y suelos. Pp: 21-42. *En*: Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de los Llanos de Venezuela. Duno de Stefano, R, G. Aymard y O. Huber (Eds.). FUDENA, Fundación Empresas Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas.
  - Uhl, N. y J. Dransfield. 1987. Genera Palmarum. A classification of palms based on the work of F.E Moore Jr. L.H. Bailey Hortorium and International Palm Society. Allen Press, Lawrence, Kansas. 610 pp.
  - Urrego, L. E. 1990. Apuntes preliminares sobre la composición y estructura de los bosques inundables en el Medio Caquetá, Amazonas, Colombia. *Colombia Amazónica* 4 (2): 23-30.
  - Villarreal, H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y A. M. Umaña. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Segunda edición. Colombia. 236 pp.



# 7. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana

Luis Alberto Núñez Avellaneda y Javier Carreño Barrera

## Resumen

Se presenta información sobre la fenología reproductiva, biología floral, sistema reproductivo, polinización y eficiencia reproductiva, de una población de *Mauritia flexuosa* en un ecosistema de morichal ubicado en Casanare, Orinoquia colombiana. La palma de moriche es dioica; las inflorescencias masculinas se producen a lo largo del año y las femeninas estacional y sincrónicamente con las masculinas, entre abril y octubre. Esta palma es visitada por diversos insectos, entre los cuales se cuentan los siguientes tres grupos de polinizadores en orden de eficiencia: Nitidulidae, Curculionidae (Coleoptera) y abejas Meliponinae (Apidae). El aroma floral que producen las inflorescencias masculinas y femeninas está compuesto principalmente por Tridecano (70%), Pentadecano (13%) y el Undecano (8%). Las flores femeninas aunque producen néctar, atraen a los polinizadores por mimetismo químico, que se logra por la alta similaridad (95%) en la composición química del aroma floral de los dos tipos de inflorescencias. Dado que *M. flexuosa* es una especie dioica que no forma frutos por apomixis y no es polinizada

por el viento, debe ser considerada como una palma estrictamente xenogámica, con polinización cruzada tipo obligada y dependiente de insectos polinizadores para el transporte del polen. Este transporte se logra principalmente por la dependencia mutua y estrecha relación que tiene con su principal polinizador, *Mystrops dalmasi* (Nitidulidae, Coleoptera), quien vierte el 91% del polen. A partir de la información obtenida se presenta un modelo de polinización para *M. flexuosa* en la Orinoquia colombiana, generado a partir de la unión de estrategias, adaptaciones, fenómenos y relaciones con polinizadores de esta especie. Estos aspectos deberían ser evaluados y confirmados en otras localidades de Colombia y en otras áreas de distribución de la palma, dado que la información sobre la biología reproductiva y polinización, es clave para los programas de domesticación, manejo y conservación de *M. flexuosa*.

## Introducción

La biología reproductiva de las plantas con flores describe las estrategias de intercambio de gametos o reproducción sexual y evalúa los resultados del éxito biológico



## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

alcanzado por las especies en cada periodo reproductivo. Su estudio debe abordar la descripción de la morfología floral, la cual permite distinguir cómo se organizan las estructuras reproductivas y las posibles variantes de los morfotipos (Dafni 1992). También la fenología reproductiva, donde se registra el ciclo y los periodos en los que se exponen las estructuras reproductivas (Bawa *et al.* 1985). La biología floral, que permite conocer el momento exacto y la duración de la receptividad de los estigmas, la exposición, viabilidad y longevidad del polen al igual que las características asociadas a la presentación de las recompensas florales (Kearns y Inouye 1993). El sistema reproductivo, que permite evaluar las diferentes alternativas de intercambio génico, el grado de autoincompatibilidad genética y las barreras reproductivas de cada especie (Richards 1986). La ecología de la polinización, por medio de la cual se reconocen el o los mecanismos de transporte de polen ya sea por medios bióticos o abióticos y la relación de la planta con sus polinizadores (Faegri y van der Pijl 1979). Por último, la eficiencia reproductiva, que evalúa el éxito biológico alcanzado a partir de la generación de nuevos propágulos o semillas en cada generación así como los efectos que tienen en la adecuación biológica individual y poblacional (Chesson 2000).

Los resultados de los estudios en biología reproductiva permiten conocer: 1) ¿cómo ocurren los mecanismos del flujo génico? y a partir de ello, la diferenciación genética en las poblaciones vegetales (Briggs y Walters 1997, Scariot *et al.* 1991); 2) los tiempos en los que ocurren los procesos reproductivos; 3) el grado de asociación y dependencia de los polinizadores por las plantas y de las plantas por los polinizadores (Pellmyr 2002) y 4) los tiempos de co-

secha en especies aprovechadas (Proctor *et al.* 1996). Además, generan información pertinente para valorar los ecosistemas y los servicios que como el de la polinización proporcionan (Aizen y Chacoff 2009). Así, la información obtenida muestra las condiciones para un entendimiento global de cada una de las especies en su hábitat natural, aspectos que son relevantes para realizar planes de aprovechamiento, recuperación, manejo y conservación de las especies en los ecosistemas.

Por su riqueza, diversidad, producción de biomasa (hojas, flores y frutos) y función ecológica, las palmas pertenecen a una de las familias de plantas más representativas e importantes en muchos ecosistemas neotropicales en general y de Colombia en particular. La familia está dividida en cinco subfamilias Calamoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae, Arecoideae y Nypoidae. Se estima su diversidad en unos 183 géneros y 2400 especies (Dransfield *et al.* 2008). En Colombia se han registrado 44 géneros que incluyen 231 especies, 33 de ellas endémicas (Galeano y Bernal 2010).

La reproducción de las palmas se lleva a cabo mediante diversos mecanismos que apenas se comienzan a descubrir, sin embargo, los estudios en biología reproductiva de palmas son frecuentes y han abordado temas como: biología reproductiva (p. e. Scariot *et al.* 1991, Ervik y Feil 1997, Núñez y Rojas 2008); fenología reproductiva (p. e. De Steven *et al.*, 1987, Peres 1994, Henderson *et al.* 2000, Genini *et al.* 2009, Rojas y Stiles 2009); biología floral (p. e. Búrquez *et al.* 1987, Borchsenius 1997, Bernal y Ervik 1996) y ecología de la polinización (p. e. Anderson *et al.* 1988, Consiglio y Bournet 2001, Núñez *et al.* 2005, Fava *et al.* 2011).



J. Mijares

*Mauritia flexuosa* de la subfamilia Calamoideae es una de las palmas más representativas de los bosques neotropicales por su densidad, área de distribución e importancia ecológica, económica y cultural (Henderson *et al.* 1995, Galeano y Bernal 2010). Los trabajos realizados sobre esta especie de palma han abarcado aspectos como: fenología (Urrego 1987), biología floral (Storti 1993), floración y fructificación (Ojeda 1994), demografía (Zea 1997, Manzi y Coomes 2009), biología reproductiva (Abreu 2001), fructificación (Peres 1994), patrones de caída de frutos y fauna involucrada en procesos de remoción de semillas (Ponce 2002), artrópodos asociados a la copa (Gurgel *et al.* 2006) y ecología, manejo y aprovechamiento (Castaño *et al.* 2007, Bonesso *et al.* 2008, Manzi y Coomes 2009), entre otros.

Dada la importancia ecológica, económica y cultural de *Mauritia flexuosa*, es indispensable conocer aspectos de su historia natural, estrategias de reproducción, eficiencia reproductiva y ecología. En este capítulo se describe de manera detallada los aspectos de la biología reproductiva y ecología de la polinización de una población natural ubicada en la Orinoquia colombiana.

## Material y métodos

### Área de estudio

El área de estudio fue un ecosistema de morichal de aproximadamente 25 hectáreas, ubicado en la zona de inundación del río Casanare (05°21'N, 72°17' O), en la vereda Palomas, a 10 km del casco urbano del municipio de Yopal, Casanare, Colombia. El área se encuentra en una zona de transición entre bosques de piedemonte cordillerano y sabanas de gramíneas, con

bosque de galería en superficies onduladas (IGAC 2009), a una altitud de 245 m s.n.m. La precipitación promedio anual es de 1453 mm y se presenta un régimen bimodal con un primer período de bajas lluvias de diciembre a marzo y un período de intensas lluvias de abril a noviembre. La temperatura promedio anual es de 27,8 °C.

## Métodos

**Morfología de la inflorescencia.** Se estudiaron 64 inflorescencias masculinas y 56 femeninas de 120 individuos. Se contaron el número de ramas y raquillas por inflorescencias y el número de flores en cada raquilla. Se determinó la disposición de las flores en las raquillas, la longitud de flores masculinas y femeninas y se estimó el número total de flores por inflorescencia, multiplicando el número de flores de cada raquilla por el promedio de raquillas contadas en 104 inflorescencias (64 masculinas y 40 femeninas).

**Desarrollo de la inflorescencia.** Se hizo el seguimiento de las fases de desarrollo de los dos tipos de inflorescencias. Para ello se marcaron 55 inflorescencias masculinas y 42 femeninas, y cada quince días se observaron los cambios morfológicos de cada inflorescencia, desde la emergencia hasta senescencia de las flores masculinas y hasta la caída de los frutos en las inflorescencias femeninas. Se registró cada cambio y la duración de cada fase, finalmente se generó un diagrama de fenofases para cada inflorescencia.

**Fenología reproductiva.** Para determinar la fenología reproductiva de *M. flexuosa* se realizaron observaciones continuas a lo largo de 60 meses (5 períodos reproductivos) desde enero de 2007 a diciembre de 2011, a la mayor parte de los individuos

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

de la población. Una vez al mes y en cada uno de los tres senderos establecidos previamente -y que atravesaban el palmar en tres direcciones distintas-, se registraron todos los individuos masculinos y femeninos que presentaron alguna fase reproductiva (emergencia de raquis, inflorescencia en desarrollo, botones florales, flor en anthesis, inflorescencia vieja, frutos en formación).

Las observaciones de las fenofases se realizaron desde el suelo con binoculares Vitacom Zoom MC 10-50 x 30 o directamente en las inflorescencias utilizando bien escaleras de aluminio de 15 m o equipo de ascenso en caso de alturas superiores.

Se registraron los individuos que florecieron, el tiempo que tardaron en repetir floración y el número de inflorescencias producidas por palma. Se determinaron los periodos, duración e intensidad y sincronía de la floración en la población y se calculó la producción mensual de individuos en floración y en fructificación a lo largo de los 60 meses del estudio y la producción media mensual de individuos en floración y fructificación.

**Biología floral.** Se hizo el seguimiento del desarrollo de botones florales previamente marcados y de las flores abiertas, mediante observaciones directas cada 12 horas desde el momento de inició de la anthesis hasta el término de la funcionalidad de cada flor, la caída de flores masculinas y el inicio de formación de frutos luego de la polinización de las femeninas. Las variables registradas fueron: hora de anthesis, longevidad floral, patrón de floración, presencia de recompensas florales (polen, néctar, entre otros), duración de receptividad estigmática, presentación y longevidad del polen. La receptividad estigmática se evaluó de tres maneras: 1)

observación directa de cambios de coloración y presencia de exudados en estigmas, 2) indicación de presencia de peroxidasa a través de pruebas con peróxido de hidrógeno (Kearns y Inouye 1993) y 3) prueba de colorimetría con Perex Test de Merck (Dafni 1992), aplicado cada 12 horas durante toda la fase femenina.

**Aromas florales.** Se colectó el aroma floral *in situ* de dos inflorescencias masculinas y dos femeninas, empleando la técnica de adsorción “headspace” (Knudsen 1999). Parte de la inflorescencia se aisló con una bolsa de poliacetato y una bomba de aire conectada a una batería para succionar y concentrar entre 6 y 12 horas el aire y sustancias volátiles dentro de tubos de vidrio que contenían una mezcla de Tenax TA 60/80 (25 mg) and Carbopack B 60/80 (40 mg). Paralelamente, se tomaron muestras control de estructuras vegetativas. El análisis de la composición química de los aromas se realizó en el laboratorio de Ingeniería Ambiental de la Universidad de los Andes. El contenido de cada tubo fue diluido con 1 ml de éter etílico. La separación de los compuestos volátiles se realizó mediante cromatografía de gases HP-6890 serie II y la definición de los compuestos con espectrofotómetro de masas HP-973 (70 3V).

**Identificación.** La identificación de los compuestos químicos se realizó mediante comparaciones de espectros de masa y tiempos e índices de retención con compuestos de referencia auténticos. Las identificaciones tentativas se hicieron comparando con espectros disponibles en librerías de compuestos. Una vez identificados los compuestos se realizaron comparaciones entre la inflorescencia masculina y femenina.



J. Mijares

**Recompensas florales.** Se evaluó la presencia de néctar en las flores utilizando papel testigo de glucosa Clinistix™ (Bayer AG, Leverkusen, Germany) y la cantidad, mediante Refractómetro Leica Oe2000 M 7528L. Se estimó el número de granos de polen por antera en tres anteras por flor de tres individuos (N=9), utilizando un hemacitómetro según la técnica descrita por Dafni (1992), y a partir de esta estimación se calculó el número de granos por flor e inflorescencia. La presencia de osmóforos y polenkitt se evaluó usando dilución de rojo neutro sobre las flores y polen aislado al inicio de la antesis (Dafni 1992).

**Sistema reproductivo.** Se llevaron a cabo polinizaciones controladas en tres tratamientos: 1. Apomixis, sin polinización. 2. Alogamia, polinizando con polen de diferentes palmas masculinas. 3. Polinización abierta (control), polinización ocurrida en forma natural sin intervención. Para cada uno de los tratamientos se aislaron con malla sintética y luego se polinizaron 1000 flores por tratamiento, 20 flores por rama en 5 ramas por inflorescencia (100 flores por inflorescencia) en 10 individuos distintos de *M. flexuosa*. En todos los casos las flores permanecieron aisladas con malla sintética (para impedir que flores y frutos se pierdan) durante el tiempo de desarrollo de los frutos. Cada mes posterior a la prueba, se revisaron y contaron las flores desarrolladas, los frutos formados y los frutos abortados durante el desarrollo.

Para cada tratamiento se calculó el porcentaje de frutos formados con respecto al número de flores polinizadas. El número de frutos producidos por alogamia se comparó con el número de frutos producidos por polinización natural mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

**Visitantes florales y polinizadores.** Se registró la composición de visitantes florales a lo largo de dos años en 36 inflorescencias masculinas y 36 inflorescencias femeninas, para lo cual se realizaron colectas de tres inflorescencias masculinas y tres femeninas cada dos meses y por dos años consecutivos. Las colectas se realizaron embolsando parte de la inflorescencia y agitando las ramas para lograr que los insectos cayeran dentro de la bolsa. Este procedimiento se realizó tres veces por inflorescencia cada 12 horas al tercer día de iniciada la antesis en las inflorescencias masculinas y el primer día de antesis en las femeninas (periodo de mayor actividad de visita). Para cada uno de los visitantes se evaluó: abundancia, frecuencia, eficiencia y comportamiento.

**Abundancias.** 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 abundante\*\*\*, cuando su número sobrepasaba los 500 individuos, por colecta. Abundante\*\* cuando las entre 100 y 450 individuos en cada colecta, rara\* entre 5- 20 individuos, luego de reunir abundancias de todas las colectas por inflorescencia. Esporádico +, cuando la especie presentó 1-4 individuos. Ausentes - cuando no se encontraron especies visitantes en alguna de las inflorescencias.

**Frecuencia.** Se determinó la participación porcentual del número de individuos de cada especie, en relación al total colectado así:

$f = (n_i/N) \times 100$  en donde,  $n_i$  = número de individuos de la especie  $i$ ;  $N$  = número total de individuos. De acuerdo a los resultados se establecieron tres categorías de frecuencia para cada especie: 1) Poco frecuente (PF) = especies que se encuentren

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

en  $f <$  límite inferior de  $IC_{5\%}$ . 2) Frecuente (F) =  $f$  situado dentro de  $IC_{5\%}$  y 3) Muy frecuente (MF) =  $f >$  límite superior de  $IC_{5\%}$ .

**Eficiencia.** El papel de los visitantes como polinizadores se evaluó calculando y comparando la importancia relativa de cada insecto en el flujo de polen que realiza en cada palma, para ello se calculó el índice de valor de importancia de los polinizadores (IVIP) y la importancia relativa de cada polinizador (IRP) asociados a palmas, el cual evalúa la capacidad de transporte de polen, eficiencia y fidelidad de cada insecto, según la metodología descrita en Núñez y Rojas (2008). A partir del (IVIP) se calculó la importancia relativa de cada polinizador (IRP), y de acuerdo al IRP 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) sin participación en la polinización (Nop).

**Comportamiento.** Se evaluó el comportamiento de los insectos visitantes en 20 inflorescencias de *M. flexuosa* (10 masculinas y 10 femeninas) mediante observaciones directas cada 12 horas durante 3 horas seguidas, hasta la senescencia de flores masculinas y fertilización de flores femeninas. Se tuvo en cuenta la hora de llegada de los visitantes, el tiempo de permanencia y la salida de las inflorescencias, la actividad realizada dentro de la inflorescencia, el recurso aprovechado y el contacto con los estigmas.

**Polinización por viento.** Para determinar la dispersión de polen y posible polinización anemófila, se colocaron 20 trampas para polen sobre 20 palmas distintas (10 palmas masculinas y 10 femeninas). Cada trampa contuvo nueve láminas porta objetos recubiertas con vaselina y sostenidas

con soportes en tres líneas radiales con ángulo de 90 grados entre ellas (Núñez 1999). Las distancias de ubicación de las trampas a las inflorescencias cambiaron según el sexo. Como en la masculina se trata de evaluar la dispersión de polen éstas se ubicaron a 50, 100 y 150 cm de distancia. En la inflorescencia femenina, donde se busca evaluar la posible llegada del polen a las flores, las trampas se ubicaron a 5, 10 y 20 cm de distancia a la inflorescencia. En los dos casos se dejaron expuestas 24 horas, se retiraron las láminas, se contaron los granos de polen y se determinaron las diferencias entre granos de polen por distancia y entre fases.

**Eficiencia reproductiva.** La eficiencia reproductiva natural o aborto de unidades reproductivas se consideró a tres niveles, el número de flores por inflorescencia, el número de frutos por infrutescencia y el número de flores no desarrolladas o abortos. Se escogieron al azar 30 inflorescencias de 30 individuos independientes, se marcaron y se dejó que ocurriera el proceso reproductivo sin ninguna intervención. Comprobada la maduración de los frutos y previo al inicio de la dispersión, se colectaron las infrutescencias y se procedió a contar frutos formados y abortos a partir de las cicatrices dejadas por cada flor en la raquilla (previa estandarización de la técnica); el número de flores se calculó a partir de la suma de frutos formados y abortos. La producción de frutos se obtuvo dividiendo los valores promedios de frutos por infrutescencia y flores por inflorescencia (relación fruto/flor).

## Resultados

### Morfología floral

Las estructuras reproductivas de *M. flexuosa* se agrupan en grandes inflorescencias interfoliares, coloreadas y olorosas



J. Mijares

de tipo panícula racemosa, con brácteas tubulares conspicuas a lo largo de todos los ejes. Aunque presenta sexos separados (inflorescencias estaminadas con función masculina e inflorescencias pistiladas con función femeninas en individuos distin-

tos), la estructura morfológica de las inflorescencias masculinas y femeninas sigue un patrón común, con un raquis o rama principal que sostiene ramas secundarias, y estas a su vez, sosteniendo raquillas en las que se insertan las flores (Figuras 1 y 2).



**Figura 1.** Estructuras reproductivas masculinas de *M. flexuosa*. A) Inflorescencia, B) detalle de una rama y de las raquillas, C) detalle de una flor masculina en antesis.



**Figura 2.** Estructuras reproductivas femeninas de *M. flexuosa*. A) Inflorescencia, B) detalle de una rama, raquillas y botones florales, C) detalle de flor femenina en antesis.

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

Una inflorescencia masculina tiene un raquis de  $1.8 \text{ m} \pm 0,6 \text{ DE}$  ( $n = 64$ ) de largo el cual lleva en promedio  $36 \pm 16 \text{ DE}$  ( $n = 64$ ) ramas de color verde y de hasta  $1,2 \text{ m}$  de largo, colgantes dispuestas en un solo plano (Figura 1a). Cada rama puede sostener en promedio  $38 \pm 15 \text{ DE}$  ( $n = 124$ ) raquillas de hasta  $5 \text{ cm}$  de largo también dispuestas en un solo plano (Figura 1b). Cada raquilla sostienen en promedio  $97 \pm 34 \text{ DE}$  ( $n = 354$ ) botones florales verdes y anaranjados al madurar de hasta  $2 \text{ cm}$  de largo (Figura 1b). Las flores masculinas miden entre  $0,3\text{-}0,6 \text{ cm}$  de ancho y  $0,4\text{-}0,5 \text{ cm}$  de largo. Una inflorescencia masculina puede llegar a tener  $132.696 \pm 24434 \text{ DE}$  ( $n = 64$ ) flores masculinas.

Una inflorescencia femenina tiene un raquis de  $1.6 \text{ m} \pm 1.1 \text{ DE}$  ( $n = 56$ ) de largo,

el cual presenta en promedio  $28 \pm 8 \text{ DE}$  ( $n = 106$ ) ramas de color verde y de hasta  $1,5 \text{ m}$  de largo, colgantes dispuestas en un solo plano (Figura 2a). Cada rama puede sostener en promedio  $38 \pm 15 \text{ DE}$  ( $n = 254$ ) raquillas de hasta  $2 \text{ cm}$  de largo (Figura 2b). Cada raquilla sostienen en promedio  $3 \pm 2 \text{ DE}$  ( $n = 402$ ) botones florales. (Figura 2b). Las flores femeninas miden  $1,7\text{-}2 \text{ cm}$  de ancho y  $1,0\text{-}1\text{-}3 \text{ cm}$  de largo, de color naranja al madurar, presentan pétalos valvados y gineceo sincárpico (Figura 2c). Una inflorescencia femenina de *M. flexuosa* puede producir  $3.192 \pm 1434 \text{ DE}$  ( $n = 40$ ) flores femeninas.

Los frutos se encuentran en grandes racimos o infrutescencias (Figura 3a-b) y cada palma puede producir en promedio  $4 \pm 3 \text{ DE}$  ( $n = 623$ ) infrutescencias (Figura



**Figura 3.** Infrutescencias de *M. flexuosa*. A) Varias infrutescencias por palma, B) fruto , C) detalle de una infrutescencia.



J. Mijares

3a-b). Cada fruto es una drupa, que varía de forma entre oblonga, globosa y elipsoidal revestida por un epicarpio de escamas córneas imbricadas de hasta 6 mm de ancho (Figura 3c), de color rojo o anaranjado, con un tamaño promedio de  $5,16 \pm 1,25$  cm de longitud y  $3,06 \pm 0,92$  cm de ancho. El peso seco promedio de cada fruto es de  $12,14 \pm 1,8$  g, del cual  $5,06 \pm 0,68$  g corresponde a la semilla, de consistencia dura y  $2,6 \pm 0,23$  cm de longitud.

### Desarrollo de la inflorescencia

Las inflorescencias masculina y femenina de *M. flexuosa* pasan por varias etapas de desarrollo desde que emerge hasta finalizada su función reproductiva bien con la liberación del polen en las masculinas o la dispersión de frutos en las femeninas (Figuras 4-5). El tiempo de desarrollo de una inflorescencia masculina es de  $104 \pm 7$  días ( $n=55$ ) desde que inicia la emergencia del raquis hasta la caída de las flores masculinas, y de  $306 \pm 12$  días DE ( $n=42$ ) en las femeninas, desde la emergencia del raquis hasta la caída de los frutos.

### Emergencia de raquis y ramas

Esta fase de desarrollo comienza cuando el ápice del raquis floral comienza a ser visible en el interior de la corona, hasta que queda totalmente expuesto y se han formado las ramas que contendrá (Figura 4a, 5a). El tiempo que tardó en desarrollarse el raquis y las ramas durante el periodo de observación de este estudio fue de 18-22 días tanto en las inflorescencias masculinas como femeninas.

**Desarrollo de raquillas.** En esta fase emergen las raquillas de entre las brácteas que conforman las ramas en cada inflorescencia, es una de las fases más largas en las inflorescencias masculinas (48-55 días)

respecto a las inflorescencias femeninas (20-24 días) (Figura 4b, 5b).

**Desarrollo de botones florales.** Una vez desarrolladas las raquillas ocurre la formación y maduración de los botones florales, unos 28-35 días en inflorescencias masculinas y 45-55 días en las femeninas (Figura 4c, 5c).

**Preantesis.** Fase corta en la cual las flores toman el color característico (rojo-anaranjado); en las flores femeninas los pétalos abren y dejan expuesto el estigma pero este tarda varias horas en iniciar la receptividad (Figura 4d, 5d).

**Antesis.** En esta fase los pétalos de las dos flores abren completamente. En las estaminadas las anteras abren y exponen los granos de polen, en las pistiladas los estigmas son receptivos (Figura 4e, 5e).

**Desarrollo y maduración de frutos.** Una vez polinizada la flor inicia la maduración del ovario el cual va tomando la forma de un fruto pequeño, de color verde, el tamaño se incrementa con el paso de los días hasta que el fruto ha alcanzado el tamaño final de desarrollo. Desde la polinización, un fruto tarda entre 52-64 días en desarrollarse y entre 155-178 días en madurar (Figura 5 f).

**Caída de flores y frutos.** En las inflorescencias masculinas una vez caídas todas las flores, toda la inflorescencia toma un color café y permanece sobre la palma varios meses o incluso hasta el siguiente evento reproductivo, pues en su interior se completa el ciclo de vida de varias especies de visitantes y polinizadores. Una vez maduros los frutos comienzan a desprenderse y caen al suelo durante tres o cuatro semanas, este proceso se acelera cuando hay



BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

**DURACIÓN Y FASES DE  
DESARROLLO  
INFLORESCENCIAS  
MASCULINAS**



**1** Emergencia raquis y raquillas  
18- 22 días



**2** Desarrollo de raquillas  
48-55 días



**3** Desarrollo de botones florales  
28-35 días



**4** Pre-antesis  
2-4 días



**5** Antesis  
4-7 días



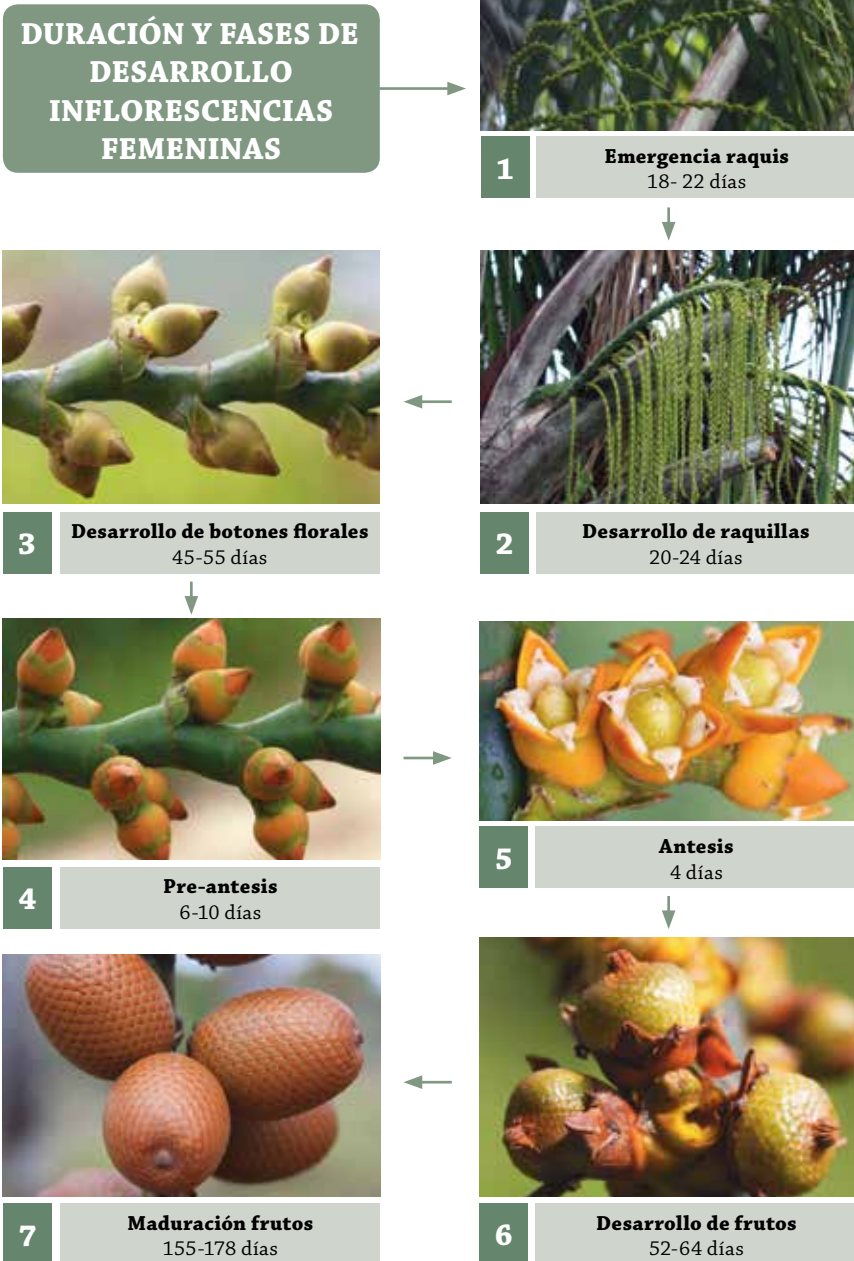
**6** Senescencia-Inflorescencia

**Figura 4.** Duración y fases de desarrollo de una inflorescencia masculina de *M. flexuosa*.



J. Mijares

**Figura 5.** Duración y fases de desarrollo de una inflorescencia femenina de *M. flexuosa*.



## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

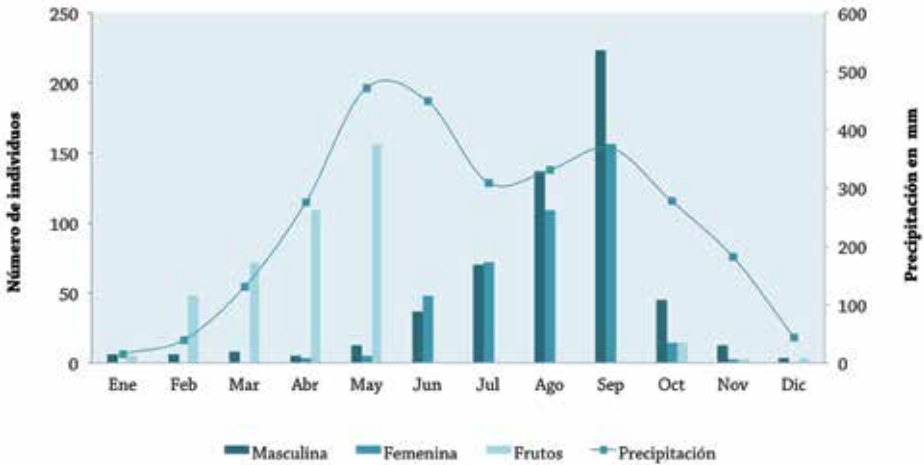
visita de fauna (aves, mamíferos) sobre la infrutescencia (Figura 4f, 5g).

### Fenología reproductiva

La fenología reproductiva de *M. flexuosa* se caracteriza por la diferencia entre los tiempos de producción de inflorescencias masculinas, femeninas y frutos (Figura 6). La producción de inflorescencias masculinas se mantiene generalmente a lo largo del año. Las inflorescencias femeninas, aunque se pueden encontrar algunos individuos a lo largo del año, inician su producción en abril y hasta octubre, con un pico de junio a septiembre, período que coincide con el de mayor producción de inflorescencias masculinas. Las infrutescencias comienzan a producirse nueve meses después de la primera floración, en octubre, con un pico de febrero a mayo, durante el periodo de mayor precipitación (Figura 6).

La intensidad de la floración muestra que cada año florecen entre un 10-15% de palmas masculinas y femeninas de la población. Los individuos van alternando su período reproductivo de manera asincrónica con pocos individuos floreciendo cada año. El 32% de las palmas masculinas florecieron en dos años o períodos reproductivos consecutivos, el 44% florecieron cada dos años y el 24% cada tres años. En las palmas femeninas tan solo el 13% florecieron dos años consecutivos, el 51% de las hembras florecieron cada dos años y 26% repitieron floración cada tres años.

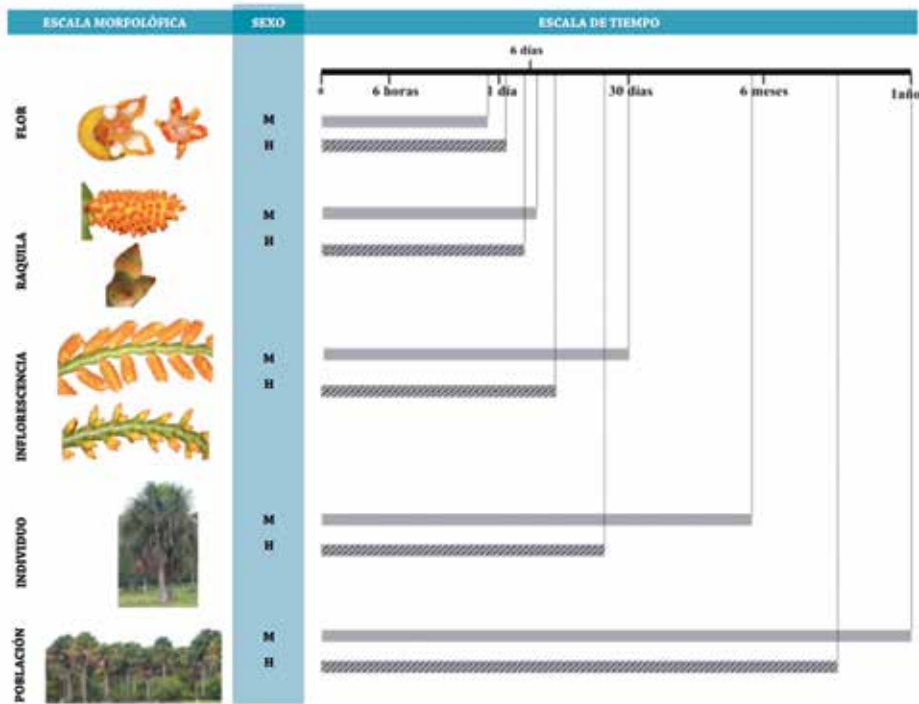
La funcionalidad y duración de las estructuras reproductivas de *M. flexuosa* es diferente en las flores masculina y femenina y varía de acuerdo a la escala de observación: flor, raquillas, inflorescencias, individuos o población (Figura 7). Una flor masculina dura en antesis hasta 20 horas



**Figura 6.** Promedio mensual de individuos masculinos y femeninos de *M. flexuosa* en floración y fructificación durante cinco periodos reproductivos 2007-2011.



J. Mijares



**Figura 7.** Duración de eventos reproductivos según la escala morfológica en inflorescencia masculina (M) y femenina (F).

mientras que una flor femenina puede permanecer hasta dos días. A nivel de la raquilla, las flores masculinas presentan un ritmo de floración que se extiende hasta por siete días, mientras que las raquillas de las inflorescencias femeninas -que presentan entre una a seis flores- pueden estar activas hasta cuatro días. Una inflorescencia masculina puede permanecer activa hasta 30 días entre tanto las inflorescencias femeninas pueden terminar la actividad a los seis días o extenderse hasta 15, aspecto que depende de la sincronía en la floración de los botones florales que en ocasiones es alto y en otras asincrónico. La duración en floración de cada individuo depende del número y de la sincronía de

las inflorescencias que produzca cada uno. El número de inflorescencias por individuo registrado varió entre  $4 \pm 1$  inflorescencias ( $n = 855$ ) en las masculinas y  $4 \pm 3$  inflorescencias ( $n = 627$ ) en las femeninas. Al nivel de individuo las inflorescencias femeninas pueden florecer sincrónicamente con pocos días de diferencia o pueden ser asincrónicas con alternancia de la floración entre inflorescencias con separación de varios días, de tal forma que cada inflorescencia entra en actividad una vez concluye la anterior y así sucesivamente.

### Biología floral

La antesis de las flores masculinas ocurrió entre las 16-18 horas; cada flor abierta fue

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

funcional entre 12 y 20 horas, luego entró en senescencia y cayó de la inflorescencia. Al final de la tarde del día siguiente inició la antesis de un nuevo grupo, manteniéndose hasta por siete días la oferta de polen. El ritmo diario de floración en las raquillas de las flores masculinas es sincronizado con pocas flores abiertas del primer al tercer día, con un pico de mayor floración entre el cuarto y el quinto día y con la antesis de las restantes flores entre el sexto y séptimo día. La viabilidad de los granos de polen durante el tiempo de presentación alcanza valores de 93%. Las flores de *M. flexuosa* produjeron en promedio 35.000 de granos polen por antera ( $n = 45$ ), 210.000 por flor ( $n = 10$ ), 20.370.000 por raquilla y 27.866.160.000 granos de polen por inflorescencia ( $n = 5$ ).

Las flores femeninas entraron en antesis entre las 16-18 horas, pero presentaron un período de preantesis que duró entre 6 y 10 días, dos de los cuales tardaron en madurar los estigmas para ser receptivos. Las flores femeninas presentaron un ritmo de floración muy variable, en ocasiones todas las flores abrieron y expusieron los estigmas receptivos coordinadamente, mientras que en otras ocasiones alternaron la antesis tanto a nivel de las raquillas, ramas e incluso en las inflorescencias de una misma palma. Tal asincronía en la floración generó variación en la extensión de la floración y fructificación (Figura 7). El volumen promedio de néctar fue de 1,1  $\mu\text{l} \pm 0.7$  con concentración de azúcar de  $13\% \pm 2.4$ .

### Aromas florales

Las inflorescencias masculinas y femeninas de *M. flexuosa* produjeron un fuerte, agradable y persistente aroma, perceptible a una distancia considerable de la palma florecida. La intensidad del aroma se relacionó con el número de flores en el bos-

que y la cantidad de ellas en antesis en las inflorescencias. La intensidad disminuyó a medida que la flor se hizo más vieja. El análisis químico mostró que el aroma de las inflorescencias masculina y femenina fue similar en un 95% (índice de Sorensen) y que todas las muestras estuvieron conformadas por una mezcla que en promedio contenía  $38 \pm 3$  (DS, rango 27- 38,  $n=2$ ) compuestos de los cuales el Tridecano constituyó el 70%, el Pentadecano el 13%, y el Undecano el 8% del aroma en las inflorescencias masculinas. La composición química del aroma floral en las inflorescencias femeninas estuvo conformado por el Tridecano con el 63%, el Pentadecano con el 17%, y el Undecano con el 6%. Los tres compuestos conformaron el 91% y 86% del total de la composición del aroma en las inflorescencias masculinas y femeninas, respectivamente.

### Sistema reproductivo

Las flores en la prueba de apomixis (agamospERMIA) no fructificaron exitosamente, demostrando que la especie no es apomictica. Debido a que *M. flexuosa* es una palma dioca, con una tasa de formación de frutos por alogamia de 67,5% sin diferencias significativas (prueba de proporciones  $Z=0,12$ ;  $P=0,52$ ) con las pruebas de polinización abierta con 58,4% de frutos formados, indican la xenogamia obligada en esta palma. El 22 y 20% de frutos no formados en las pruebas de alogamia y control respectivamente, indican la tasa de flores que son no funcionales desde el inicio o no fueron polinizadas, y que por lo tanto no se convierten en frutos. Por otra parte el 10 y 21% de los frutos se desarrollaron pero fueron abortados en el proceso y no completaron el desarrollo (Tabla 1).

### Visitantes florales

Las inflorescencias masculinas de *M. flexuosa* fueron visitadas por 64 especies



J. Mijares

**Tabla 1.** Resultados de tratamientos luego de polinizaciones controladas en *Mauritia flexuosa*.

Tratamiento	Flores	Frutos formados/%	N° individuos	N° frutos no formados/Abortos
Apomixis	1000	0 / 0	20	1000/0
Polinización controlada	1000	675/ 67,5%	20	220/105
Control	1000	584 /58,4%	20	200/216

de insectos y otros artrópodos, mientras que las femeninas tan solo por 16 especies (Tabla 2). El orden Coleoptera fue el más diverso y las familias con el mayor número de especies fueron Curculionidae con 16 especies (Figura 8b-i) y Chrysomelidae con seis especies (Figura 8 j-m), mientras que ocho especies de abeja (Apidae, Meliponinae) visitaron las inflorescencias (Figura 8 q-s).

La abundancia de los visitantes de inflorescencias masculinas y femeninas, mostró que la mayoría de las especies fue poco abundante (pocos individuos) y pocas especies fueron muy abundantes. En ambos tipos de inflorescencias *Mystrups dalmasi* (Nitidulidae, Coleoptera) fue el más abundante (Figura 8a) con promedios de 1000 insectos por colecta en inflorescencias masculinas y 700 en las femeninas (Figura 9), el resto de los visitantes presentó abundancias que no sobrepasan los 200 individuos y generalmente su actividad y abundancia se concentró en las inflorescencias masculinas.

Dado el tamaño de la inflorescencia es muy difícil estimar abundancias reales de cada especie de insecto; sin embargo, la abundancia acumulada de insectos en una inflorescencia de *M. flexuosa* durante el periodo de mayor actividad fue

1243516±940 DE (n=4), correspondiendo el 88% a *Mystrups dalmasi*.

La llegada de los visitantes florales fue entre crepuscular y nocturna (18:30 a 20:00 horas) y coincidió con la hora de apertura de los botones y la liberación del aroma. A medida que las flores entraron en antesis, una nube de visitantes conformada por diversas especies, accedieron a las flores. Esto se repitió día tras día a lo largo de toda la fase. La mayoría de especies visitantes de las inflorescencias masculinas, presentaron comportamientos y formas de aprovechamiento de recursos florales particulares. Dependiendo del tipo y cantidad de recompensas que las inflorescencias ofrecían, los insectos permanecían o abandonaban la inflorescencia. Las recompensas ofrecidas fueron alimento (polen, presas vivas y tejidos florales), ubicación de parejas, y sitios para el desarrollo de sus estados inmaduros.

El comportamiento de los visitantes en las inflorescencias femeninas varió tanto en la permanencia como en la actividad. La hora de llegada fue similar entre las 18:30 a 20:00 horas y la nube de visitantes incluyó a *Mystrups dalmasi* y diversas especies de Curculionidae. Estos insectos accedieron a las flores y tuvieron contacto con los estigmas pero abandonaron la

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE



**Figura 8.** Visitantes florales de *M. flexuosa* en al Orinoquia de Colombia. A) *Mystrops dalmasi* (Nitidulidae); B-I) Curculionidae; J-M) Chrysomelidae; M-N) Staphylinidae; O) *Discocoris drakei* (Heteroptera); P) *Drosophila* (Díptera) y Q-S) Meliponinae (Apidae).



J. Mijares

**Tabla 2.** Visitantes florales de *Mauritia flexuosa*. Abundancias indicadas como \*\*\* muy abundantes ( $\geq 500$  individuos); \*\*abundantes (20-500), \*raro (5- 20), + esporádicos (1-5) y – ausente (0). m indica inflorescencia masculina y f indica inflorescencia femenina. 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).

ORDEN	FAMILIA/Géneros	Abundancia		Frecuencia		Eficiencia
		m	f	m	f	
<b>COLEOPTERA</b>						
<b>CARABIDAE</b>						
	<b>Lebini</b>					
	<i>Lebia</i> sp.1	*	-	PF	PF	Nop
<b>CUCUJIDAE</b>						
	<i>Pediacus</i> sp. 1	+	-	*	-	PF
<b>CURCULIONIDAE</b>						
<b>Acalyptinae</b>						
	<i>Andranthobius</i> sp. 1	*	*	F	F	Poc
	<i>Celetes</i> sp. 1	**	**	MF	MF	Pbe
	<i>Celetes</i> sp. 2	**	*	F	F	Pbe
	<i>Phyllotrops</i> sp. 1	*	*	MF	MF	Pbe
	<i>Phytotribus</i> sp. 1	**	**	MF	MF	Pbe
	<i>Phytotribus</i> sp. 2	**	**	MF	MF	Pbe
<b>Baridinae</b>						
	<i>Bondariella</i> sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
	Centrinae Gen 4, sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
	<i>Tonesia</i> sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
	<i>Parisoschoenus expositus</i>	*	*	PF	PF	Pbe
	<i>Parisoschoenus maritimus</i>	*	-	PF	PF	Nop
	<i>Terires</i> sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
<b>Cryptorhynchinae</b>						
	<i>Cryptorhynchus</i> sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
	<i>Cryptorhynchus</i> sp. 2	*	-	PF	PF	Nop
	<i>Eubulus</i> sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
<b>Rhynchophorinae</b>						
	<i>Mauritinus seferi</i>	+	-	PF	PF	Nop
<b>CHRYSOMELIDAE</b>						
<b>Alticinae</b>						
	<i>Longitarsus</i> sp. 1	*	*	F	F	Nop
	<i>Longitarsus</i> sp. 2	*	-	F	F	Nop
	Gén 2, sp. 1	*	-	PF	PF	Nop



## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

Tabla 2. Continuación.

ORDEN	FAMILIA/Géneros	Abundancia		Frecuencia		Eficiencia
		m	f	m	f	
<b>Crptocephalinae</b>						
	<i>Sphaeropsis</i> sp. 1	-	-	F	F	Nop
	Gén 2, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
<b>Galerucinae</b>						
	<i>Monolepta</i> sp. 1	-	-	F	F	Nop
	Gén 2, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
<b>NITIDULIDAE</b>						
	<i>Mystrops dalmasi</i>	***	***	MF	MF	Pae
	Gén 2 sp. 1	+	-	PF	PF	Poc
<b>STAPHYLINIDAE</b>						
<b>Staphylininae</b>						
	<i>Xanthopygus</i> sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
	<i>Xanthopygus</i> sp. 2	+	-	PF	PF	Nop
	<i>Aleochara</i> sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
	<i>Philonthus</i> sp. 2	+	-	PF	PF	Nop
<b>SCARABAEIDAE</b>						
<b>Dynastinae</b>						
	<i>Cyclocephala amazona</i>	+	-	PF	PF	Nop
<b>SCOLYTIDAE</b>						
	sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
<b>SILVANNIDAE</b>						
	<i>Silvanus</i> sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
<b>HYMENOPTERA</b>						
<b>APIDAE</b>						
	<i>Apis mellifera scutellata</i>	+	-	PF	PF	Nop
<b>Meliponinae</b>						
	<i>Oxytrigona mellicolor</i>	**	*	MF	MF	Pbe
	<i>Partamona</i> sp. 1	*	+	F	F	Pbe
	<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	*	-	F	F	Nop
	<i>Plebeia</i> sp. 1	**	**	MF	MF	Pbe
	<i>Plebeia</i> sp. 2	+	-	F	F	Pbe
	<i>Plebeia</i> sp. 3	+	-	F	F	Pbe
	<i>Trigonisca</i> sp. 1	*	+	PF	PF	Pbe
	<i>Trigona amalthea</i>	**	**	MF	MF	Pbe
<b>FORMICIDAE</b>						
	sp. 1	+	-	PF	PF	Nop



J. Mijares

**Tabla 2.** Continuación.

ORDEN	FAMILIA/Géneros	Abundancia		Frecuencia		Eficiencia
		m	f	m	f	
	sp. 2	+	-	PF	PF	Nop
<b>VESPIDAE</b>						
	<i>Protopolybia</i> sp. 3	*	+	PF	PF	Nop
	<i>Polybia</i> sp. 1	*	+	PF	PF	Nop
	Gén 3, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
<b>DIPTERA</b>						
<b>DROSOPHILIDAE</b>						
	<i>Drosophila</i> sp. 1	*	+	F	F	Nop
	<i>Drosophila</i> sp. 2	*	+	F	F	Nop
<b>CALLIPHORIDAE</b>						
	sp. 1	+	-	F	F	Nop
	sp. 2	-	-	PF	PF	Nop
<b>CERATOPOGONIDAE</b>						
	sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
<b>PHORIDAE</b>						
	<i>Pericyclopera</i> sp. 1	+	-	F	PF	Nop
<b>HETEROPTERA</b>						
<b>ANTHOCORIDAE</b>						
	<i>Xylocaris</i> sp. 1	*	-	F	F	Nop
<b>MIRIDAE</b>						
	sp. 1	+	-	F	PF	Nop
	Gén 2, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
<b>THAUMASTOCORIDAE</b>						
	<i>Discocoris drakei</i>	**	*	MF	PF	Nop
	<i>Phymata</i> sp. 1	+	-	F	PF	Nop
<b>DERMAPTERA</b>						
<b>CARCINOPHORIDAE</b>						
	<i>Euborellia</i> sp.1	+	-	PF	PF	Nop
<b>ARACNIDA</b>						
<b>THOMISIDAE</b>						
	<i>Diaea</i> sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
<b>SALTICIDAE</b>						
	Gén 1, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
	Gén 2, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

flor al no encontrar recompensa; algunos de ellos se concentraron en los estaminodios por unos segundos y nuevamente volaron hacia otra flor, comportamiento que se repitió durante varias horas hasta que abandonaron la inflorescencia definitivamente. Algunas especies que visitaron las inflorescencias fueron ocasionales con abundancias entre 1-3 individuos (Tabla 2), permanecieron en las flores consumiendo néctar y parte del tejido de los estaminoidios.

Al día siguiente de iniciada la antesis, solo unas pocas abejas visitaron las flores femeninas, algunas volaron sobre las flores, se posaron sobre los estaminoidios y eventualmente tocaron los estigmas; también se acercaron a la base de los pétalos -donde se encuentra el néctar- y con mucha frecuencia se acercaron a la base de la flor donde colectaron una secreción similar al látex transparente. En las inflorescencias femeninas la actividad fue muy baja la mayor parte del tiempo, al contrario que en las inflorescencias masculinas en donde fue significativamente mayor incluso cuando ya se habían caído las últimas flores.

La eficiencia en el transporte de polen por parte de los insectos que visitan las flores de *M. flexuosa* fue muy diferente entre especies y grupos de insectos (Tabla 3). La importancia relativa de cada insecto como polinizador (IRIP) muestra que de las 64 especies de insectos que acceden a las inflorescencias masculinas, solo 16 llegan a las femeninas, 10 llegan con polen y tan solo *Mystrops dalmasi*, *Phytotribus* sp. 1, *Phyllotrops* sp. 1, *Celetes* sp. 1 y *Trigona amalthea* participaron en la polinización. *Mystrops dalmasi* (Nitidulidae) transportó la mayor parte del polen (cerca del 91%), el porcentaje restante fue transportado

por varias especies de Curculionidae (*Phytotribus* sp. 1, *Celetes* sp. 1, *Phyllotrops* sp.1) (5%) y abejas meliponinas (Apidae) (4%) (Tabla 3). Por lo tanto, el principal polinizador de *M. flexuosa* es *Mystrops dalmasi*, ciertas de especies de Curculionidae son polinizadores secundarios y las abejas meliponinas lo son solo eventualmente.

### Polinización por viento

Puede haber dispersión de polen pero no a grandes distancias, ya que solo se encontró polen en las trampas colocadas a 50 cm y 100 cm de distancia de las inflorescencias masculinas. Se contabilizó un total de 2.356 granos (35 láminas). Las láminas colocadas a 50 cm contenían el 68%, de los granos de polen, mientras que las colocadas a 1 m de distancia contenían el 21%, y el restante 11% se encontró en las láminas colocadas a 1,5 metros. En las trampas colocadas cerca de inflorescencias femeninas se contabilizaron 350 granos distribuidos en 15 láminas.

El bajo número de trampas con polen en las inflorescencias femeninas, la baja concentración de polen hallado en todas las trampas y la escasa distancia de desplazamiento de la fuente de polen, sugieren que la polinización por viento en *M. flexuosa* no ocurre y que otros factores tales como la presencia de polenkitt, la ubicación de las inflorescencias y flores -que impedirían la recepción de polen- hacen que la anemofilia sea improbable.

### Eficiencia reproductiva

El número de flores producidas por inflorescencia varió entre 814 y 3753 de las cuales en promedio,  $875 \pm 273$  (DS, intervalo 412-1652, n=30) se convirtieron en frutos viables. En promedio  $1006 \pm 671$  (DS, intervalo 256-3032, n=30) flores no



J. Mijares

**Tabla 3.** Valores del índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa (IRP) como polinizador para los visitantes de *Mauritia flexuosa*. Valores calculados a partir de abundancias relativas en fase femenina (AB), capacidad de transporte de polen (CTP), eficiencia en transporte de polen (ETP), constancia (C) y fidelidad (F).

	AB	CTP	ETP	C	F	IVIP	IRIP
<i>Mystrops dalmasi</i>	1234	678	69344	1	1	5.80E+10	91.5
<i>Phytotribus</i> sp. 1	150	349	25678	1	1	1344243300	2.1
<i>Phyllotrops</i> sp. 1	146	346	21567	1	1	1952236650	1.7
<i>Celetes</i> sp. 1	156	567	7893	1	1	838802423	1.1
<i>Trigona amalthea</i>	76	3456	23456	0.33	1	1337184024	3.2
<i>Celetes</i> sp.especie 2	57	235	3453	1	1	26575146	0.07
<i>Andranthobius</i> sp. 1	150	45	890	1	0.33	7875271.8	0.003
<i>Phytotribus</i> sp. 2	125	25	197	0.66	0.33	134083.125	2.00E-04
<i>Parisoschoenus expositus</i>	138	669	1437	0.91	0.5	60363354.87	0.095
<i>Oxytrigona</i> sp. 1	93	456	1751	0.75	0.5	27846153	0.04
<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	48	678	1234	0.66	0.5	11256537.6	0.02
<i>Longitarsus</i> sp. 1	20	146	113	0.5	0.33	54443.4	8.00E-04
<i>Plebeia</i> sp. 2	18	657	1234	0.41	0.5	361317.42	0.0047
<i>Plebeia</i> sp. 3	25	152	985	0.25	1	128250	1.40E-03
<i>Trigonisca</i> sp. 1	20	432	1567	0.58	0.5	3468.4	6.10E-03
<i>Protopolybia</i> sp. 3	15	238	42	0.58	0.33	8199.576	4.28E-06

se desarrollaron o se abortaron en el proceso de desarrollo (Figura 10). La eficiencia reproductiva relativa o proporción de frutos formados por inflorescencia fue 46,2% lo cual indica un estado intermedio de eficiencia.

## Discusión

Debido a que *M. flexuosa* es una especie dioica, que no forma frutos por apomixis y la polinización por el viento no ocurre, debe ser considerada como una planta con un sistema reproductivo estrictamente

xenogámico, con polinización cruzada tipo obligada y dependiente de insectos para transportar y depositar el polen necesario que fertilice la cantidad de flores que produce cada inflorescencia.

La dependencia entre las plantas dioicas y sus polinizadores, es un factor crítico en su éxito reproductivo (Renner y Ricklefs 1995, Weiblen *et al.* 2000). Por lo tanto, la planta debe proveer medios de atracción, compensación y mantenimiento a los polinizadores para asegurarse con ello la reproducción. En el caso de *M. flexuosa*

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

el servicio de la polinización parece estar asegurado dado el alto número de insectos que visitan sus flores (Tabla 2); sin embargo nuestros resultados muestran que pocas especies participan realmente en la polinización (Tabla 3), básicamente porque la actividad de la mayoría de insectos se centra en las flores masculinas en donde encuentran gran cantidad de polen - principal recompensa de la palma-y no visitan las flores femeninas o lo hacen en muy bajo número. Este caso de alta diversidad de visitantes pero con poca participación en la polinización es uno de los fenómenos que caracteriza a las palmas tropicales y ha sido ampliamente documentado (p. e. Búrquez *et al.* 1987, Anderson *et al.* 1988, Ervik 1995, Kùchmeister *et al.* 1998, Núñez *et al.* 2005, Núñez y Rojas 2008, Fava *et al.* 2011).

La polinización por insectos en *M. flexuosa* ha sido considerada en trabajos previos (Ervik 1993, Storti 1993, Abreu 2001); sin embargo, el tipo del polinizador era tema sin resolver, básicamente porque se ha planteado un grupo distinto por cada zona en la que se ha estudiado la palma. En un área de Brasil, Storti (1993), planteó que tres grupos de coleópteros de las familias Nitidulidae, Curculionidae y Cucujidae fueron los polinizadores. Por su parte, Abreu (2001), en otra localidad de Brasil planteó que varias especies de Apidae, Meliponinae fueron los principales polinizadores, mientras que en Ecuador, Ervik (1993) consideró que varias especies de coleópteros de la familia Chrysomelidae fueron los polinizadores.

Los resultados de este estudio concuerdan con la presencia y participación de la mayoría de los grupos de insectos propuestos, pero al cuantificar su papel como polinizadores (IVIP-Tabla 3), se

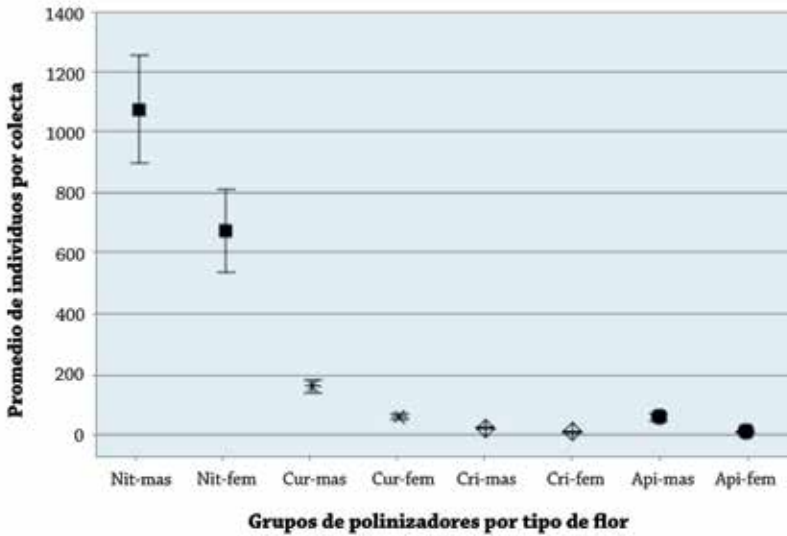
encontraron diferencias significativas en la eficiencia, y por tanto en la importancia de cada grupo en la reproducción de la palma. Los resultados muestran a *Mystrops dalmasi* (Nitidulidae) como el principal polinizador al transportar el 91% del polen, seguido con mucha diferencia de varias especies de Curculionidae y de abejas meliponinas (Tabla 3). No se halló participación significativa de las especies de Chrysomelidae en la polinización de *M. flexuosa*, reportados previamente (Ervik 1993).

Resulta un poco extraña la baja eficiencia de las abejas meliponinas en la polinización de *M. flexuosa*, especialmente si se tiene en cuenta que esta palma presenta néctar como recompensa. El néctar es uno de los principales factores en determinar la existencia de síndrome de polinización por abejas o melitofilia (Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberger 1990). De tal modo que la explicación para la baja eficiencia podría estar relacionada con el hecho de que la hora de antesis de los dos tipos de flores (macho y hembra) es crepuscular, horario en el que la actividad de las abejas disminuye. La antesis crepuscular junto con la biología floral nocturna, son dos factores selectivos que reducen la importancia de las abejas como polinizadores de palmas (Silberbauer-Gottsberger 1990). De igual manera, las abejas presentaron abundancias muy bajas en las inflorescencias femeninas (Figura 9), y la actividad estuvo asociada principalmente a la colecta de polen en las flores masculinas y a la colecta de látex, -aspecto también observado por Khorsand (2011)- sobre inflorescencias de *M. flexuosa* en Brasil.

Debido a que *M. flexuosa* evidencia una serie de atributos florales asociados al tipo de polinización por coleópteros (antesis



J. Mijares



**Figura 9.** Abundancias relativas por grupo de polinizadores de *Mauritia flexuosa*. Polinizadores y tipo de inflorescencias indicadas como: nitídulidos en inflorescencia masculina (Nit-mas) y femenina (Nit-fem); curculiónidos en inflorescencia masculina (Cur-mas) y femenina (Cur-fem); crisomélidos en inflorescencia masculina (Cri-mas) y femenina (Cris-fem); Apidae en inflorescencia masculina (Api-mas) y femenina (Api-fem).

crepuscular o nocturna, anthesis corta, polen como principal recompensa, liberación de aromas, alta similaridad en la composición de los aromas entre tipos de flores y predominio de pocos compuestos químicos en el aroma floral) y como ciertamente es polinizada por coleópteros (Nitidulidae y Curculionidae) se puede clasificar dentro del grupo de palmas con síndrome de polinización cantarofilia, que es el tipo más importante tanto en palmas monoicas como dioicas (Henderson 1986, 2002) y el más reportado en los estudios de polinización de palmas tropicales (Barfot *et al.* 2011).

La polinización por coleópteros en palmas es la más frecuente, en parte gracias a la

alta diversidad de especies de las tribus Mystropini (Nitidulidae) y de Acalyptini (Curculionidae), íntimamente asociadas y generalmente relacionadas de manera exclusiva a cada palma. Tal asociación conlleva al establecimiento de una relación de dependencia mutua o mutualismo obligado entre cada palma y su polinizador. En dicho mutualismo los polinizadores necesitan de la palma que hospedan para obtener alimentación, encontrar pareja, realizar su ciclo de vida, mientras que para la palma, el beneficio de tener una relación estrecha con el polinizador asegura su fidelidad, constancia y la eficiencia en el traspaso del polen necesario para su reproducción.

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

El papel de los insectos Mystropini (Nitidulidae) y de Acalyptini (Curculionidae) en la polinización de palmas ha sido ampliamente demostrada, ya sea actuando como polinizadores principales, secundarios o copolinizadores (Búrquez *et al.* 1987, Ervik *et al.* 1999, Listabarth 1996, Núñez *et al.* 2005). Sin embargo, a medida que se incrementan los estudios detallados de reproducción en palmas tropicales, son las especies del género *Mystrops* las que toman mayor relevancia e importancia como polinizadores de palmas. Cada vez aparecen nuevos casos como el que aquí se presenta y en el que una o varias especies de *Mystrops* son los polinizadores más importantes y en algunos casos los responsables exclusivos del movimiento de polen en cada palma, por ejemplo *Mystrops* sp. nov A en *Attalea allenii* y *Mystrops* sp. nov B en *Wettinia quinaria* (Núñez *et al.* 2005), *Mystrops cercus* en *Manicaria saccifera* (Copete *et al.* 2011) y *Mystrops* sp. en *Wettinia kalbreyeri* (Lara 2011).

Estudios complementarios en polinización y visitantes florales de *M. flexuosa* realizados en otras zonas de la Orinoquia y diversas localidades de la Amazonia de Colombia (Núñez *et al.* datos sin publicar), muestran el mismo comportamiento, grado de asociación e importancia de *Mystrops dalmasi* con su palma hospedera. Esto evidencia un mutualismo que al parecer no solo ocurre en Colombia sino que se repite a lo largo del área de distribución de la palma, ya que este polinizador ha sido encontrado también en Venezuela y en varias localidades de Brasil y Perú (Kirejtshuk y Couturier 2010).

En consecuencia, atributos como constancia en la visita, especificidad, eficiencia en transporte de polen y presencia de la

asociación en el área de distribución, son evidencia de peso para reconocer la íntima asociación, la importancia en la polinización, la dependencia mutua y por supuesto la especialización entre *Mystrops dalmasi* y las flores de *M. flexuosa*. La especialización entre especies de *Mystrops* y palmas ha sido sugerida y reconocida en otros contribuciones (Henderson 1986, Silberbauer y Gottsberger 1990, Jelínek 1992, Ervik 1993, Kirejtshuk 1997, Henderson 2002, Núñez *et al.* 2005, Nuñez 2007, Kirejtshuk y Couturier 2010).

Los mecanismos asociados al flujo de polen en *M. flexuosa* se dan de manera coordinada, con una clara separación de funciones entre machos y hembras, conductos a atraer y mantener a *Mystrops dalmasi* su principal polinizador, asegurando así el éxito en la reproducción. La suma de varios factores en cada tipo de inflorescencia, el nivel de intensidad con que ocurren y la secuencia ordenada de los mecanismos que intervienen en la polinización permiten plantear un modelo general de polinización para *M. flexuosa* (Figura 11). En este modelo se muestra claramente como en la polinización de *M. flexuosa* el papel de las palmas masculinas está relacionado directamente con la atracción y mantenimiento de polinizadores, y para lograr esto, la función masculina es intensa (producción de gran cantidad de polen) y extensa (flores durante todo el año). El alargamiento de los períodos de producción de machos es un fenómeno común en plantas dioicas (Bawa 1980) y en *M. flexuosa* parece estar asegurado dado el tamaño de las inflorescencias, la cantidad de inflorescencias producidas por individuo y la forma asincrónica en la floración (Figura 7).

Por otra parte, el papel de las flores femeninas está relacionado exclusivamente



J. Mijares

con la atracción de los polinizadores, asegurando con ello que los insectos depositen los granos de polen en los estigmas de cada flor en el momento y en la cantidad adecuada. Para ello el aroma floral juega un papel fundamental, y el mecanismo de atracción de los polinizadores conocido como mimetismo químico, es muy frecuente en las palmas (Knudsen y Tollsten 1993, Borchsenius 1997, Knudsen 1999, Ervik *et al.* 1999, Knudsen *et al.* 1999, Núñez *et al.* 2005, Nuñez 2007, Nuñez y Rojas 2008).

El mimetismo químico es un mecanismo en el cual las inflorescencias femeninas imitan el aroma floral de las masculinas. En el caso de *M. flexuosa* no hay problema para que ocurra el “engaño” dada la similitud de los aromas, 95% en los dos tipos de inflorescencias. El mecanismo es simple pero muy eficiente y se puede explicar de la manera siguiente. Dado que existe alta dependencia de los polinizadores por las inflorescencias masculinas y los insectos reconocen el aroma, el cual al ser liberado les da información de la ubicación de la inflorescencia, las inflorescencias femeninas con tan solo imitar dicho aroma aseguran la llegada de gran cantidad de insectos que acceden a la inflorescencia esperando encontrar polen y demás recompensas. Una vez han llegado a la fuente del aroma, los insectos recorren la inflorescencia y se posan en las flores depositando el polen sobre los estigmas; al no encontrar recompensa, abandonan la inflorescencia habiendo dejado el polen sobre los estigmas, iniciando así el proceso de fertilización.

Otra adaptación importante de *M. flexuosa* y que acompaña la atracción de los polinizadores por mimetismo químico explicada anteriormente, la encontramos en la coincidencia en el período e intensidad

de producción de inflorescencias masculinas y femeninas en la zona (Figura 6). La coincidencia en número y duración de las inflorescencias de los dos sexos limita las barreras del flujo de polen y aumenta la eficiencia en su transferencia debido a que el insecto encuentra más rápidamente la inflorescencia disminuyendo el gasto energético por desplazamientos en los períodos de poca producción. De igual manera, un número alto de inflorescencias y en proporciones por igual (macho y hembra), aumenta la probabilidad de éxito reproductivo debido a que el insecto cargado de polen tiene la misma probabilidad de ser engañado, es decir de llegar a una inflorescencia femenina y depositar el polen o ser atraído a una inflorescencia masculina donde será recompensado con gran cantidad de polen y demás beneficios que allí encuentra.

Debido a que este es el primer estudio en *M. flexuosa* que integra todos los aspectos de la biología reproductiva y ecología de la polinización, no sabemos con certeza qué tan común o qué tanto se repite las estrategias reproductivas observadas aquí en la población de *M. flexuosa* en la Orinoquia colombiana. Al comparar estos resultados con los escasos trabajos que aportan información sobre fenología reproductiva, se concluye que los períodos de producción de las estructuras reproductivas son diferentes (Tabla 4). Los patrones de floración y fructificación de *M. flexuosa* son muy variables y cambian según la localidad. La duda que persiste es si tal variación se debe a factores ambientales locales o si es consecuencia del método de muestreo. Durante décadas, los estudios de fenología en palmas han seguido la metodología de Fournier (1974), desarrollada fundamentalmente para árboles con pocos individuos. Sin embargo, esta metodología



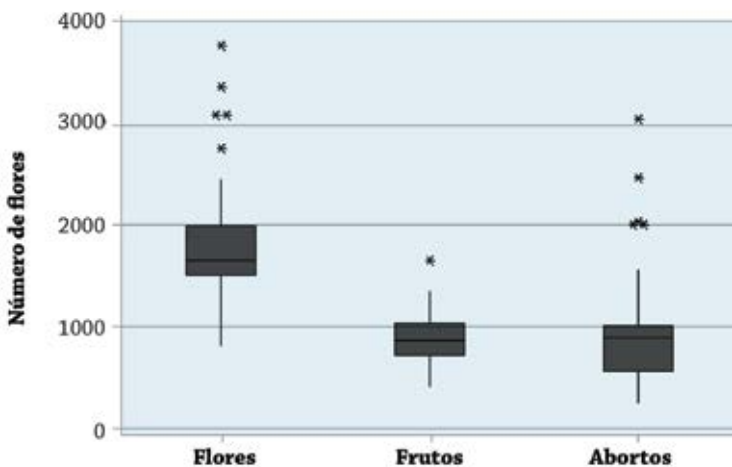
## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

no parece ser muy útil cuando se trata de entender y explicar los patrones fenológicos que podrían estar más correlacionados con el tipo de polinizador que con los factores ambientales.

Este estudio muestra diferencias en el comportamiento reproductivo. Las inflorescencias masculinas se presentan durante todo el año mientras que las femeninas son estacionales con un pico que coincide con las masculinas pero con la posibilidad de presentar flores en cualquier período del año, de tal forma que permitiría la presencia de frutos a lo largo del año.

Se sugiere monitorear el mayor número de individuos de la población porque solo así será posible distinguir las estrategias de cada especie para mantener a sus polinizadores. Serviría además para comprender mejor el hecho de que la producción de flores femeninas sea estacional y a la par de la constante producción de frutos a lo largo del año.

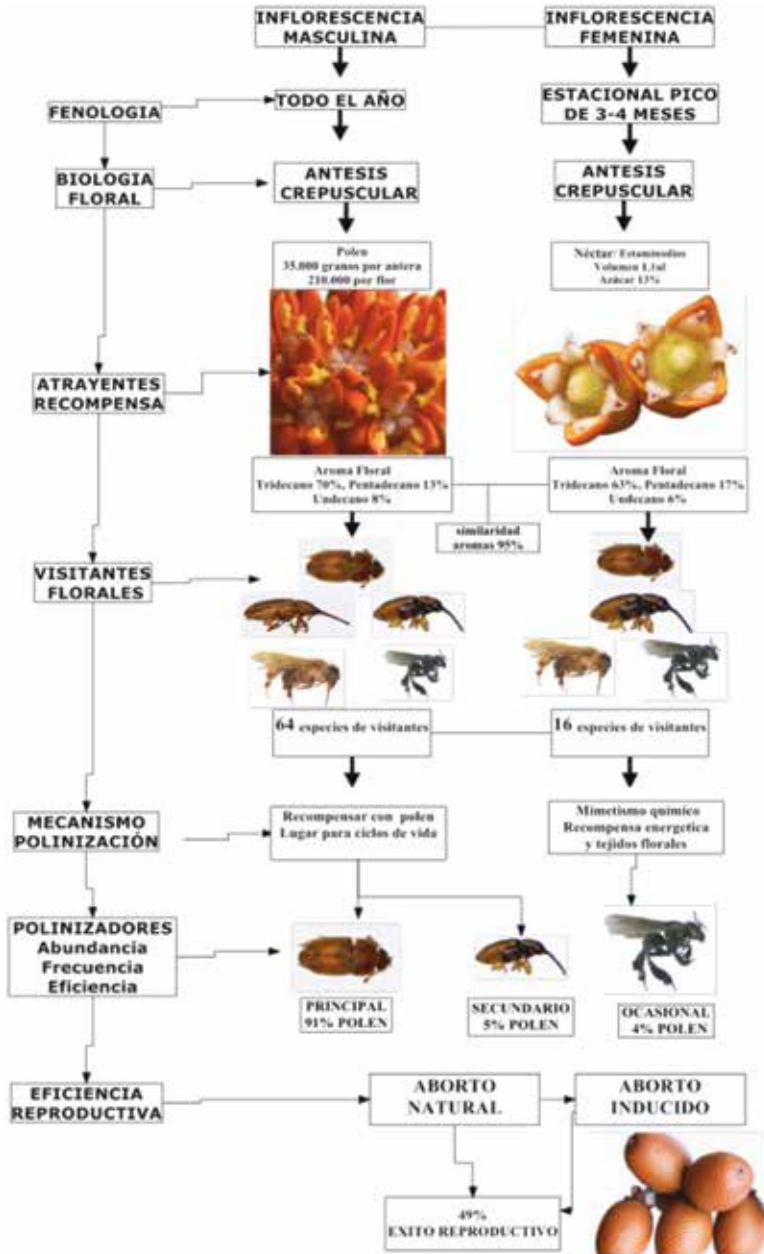
Como se ha visto, la especialización en los sistemas de polinización puede asegurar el traspaso de polen de manera eficiente (Figura 10). Sin embargo, estos sistemas son más vulnerables ante acciones antrópicas que los no especializados, por lo que es indispensable prestar atención y continuar haciendo monitoreos sobre los mecanismos y procesos de polinización y reproducción de esta importante palma. Por otro lado, el engranaje final de las estrategias, adaptaciones, fenómenos y relación con polinizadores que ocurren en *M. flexuosa* puede cambiar según las circunstancias a las que estén sometidas las especies, por lo cual es importante reproducir este tipo de estudios en el mayor número posible de localidades y durante varios períodos reproductivos. Solo así se obtendrá información suficiente para los cada vez más necesarios programas de domesticación, manejo y conservación de esta palma de probado valor ecológico y comercial.



**Figura 10.** Modelo general polinización en *Mauritia flexuosa*.



J. Mijares



**Figura 11.** Eficiencia reproductiva de *Mauritia flexuosa* a partir de la relación flores formadas y frutos producidos.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

**Tabla 4.** Comparación de meses de producción de inflorescencias y fructificación de *Mauritia flexuosa* en Suramérica. El tiempo de ocurrencia de cada estructura reproductiva (inflorescencia masculina, femenina y frutos) se subraya con un color diferente, T= tiempo de evaluación, sexo es indicado como ♂ inflorescencia masculina y ♀ inflorescencia femenina, N° = número de palmas evaluadas en cada estudio.

País	Localidad	Sexo	T	N°	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Referencia	
Bolivia	Iturrealde 12°30'S-67°30'W	♂	12	10													Cabrera y Wallace (2007)	
		♀																
		F																
Brasil	Uberlandia 18°57'S-48°14'W	♂	24	32													Abreu (2001)	
		♀																
		F																
Brasil	Manaus 3°08'S-60°00'W	♂	12	36													Storti (1993)	
		♀																
		F																
Colombia	Caquetá 0°37'S-72°20'W	♂	9	40													Urrego (1987)	
		♀																
		F																



J. Mijares

**Tabla 4.** Continuación.

<b>País</b>	<b>Localidad</b>	<b>Sexo</b>	<b>T</b>	<b>Nº</b>	<b>E</b>	<b>F</b>	<b>M</b>	<b>A</b>	<b>M</b>	<b>J</b>	<b>J</b>	<b>A</b>	<b>S</b>	<b>O</b>	<b>N</b>	<b>D</b>	<b>Referencia</b>
Colombia	Casanare 5°21'N72°17'W	♂	60	1000													Nuñez (este trabajo)
		♀															
		F															
Ecuador	Provincia Napo 0°16'S-77°41'W	♂	12	22													Ervik (1993)
		♀															
		F															
Ecuador	Amazonía	♂	12														Ojeda (1987)
		♀															
		F															
Perú	Loreto 4°32'S-73°33'W	♂	12	30													Reynel <i>et al.</i> (2003)
		♀															
		F															
Venezuela	Estado Guárico 65°22'W8°23'N	♂	24	44													Heimen y Ruddle (1974)

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

## 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 MG. 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.
- Aizen, M. y N. Chacoff. 2009. Las interacciones planta-animal como servicio ecosistémico: el caso del mutualismo de polinización. Pp: 315 - 330. En: Medel, R., A. Aizen y R. Zamora (Eds) Ecología y evolución de interacciones planta-animal. Editorial Universitaria, Chile. Santiago.
- 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
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:15-39
- Bawa, K., S. Bullock, D. Perry, R. Coville y M. Grayum. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72: 346-356.
- Bernal, R. y F. Ervik. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation to Staphylinid beetles. *Biotropica* 28: 682-696.
- Briggs, D. y S. Walters. 1997. Plant variation and evolution. 3rd Edition. Cambridge University Press. Cambridge. 536 pp.
- Bonesso, M., S. Belloni e 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.
- Borchsenius, F. 1997. Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. *sodiroides* (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution* 208: 187-196.
- Búrquez, A., A. Sarukhan y A. Pedraza. 1987. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Botanical Journal of the Linnaean Society* 94: 407-419.
- 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.
- Castaño, N., D. Cárdenas y E. Rodríguez. 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 Sinchí, Corporación para el Desarrollo Sostenible del Sur de la Amazonia, Corpoamazonia. Bogotá, Colombia. 266 pp.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- Consiglio, T. y G. Bournet. 2001. Pollination and breeding system of a neotropical palm *Astrocaryum vulgare* in Guyana: a test of the predictability of syndromes. *Journal of Tropical Ecology* 17: 577-592
- Copete, J., D. Mosquera y L. A. Nuñez. 2011. Ecología de la polinización de la palma *Manicaria saccifera* (Gaertn). Un caso de mutualismo obligado Palma-Polinizador. En Libro de resúmenes. Simposio internacional "impacto de la cosecha de palmas en los bosques tropicales". Agosto 5-12 de 2011. Leticia-Colombia. 105 pp.
- Dafni, A. 1992. Pollination Ecology. A practical approach. Oxford University Press, Oxford. 250 pp.
- De Steven, D., D. Windsor, F. Putz y B. de León. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19: 342-356.
- Dransfield, J., N. Uhl, C. Asmussen, W. Baker, M. Harley y C. Lewis. 2008. Genera Palmarum, the evolution and classification on palms. Richmond (UK): Royal Botanic Gardens, Kew. 610 pp.
- 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).



J. Mijares

- Animal-plant Interactions in Tropical Environments. Zoologisches forschungsinstitut und Museum Alexander Koening, Bonn; Germany.
- Ervik, F. 1995. Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. Ph.D thesis, University of Aarhus, Denmark. 115 pp.
  - Ervik, F. y J. Feil 1997. Reproductive biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. *Biotropica* 29: 309–317.
  - Ervik, F., L. Tollsten y J. T. Knudsen. 1999. Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution* 217: 279–297.
  - Faegri, K. y L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. New York. 244 pp.
  - Fava, W., W. da Silva y M. Sigrist. 2011. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae: Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the panatanal, Brazil. *Flora* 6:575–584.
  - Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24 (4): 422–423.
  - 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.
  - Genini, J., M. Galleti y P. Morellato. 2009. Fruiting phenology of palms and trees in and Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora* 204: 131–145.
  - Gurgel, R., A. Palma, P. Motta, M. Bar y C. Cuba. 2006. Arthropods Associated with the Crown of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae). Palm Trees in Three Different Environments from Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* 35 (3): 302–312.
  - Heinen, H. y K. Ruddle. 1974. Ecology, ritual and economic organization in the distribution of palms starches among the Warao of the Orinoco Delta. *Journal Anthropology Research* 30: 116–138.
  - Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Botanical review* 52: 221–259.
  - Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field guide to the Palms of the Americas. Princeton University Press, 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.
  - Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press. New York. 259 pp.
  - IGAC, Instituto Geografico Agustin Codazzi. 2009. Mapa de bosques de Colombia. Memoria Explicativa. IGAC, INDERENA, CONIF, Bogotá. 201 pp.
  - Jelinek, J. 1992. Nitidulidae (Coleoptera) associated with flowers of oil palm, *Elaeis guineensis* (Arecaceae, Arecaceae), in Rwanda. *Acta Entomologica Bohemoslov* 89: 409–428.
  - Kearns, C. y D. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot, CO. 583 pp.
  - Kirejtshuk, A. G. 1997. On the evolution of anthophilous Nitidulidae (Coleoptera) in tropical and subtropical regions. *Bonner Zoologische Beiträge* 47: 111–134.
  - Kirejtshuk, A. y G. Couturier. 2010. Sap beetles of tribe Mystropini (Coleoptera: Nitidulidae) associated with south American palm inflorescences. *Annales de la Société entomologique de France* 46 (3–4): 367–421.
  - Khorsand, R. 2011. Bees collect resin from *Mauritia flexuosa* in Roraima, Brazil. *Palms* 55 (4): 200–203.
  - Knudsen, J. 1999. Floral scent chemistry in Geonomid palms (Palmae: Geomeae) and its importance in maintaining reproductive isolation. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 83: 141–168.
  - Knudsen, J. T. y L. Tollsten. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnaean Society* 113: 263–284.
  - Knudsen, J. T., S. Andersson. y P. Bergman. 1999. Floral scent attraction in *Geonoma macrostachys*, an understory palm of the Amazonian rain forest. *Oikos* 85: 409–418.

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA MORICHE

- 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.
- Lara, E. 2011. Fenología reproductiva y demografía de la palma *Wettinia kalbreyeri* (Burret) en un bosque Altoandino de Colombia. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia. 125 pp.
- 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.
- Manzi, M. y O. Coomes. 2009. Managing Amazonian palms for community use: A case of Aguaje palm (*Mauritia flexuosa*) in Peru. *Forest Ecology and Management* 257: 510-517.
- Núñez, L. A. 1999. Estudio de biología reproductiva y polinización de *Attalea allenii* y *Wettinia quinaria* (Palmae) en la Costa Pacífica Colombiana. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia. 115 pp.
- Núñez L. A., R. Bernal y J. T. Knudsen. 2005. Diurnal pollination by *Mystrope* beetles: is it weather related? *Plant Systematic and Evolution* 254: 149-171.
- Núñez, L. A. 2007. Evaluación del aislamiento reproductivo entre tres especies simpátricas *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus mapora* y *Euterpe precatoria* (Palmae: Arecoideae) en un bosque de los Andes en Colombia. Tesis maestría. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias – Departamento de Biología. 202 pp.
- 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.
- Ojeda, P. 1994. Efecto de la intervención en la floración y fructificación de *Mauritia flexuosa* L. f. (morete) en el Parque Nacional Yasuní y notas sobre la comercialización del fruto. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito. 49 pp.
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. Pp. 157-184. En: Herrera, C. M., O. Pellmyr (Eds.). *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Science Publishing.
- Peres, C. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme forest. *Biotropica* 26: 285-294.
- 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): 119-142.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, USA. 479 pp.
- Reynel, C., D. Pennington, C. Flores y A. Daza. 2003. Árboles útiles de la Amazonia Peruana. Un manual con apuntes de identificación, ecología y propagación de las especies. Tarea Gráfica Educativa. Lima, Peru. 509 pp.
- Richards, A. J. 1986. *Plant breeding systems*. George Allen y Unwin, Londres. 529 pp.
- Renner S. y R. Ricklefs. 1995. Dioecy and its correlation in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82: 596-606.
- Rojas, R. y G. Stiles. 2009. Analysis of supra-annual cycle: Reproductive phenology of the palm *Oenocarpus bataua* in a forest of the Colombian Andes. *Journal of Tropical Ecology* 25:41-51.
- Scariot, A., E. Lleras y J. Hay. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica* 2: 12-22.
- Silberbauer-Gottsberger, I. 1990. Pollination and evolution in palms. *Phyton* 30: 213–233.
- Storti, E. 1993. Biología floral de *Mauritia flexuosa* L. f. na região de Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazônica* 23 (4): 371-381
- Urrego, L. 1987. Estudio preliminar de la fenología de la Canangucha (*Mauritia flexuosa* L. f.). *Colombia Amazônica* 2 (2): 57-81.
- Weiblen, G., R Oyama y M. Donogue 2000. Phylogenetic analysis of dioecy in Monocotyledons. *American Naturalist* 155: 46-58.
- Zea, E. 1997. Demografía de *Mauritia flexuosa* en una sabana mal drenada de la Orinoquia colombiana y sus aplicaciones en la evaluación de alternativas de manejo. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 127 pp.



# 8. Las algas desmidiáceas como indicadores: Mateyuca y Flor Amarilla, dos morichales testigo de la biodiversidad del Orinoco

Santiago R. Duque, Lili Joana Marciales-Caro, Denise Castro-Roa, María Gabriela Cano, María José Calderón-Chérrez y Ricardo Omar Echenique

## Resumen

Dos morichales de la Orinoquia colombiana fueron visitados en 1985 y luego en los años 2009 y 2010 (25 años después). Se evidenció que los dos ambientes mantuvieron sus condiciones ecológicas con predominio en riqueza y abundancia de un grupo de algas, las desmidiáceas. Los dos morichales mostraron una riqueza de la desmidioflórula con cerca de un centenar de especies, muchas de ellas de distribución restringida para el norte de Suramérica y otras con reportes solo en aguas de muy baja mineralización y condición oligotrófica. Por tanto, esos dos morichales mantuvieron y mantienen sus condiciones prístinas durante 25 años, mostrando la importancia de implementar su conservación dentro de la Orinoquia colombiana.

## Introducción

En 1985 se llevaron a cabo inventarios de algas acuáticas de Colombia dentro de un proyecto de las Universidades Nacional de

Colombia y Ámsterdam (Holanda). Se realizó especial énfasis en la Desmidioflórula de ambientes acuáticos de la zona andina en la cordillera Oriental y Central, en el norte del país dentro del Parque Nacional Natural de Los Katios y parte de la llanura orinoquense en las cercanías de Villaviciencio y Puerto López (Coesel 1987, 1992, Coesel *et al.* 1986, 1988). En los trabajos de 1987 y 1992 se describieron ocho nuevas taxa de desmidiáceas para la ciencia y se indicaron los aspectos más relevantes de la ecología del grupo para los lugares visitados en Colombia. La mayor riqueza fue encontrada en los humedales de la Orinoquia y particularmente en dos morichales: Mateyuca y Flor Amarilla, con más de un centenar de taxa en los dos ambientes. Según Coesel (com. pers.), los ecosistemas mencionados, al permanecer en estado prístino, reunían las mejores condiciones para el óptimo desarrollo de este grupo de microalgas. Las Desmidiaceae han sido catalogadas como excelentes indicadores ambientales de sistemas poco alterados, como lo estableció el mismo Coesel (1975,



## DESMIDIÁCEAS BIOINDICADORAS

1982, 1983, 1987, 2001) y otros autores (Rawson 1956, Brook 1965, Pinilla 1998, Dokulil 2003, NIVA 2005, Peña *et al.* 2005, Ngearnpat y Peerapornpisal 2007, Štěpánková *et al.* 2012).

En 2009 y 2010 se visitaron de nuevo estos dos morichales (Duque *et al.* 2011), encontrando condiciones ecológicas similares y el mantenimiento de la alta riqueza específica de desmidiáceas, lo que en un creciente contexto de amenazas antrópicas (González-B. y Rial 2011), hace pensar en estos morichales como testigos de las condiciones “prístinas” de estos ecosistemas de planicie alta no inundable de la Orinoquia colombiana (Correa *et al.* 2005, Trujillo-González *et al.* 2011, Marciales-Caro 2012).

### Material y métodos

#### Área de estudio

Los morichales Mateyuca y Flor Amarilla se localizan entre la ciudad de Villavicencio y el municipio de Puerto López (Figura 1). Algunas de las condiciones de estos dos morichales se presentan en la tabla 1. Estos dos ambientes de morichal fueron estudiados en 1985 por Coesel (1987, 1992) y en 2009 y 2010 por Duque *et al.* (2011) y Marciales-Caro (2012).

Estos ecosistemas son considerados como morichales por el predominio de rodales de la palma moriche (*Mauritia flexuosa*); (Figura 2). También es común en estos dos ambientes un tapete continuo de plantas acuáticas en el fondo de la cubeta del tipo Hyphydata, en ambos morichales y de Mesopleustophyta en Mateyuca según Schmidt-Mumm (1988).

En 1985 se estudiaron por primera vez los dos morichales, recolectando mues-

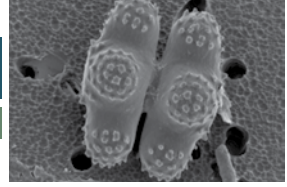
tras mediante el estrujamiento de plantas acuáticas sumergidas (colección de taxa de desmidiáceas de hábitos ticoplanctónico y/o bentónico) y con red de plancton de 24  $\mu\text{m}$  de poro, para captura de los taxa planctónicos (Coesel 1987). Una metodología similar se utilizó en la visita más reciente, recolectando las muestras en septiembre de 2009 (época de lluvias) y en febrero de 2010, cuando la región se encontraba en el período de sequía. Durante su estudio, Coesel (*op. cit.*) tomó datos de pH y conductividad eléctrica, mientras que durante el trabajo de 2009 y 2010 se analizaron más variables físicas y químicas (Duque *et al.* 2011, Marciales-Caro 2012).

El material biológico obtenido recientemente se observó con microscopía óptica y luego las muestras fueron tratadas con el método de punto crítico (para mantener la forma de las células) y toma de fotografías al microscopio electrónico de barrido (MEB) Jeol JSM-6360LV, previa metalización de las muestras con oro (99%), empleando un metalizador Jeol FINE COAT JF 1100, con la colaboración de la Universidad Nacional de La Plata (Argentina).

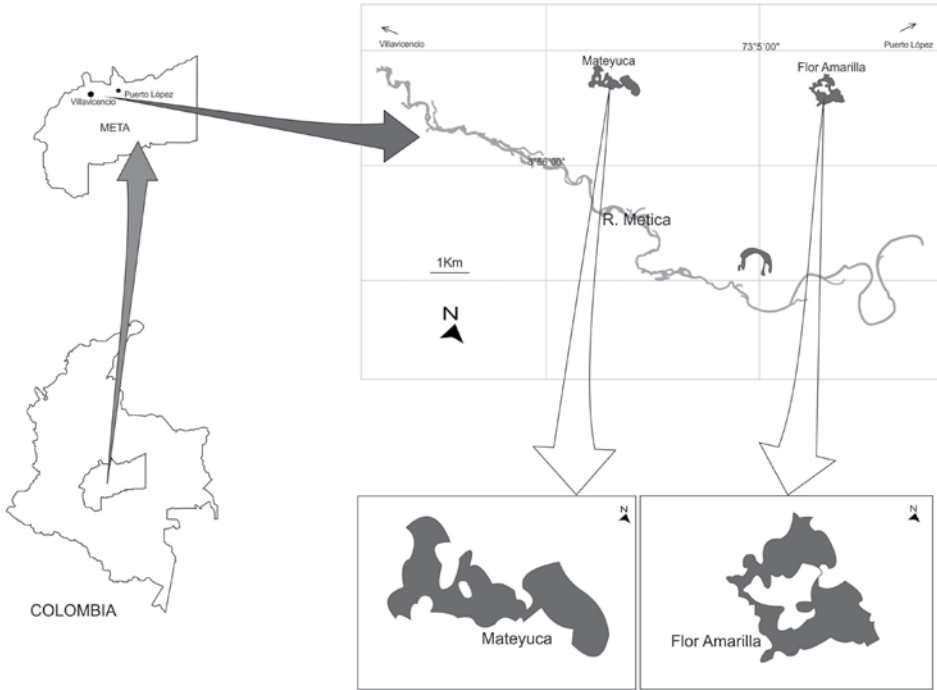
### Resultados y discusión

#### Características ecológicas de los morichales Mateyuca y Flor Amarilla

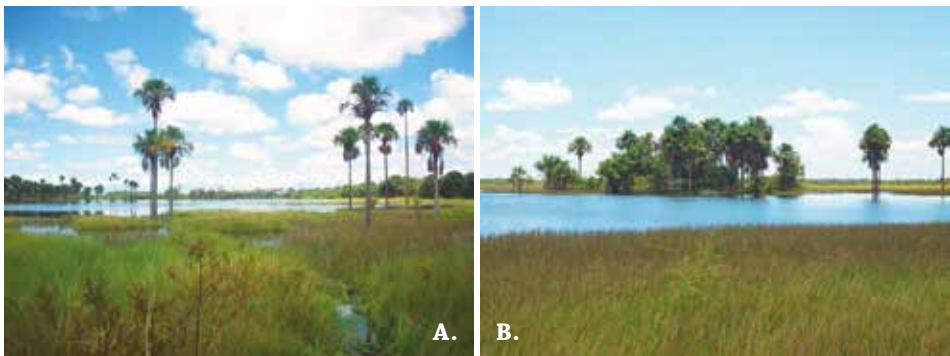
Ubicados en la planicie alta no inundable de la Orinoquia colombiana (Correa *et al.* 2005), estos humedales se disponen en áreas arréicas con aportes de agua de las precipitaciones locales y probablemente de algunos acuíferos. Los suelos formados sobre el Escudo Guayanés son extremadamente pobres (Weibezahn 1990, Lewis *et al.* 1995, Sarmiento y Pinillos 2001), así como las condiciones limnológicas que a su vez reflejan estas características



S. Duque



**Figura 1.** Mapa de ubicación de los dos humedales. Elaboró: D. Marciales-Caro y G. Vega.



**Figura 2.** Vista general de los humedales. A) Mateyuca y B) Flor Amarilla en 2009. Fotos: S. Duque.

## DESMIDIÁCEAS BIOINDICADORAS

**Tabla 1.** Características de los dos morichales visitados.

Morichal	Coordenadas		Tipo de ambiente		
	Latitud	Longitud	Caro <i>et al.</i> (2010)	Marreno (2011)	Duque <i>et al.</i> (2011); Marciales-Caro (2012)
Mateyuca	3°58'10"	73° 7' 15.3"	Bosques pantanosos de aguas negras - morichal	Morichales abiertos	Morichal de agua transparente
Flor Amarilla	3°59'30.9"	73° 3' 35.9"	Bosques pantanosos de aguas negras - morichal	Morichales abiertos	Morichal de agua transparente

**Tabla 2.** Valores de conductividad medidos por varios autores en ambos morichales.

Morichal	Variable	Autores		
		Coesel (1987, 1992)	Losada-Rodríguez (1992)	Duque <i>et al.</i> (2011); Marciales-Caro (2012)
Mateyuca	Conductividad ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	11.0	7,6 - 10,0	10,3 - 14,0
	pH	5.5	6,5 - 6,8	5,75 - 5,77
Flor Amarilla	Conductividad ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	7,0 - 14,0	---	7,1 - 10,0
	pH	5,4 - 5,6	---	4,84 - 6,13

geográficas (Tabla 2). Variables como  $\text{NO}_3$  (0,33 - 2,98  $\mu\text{M}$ ),  $\text{PO}_4$  (0,14 - 0,27  $\mu\text{M}$ ) y Carbono Orgánico Disuelto o DOC (3,09 - 36,65  $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ), presentan también valores bajos (Duque *et al.* 2011).

Las condiciones limnológicas de los dos morichales: aguas transparentes, ácidas, de muy baja mineralización (baja conductividad) y la presencia de plantas acuáticas, en especial del tipo de macrófitos sumergidos, son para Coesel (1992, 1996), las condiciones óptimas para el desarrollo de las desmidiáceas. Este autor señala además que las llanuras del norte de Suramérica (Amazonia y Orinoquia) son áreas de en-

demismo y riqueza de este grupo (Coesel 1996). Condiciones limnológicas similares y de riqueza específica de desmidiáceas, han sido observadas en la Amazonia colombiana por Duque y Núñez-Avellaneda (2000), en lagunas de páramo por González y Mora-Osejo (1996) y en la laguna del Juncal en alto río Magdalena, departamento del Huila por Coesel *et al.* (1988).

### Desmidiáceas de los dos morichales

Se registraron ocho clases de microalgas en ambos morichales. Conjugatophyceae que incluye a las familias Desmidiaceae, Mesotaeniaceae y Zygnematophyceae, resultó ser la más abundante y con mayor

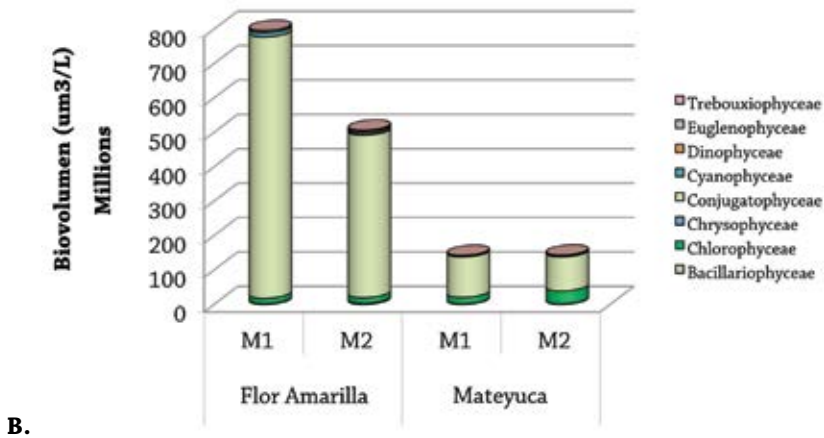
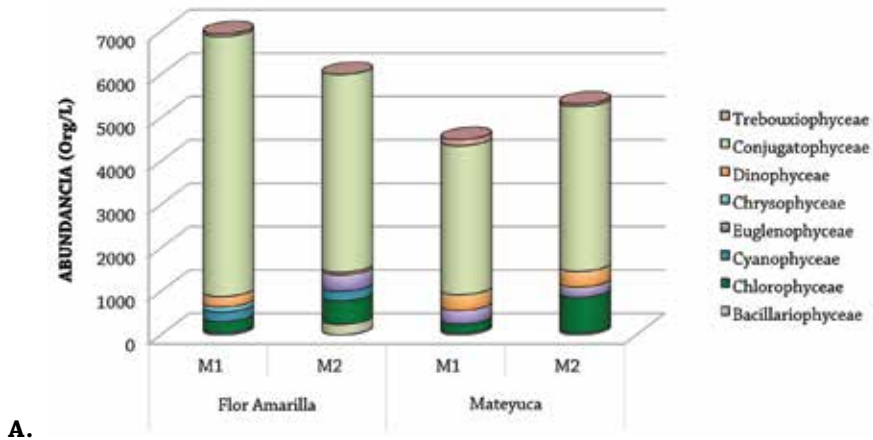


S. Duque

biovolumen en los dos morichales. El resto de clases de microalgas y cianobacterias fueron escasas (Figura 3).

Se contabilizaron 135 morfoespecies de las cuales 97 pertenecen a la clase

Conjugatophyceae. De estas, 33 fueron exclusivas de estos dos morichales en comparación con las algas identificadas en otros humedales ubicados en Casanare y Arauca (Marciales-Caro 2012) y dentro de esas 33, seis son exclusivas de Mateyuca



**Figura 3.** A) Abundancias y B) biovolumen de las clases de microalgas encontradas en los dos morichales. Fuente: Marciales-Caro (2012).

## DESMIDIÁCEAS BIOINDICADORAS

y nueve de Flor Amarilla (Tabla 3). De la mayoría de las especies encontradas, no se conocen datos de su ecología. De todos

modos, hay que recordar que algunos de los índices planctónicos miden la trofia de los sistemas acuáticos en referencia

**Tabla 3.** Algunas especies de desmidiáceas encontradas en los morichales Flor Amarilla y Mateyuca.

Especie	Flora Amarilla	Mateyuca	Trofia
<i>Bambusina brebissonii</i>	X	X	Oligotrófico
<i>Cosmarium cf. botrytis</i>	X	X	---
<i>Cosmarium cf. isthmochondrum</i>	---	X	---
<i>Cosmarium cf. portianum</i>	X	---	---
<i>Cosmarium cf. pseudopyramidatum var 1</i>	X	X	---
<i>Cosmarium contractum</i>	X	X	---
<i>Cosmarium lagoense</i>	X	X	---
<i>Cosmarium porrectum</i>	---	X	Eutrófico
<i>Cosmarium trilobulatum</i>	---	X	---
<i>Euastrum abruptum</i>	X	X	---
<i>Euastrum ciastonii var. apertisinuatum</i>	X	X	---
<i>Euastrum denticulatum</i>	---	X	---
<i>Euastrum fissum var. brasiliense</i>	X	X	---
<i>Euastrum spinulosum</i>	X	---	---
<i>Hyalotheca dissiliens var dissiliens</i>	X	X	Oligotrófico
<i>Micrasterias arcuata</i>	X	---	---
<i>Micrasterias furcata var. furcata</i>	X	---	---
<i>Micrasterias furcata var. smithii</i>	X	X	---
<i>Micrasterias laticeps</i>	X	---	---
<i>Micrasterias pinnatifida</i>	X	X	---
<i>Micrasterias quadridentata</i>	---	X	---
<i>Onychonema laeve</i>	X	X	Mesotrófico
<i>Phymatodocis alternans</i>	X	---	---
<i>Pleurotaenium trabecula</i>	X	---	---
<i>Spondylosium pulchrum</i>	X	---	---
<i>Spondylosium rectangulare</i>	X	---	---
<i>Staurastrum brasiliense var lundellii</i>	X	---	---
<i>Staurastrum cf. novae-caesareae</i>	X	X	---
<i>Staurastrum coronulatum</i>	X	---	---
<i>Staurastrum furcatum</i>	---	X	---
<i>Staurastrum grallatorium var. forcipigerum</i>	---	X	---



S. Duque

**Tabla 3.** Continuación.

Especie	Flora Amarilla	Mateyuca	Trófia
<i>Staurastrum leptacanthum</i>	X	X	---
<i>Staurastrum rectangulare</i>	---	X	---
<i>Staurastrum trifidum</i>	---	X	---
<i>Staurastrum urinator cf var. brasiliense</i>	X	X	---
<i>Stauroidesmus cuspidatus</i>	X	---	---
<i>Stauroidesmus dejectus</i>	X	---	---
<i>Stauroidesmus dickiei</i>	---	X	---
<i>Teilingia granulata</i>	X	X	---
<i>Triploceras gracile</i>	X	X	---
<i>Xanthidium antilopaeum var 2</i>	X	X	---
<i>Xanthidium cf. asteptum</i>	---	X	---
<i>Xanthidium hastiferum</i>	X	X	---
<i>Xanthidium regulare cf var. pseudoregulare</i>	X	---	---

a la riqueza de desmidiáceas sobre otros grupos algales. Thunmark (1949, en Rawson 1956), mostró para lagos suecos que el índice  $n$  especies de Chlorococcales /  $n$  especies de Desmidiáceas indica oligotrofia si es  $< 1$  y eutrofia si es  $> 1$ . Nygaard (1949, en Roldán-Pérez y Ramírez-Restrepo 2008), creó el índice compuesto relacionando en el numerador la suma del  $n$  especies de Cianofitas, Chlorococcales, diatomeas centrales y euglenófitas /  $n$  especies de desmidiáceas, indicando que valores  $< 1$  son ambientes oligotróficos. Similar análisis comenta Brook (1965, 1981), siempre mostrando que la superioridad de la riqueza de desmidiáceas sobre otros grupos algales indica oligotrofia. Por tanto los dos morichales se ajustan a la condición oligotrófica que indica este grupo particular de algas, las desmidiáceas.

Se contabilizaron 21 géneros pertenecientes a la clase, siendo los más representativos en estos dos morichales: *Cosmarium* con

21 morfoespecies; *Euastrum* y *Staurastrum*, con 14 cada uno y *Stauroidesmus* con 11.

La belleza de las desmidiáceas es comprobada con algunas fotografías al microscopio electrónico de barrido (ver Anexo 1).

Estos dos morichales, ecosistemas típicos de la Orinoquia (Trujillo-González *et al.* 2011), son un ejemplo de las condiciones ecológicas reinantes en una parte de la llanura oriental colombiana que drena hacia el río Orinoco. Todas las condiciones limnológicas y de las microalgas encontradas, en especial las desmidiáceas, soportan la idea de preservar este tipo de ecosistemas orinoquenses. Coesel (2001) indica que la riqueza de especies de desmidiáceas es un indicativo de las características estructurales y funcionales de un ecosistema y que la ocurrencia de taxa raros (como ocurre en estos dos morichales colombianos), muestra las condiciones muy particulares del ecosistema. Para dicho autor, las desmidiáceas son, como grupo y como

## DESMIDIÁCEAS BIOINDICADORAS

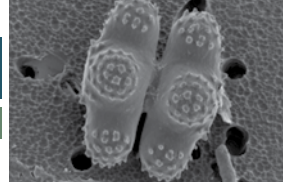
especies, las más sensibles ecológicamente a los cambios ambientales y por tanto tienen un potencial como indicadoras en ambientes donde otros grupos de organismos pueden fallar, al momento de utilizarlos para valoración ambiental.

Las desmidiáceas están presentes en muchos ecosistemas acuáticos de la Orinoquia, como lo reseñan varios autores:

Salazar y Guarrera (1998, 2000a, b), Salazar (2006) y Salcedo-Rodríguez (2008). Se destacan los trabajos de Duque *et al.* (2011) y Marciales-Caro (2012), en los cuales se presentan resultados de 21 humedales correspondientes a varios sectores de la Orinoquia colombiana (Departamentos del Meta, Casanare y Arauca). Estos humedales corresponden, además de morichales, a esteros, abrevaderos,



**Figura 4.** Algunos humedales de la Orinoquia colombiana donde las desmicias fueron predominantes: A) abrevadero ubicado en Casanare; B y C) estero Costa Azul en Casanare; D) Cocuy II en Meta. Basado en Duque *et al.* (2011). Fotos: S. Duque.



S. Duque

lagunas, arroyos y estanques. Cuando se presentaron las cuatro condiciones ecológicas: 1) pH con tendencia a la acidez, 2) baja mineralización o conductividad, 3) aguas transparentes y 4) abundante presencia de plantas acuáticas, las desmidiáceas siempre fueron las predominantes dentro de las microalgas del ecosistema (Figura 4).

Estudios más profundos sobre la taxonomía y ecología de las desmidiáceas en la Orinoquia colombiana, podrán ser útiles al momento de considerar potenciales organismos indicadores de calidad ambiental en esta región.

El trabajo, logrando comparar dos momentos con diferencia de 25 años, nos indica que estos dos morichales han mantenido sus condiciones ecológicas; estas características limnológicas son típicas de los humedales de estas regiones orinoquenses. Tanto los estudios citados del siglo pasado, como otros nuevos realizados en los últimos años, demuestran que las condiciones oligotróficas son el panorama más general de encontrar en muchos de los humedales de la Orinoquia. Sin duda, esta oligotrofia está soportada por la importante riqueza y predominio de las desmidiáceas como principal grupo de algas. Ellas son las mejores indicadoras y sirven para monitorear las condiciones futuras de estos bellos parajes acuáticos como son los morichales.

## Bibliografía

- Brook, A. J. 1965. Planktonic algae as indicators of lake types, with special reference to the desmidiaceae. *Limnology and Oceanography* 10: 403-411
- Brook A. J. 1981. The biology of Desmids. Blackwell Scientific Publications. New York. 276 pp.
- Caro, C., F. Trujillo, C. F. Suárez y J. S. Usma. 2010. Evaluación y oferta regional de humedales de la Orinoquia: contribución a un sistema de clasificación de ambientes acuáticos: Pp. 434-447. En: Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (Eds). 2010. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia.
- Coesel, P. F. M. 1975. The relevance of desmids in the biological typology and evaluation of freshwaters. *Hydrobiological Bulletin* 9: 93-101.
- Coesel, P. F. M. 1982. Structural characteristics and adaptations of desmid communities. *Journal Ecology* 70: 163-177.
- Coesel, P. F. M. 1983. The significance of desmids as indicators of the trophic status of freshwaters. *Swiss Journal of Hydrology* 45: 388-393.
- Coesel, P. F. M. 1987. Taxonomic notes on Colombian desmids. *Cryptogamie Algologie* 8: 127-142.
- Coesel, P. F. M. 1992. Desmid assemblies along altitude gradients in Colombia. *Nova Hedwigia* 55: 353-366.
- Coesel, P. F. M. 1996. Biogeography of desmids. *Hydrobiologia* 336: 41-53.
- Coesel, P. F. M. 2001. A method for quantifying conservation value in lentic freshwater habitats using desmids as indicator organisms. *Biodiversity and Conservation* 10: 177-187.
- Coesel, P. F. M., J. C. Donato y S. R. Duque. 1986. *Staurostrum volans* var. *fuquenense* nov. var., an interesting desmid taxon in the phytoplankton of Laguna Fúquene (Colombia). *Caldasia* 14: 407-414.
- Coesel, P. F. M., S. R. Duque y G. Arango. 1988. Distributional patterns in some neotropical desmid species (Algae, Chlorophyta) in relation to migratory bird routes. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 21 (3): 197-205.



## DESMIDIÁCEAS BIOINDICADORAS

- Correa, H. D, S. L. Ruiz y L. M. Arévalo. (Eds.). 2005. Plan de acción en biodiversidad de la cuenca del Orinoco - Colombia / 2005 - 2015 - Propuesta Técnica. Bogotá D.C. Corporinoquia, Cormacarena, IAvH, Unitrópico, Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde, Universidad Javeriana, Unillanos, WWF - Colombia, GTZ - Colombia. 281 pp.
- Dokulil, M. T. 2003. Algae as ecological bio-indicators. Pp. 285-327. *En: Market, B. A., A. M. Breure y H. G. Zechmeister.* (Eds.). *Bioindicators and biomonitors.* Elsevier Science.
- Duque, S. R. y M. Núñez-Avellaneda 2000. Microalgas acuáticas de la Amazonia colombiana. *Biota Colombiana* 1 (2): 208-216.
- Duque, S. R., D. Castro-Roa, L. J. Marciales-Caro, R. O. Echenique y M. G. Cano. 2011. Ecología de desmicias (Algae, Zygnemaphyceae) en esteros y lagunas de la Orinoquia. Informe final. Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia. Leticia. 40 pp.
- González, L. E. y L. E. Mora-Osejo. 1996. Desmidioflórula de lagunas de páramo en Colombia. *Caldasia* 18 (2): 165-202.
- Lewis, W. M. Jr., S. K. Hamilton y J. F. Saunders III. 1995. Rivers of Northern South America. Pp: 219-256. *En: Cushing, C. y K. Cummins* (Eds.). *Ecosystems of the World: Rivers.* Elsevier, New York.
- Losada-Rodríguez, L. E. 1992. Estudio comparativo de la comunidad fitoplanctónica en las lagunas Menegua y Mateyuca en el municipio de Puerto López (Meta). Tesis de Grado. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 107 pp.
- Marciales-Caro, L. J. 2012. Diversidad de grupos funcionales basados en la morfología del fitoplancton en humedales de la Orinoquia colombiana. Tesis MSc. Universidad de Los Andes, Bogotá. 53 pp.
- Marrero C. 2011. Humedales de los Llanos Venezolanos. Programa de Recursos Naturales Renovables, Universidad de los Llanos Ezequiel Zamora "UNELLEZ", Venezuela. 165 pp.
- Ngearnpat, N. e Y. Peerapornpisal. 2007. Application of desmid diversity in assessing the water quality of 12 freshwater resources in Thailand. *Journal of Applied Phycology* 19:667-674.
- NIVA, 2005. The use of phytoplankton as indicators of water quality. Norwegian Institute for Water Research. Oslo. 34 pp.
- Peña, E. J., M. L. Palacios y N. Ospina-Álvarez 2005. Algas como indicadoras de contaminación. Universidad del Valle. Cali. 164 pp.
- Pinilla, G. A. 1998. Indicadores biológicos en ecosistemas acuáticos continentales de Colombia. Compilación bibliográfica. Universidad Jorge Tadeo Lozano Bogotá. 67 pp.
- Rawson, D. S. 1956. Algal indicators of trophic lake types. *Limnology and Oceanography* 1:18-25.
- Roldán-Pérez, G. y J. J. Ramírez-Restrepo 2008. Fundamentos de limnología neotropical. Segunda edición. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín. 440 pp.
- Sarmiento, G. y M. Pinillos 2001. Patterns and processes in a seasonally flooded tropical plain: The Apure Llanos, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28 (8): 985-996.
- Salazar, C. 2006. Desmidiaceae (Zygothyceae) asociadas a *Hymenachne amplexicaulis* (Poaceae) en una sabana tropical inundable, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 66 (166): 95-131.
- Salazar, C. y S. Guarrera. 1988. *Staurodesmus* Teiling (Desmidiaceae) asociados a *Hymenachne amplexicaulis* en una sabana tropical inundable de Venezuela. *Acta Biológica Venezolánica* 21 (2): 133-126.
- Salazar, C. y S. Guarrera. 2000a. Desmidiaceae (*Closterium*, *Penium*, *Pleurotaenium*, *Haplotaenium* y *Triploceras*) asociados a *Hymenachne amplexicaulis*. *Acta Botánica Venezolánica* 23 (2): 105-122.
- Salazar, C. y S. Guarrera 2000b. *Cosmarium*, *Actinotaenium* y *Cosmocladium* (Desmidiaceae, Chlorophyta) asociadas a gramíneas con la proporción de cuatro nuevos taxa para la ciencia. *Acta Biológica Venezolánica* 23 (3): 1-16.
- Salcedo-Rodríguez, H. 2008. Caracterización de las comunidades fitoplanctónicas

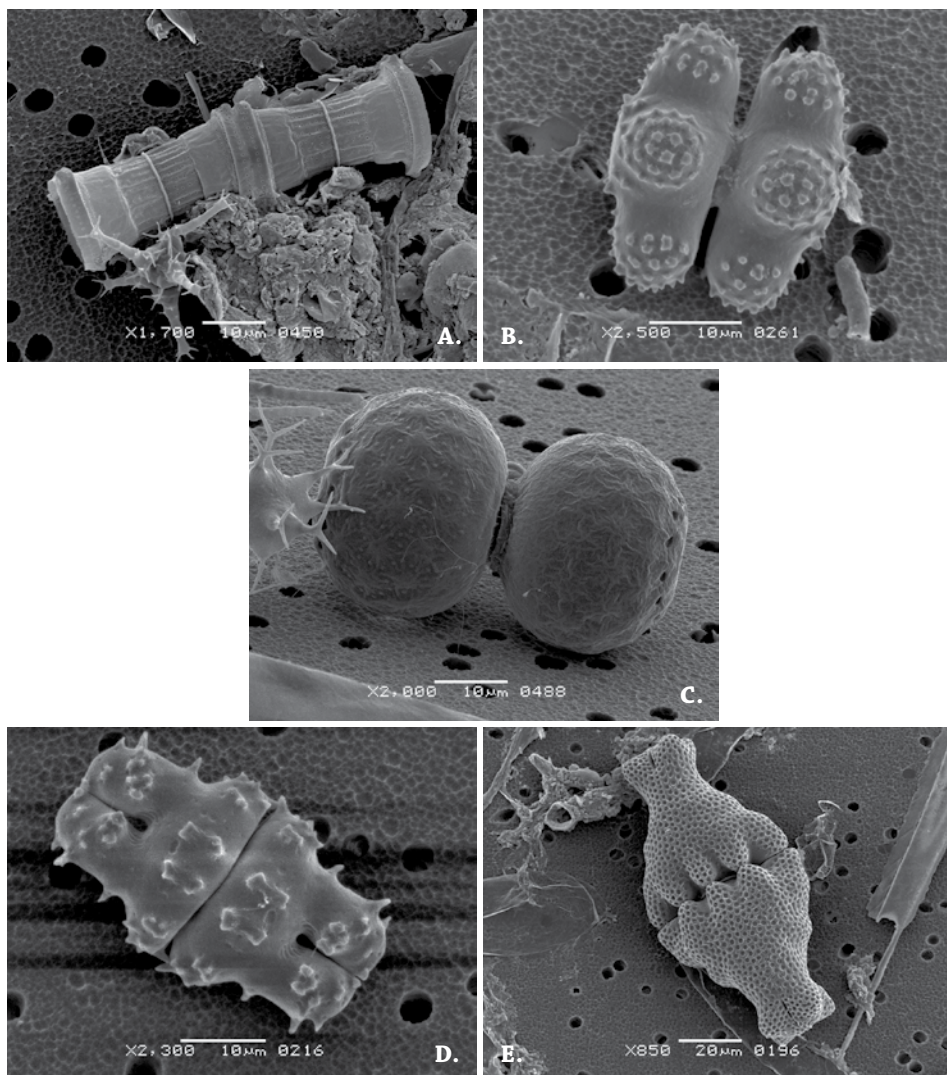


S. Duque

- de los esteros Tres Moriches y Bocachico, Maní - Casanare, Colombia. Tesis Fundación Internacional Universitaria del Trópico Americano UNITROPICO. Yopal. 50 pp.
- Schmidt-Mumm U. 1988. Notas sobre la vegetación acuática de Colombia I: Estructura. *Revista Facultad de Ciencias Universidad Javeriana* 1 (2): 107-122.
  - Štěpánková, J., P. Hašler, M. Hladká y A. Poulíčková. 2012. Diversity and ecology of desmids of peat bogs in the JeseníkyMts: spatial distribution, remarkable finds. *Fottea* 12 (1): 111-126.
  - Trujillo-González, J. M., M. A. Torres y E. Santana-Castañeda. 2011. La palma de Moriche (*Mauritia flexuosa* L.) un ecosistema estratégico. *Orinoquia* 15(1):62-70.
  - Wehr, J. D. y R. G. Sheath. (Eds). 2003. Freshwater algae of North America. Ecology and classification. Academic Press. New York. 917 pp.
  - Weibezhan, F. 1990. Hidroquímica y sólidos suspendidos en el Alto y Medio Orinoco: Pp. 150-210. En: Weibezahn, F., A. Álvarez, W. M. Lewis (Eds.). El Orinoco como un ecosistema. Primera Edición. Caracas-Venezuela, Editorial Galac S.A.

## DESMIDIÁCEAS BIOINDICADORAS

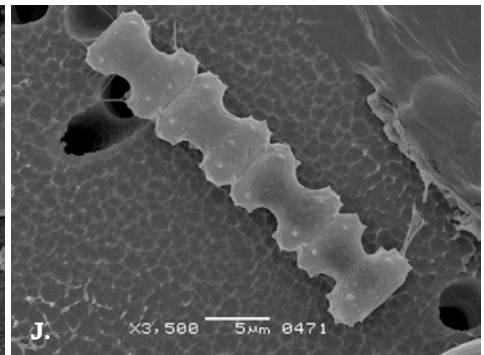
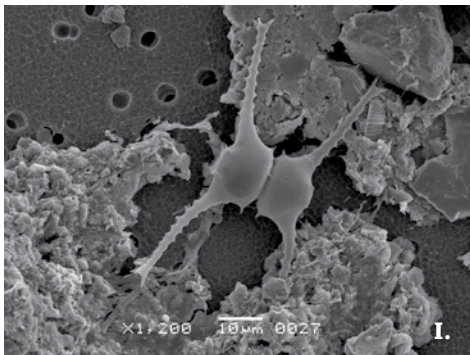
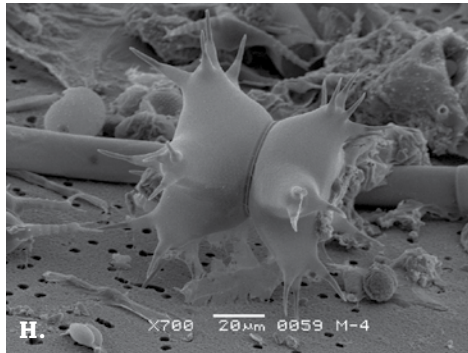
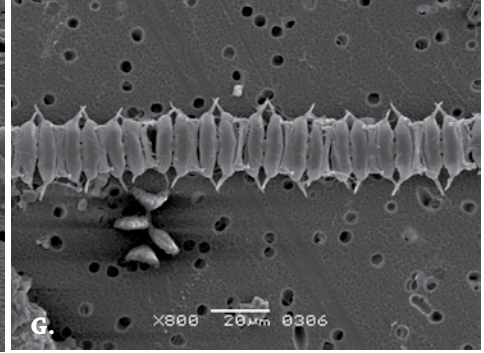
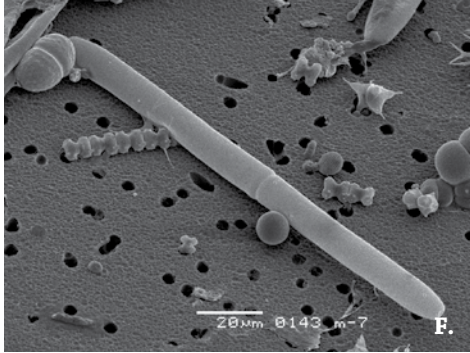
**Anexo 1.** Fotografías al microscopio electrónico de barrido de algunas desmidiáceas encontradas en los morichales de Mateyuca y Flor Amarilla.



A) *Bambusina brebissoni* Kützing 1945; B) *Cosmarium ornatum* Ralfs 1848; C) *Cosmarium redimitum* Borge 1899; D) *Euastrum pulchellum* var. *subabruptum* R. L. Grönblad 1921; E) *Euastrum quadriceps* Nordstedt 1869; F) *Haplotaenium rectum* (Delponte) Bando 1988;



S. Duque



G) *Onychonema laeve* Nordstedt 1870; H) *Staurastrum brasiliense* var. *lundelli* West & G.S. West 1896; I) *Staurastrum lezae* var. *argentinensis* G. Tell 1980; J) *Teilingia granulata* (J. Roy & Bisset) Bourrelly 1964.



Río Uracoa. Foto: L. Blanco-B.



# 9. Insectos acuáticos asociados a tres ríos de morichal de los llanos orientales, cuenca del Orinoco, Venezuela

Ligia Blanco-Belmonte

## Resumen

Se analizó la composición y la variación temporal de las comunidades de insectos acuáticos de tres ríos de morichal en los llanos orientales de Venezuela. La información data de los años 80 y abarca cuatro periodos hidrológicos: bajada de aguas, sequía, inicio de lluvias y máximo de lluvias. Se colectaron 691 individuos y se identificaron 56 taxa agrupados en siete órdenes, 29 familias y 52 géneros. Los órdenes Coleoptera (20 géneros) y Odonata (14 géneros), agruparon el mayor número de géneros. En el periodo de bajante de aguas se registró el menor número de géneros (11); igual número (11) en los periodos de entrada de lluvias y en lluvias, y el mayor número (28) en sequía. La densidad, sin embargo, fue mayor al inicio de lluvias y en lluvias y menor en la bajante. Los quironómidos y tanipodínos fueron los grupos más abundantes, sumando entre ambos más del 50% de los individuos colectados. Fueron menos abundantes los géneros *Callibaetis* (12,6) y *Macronema* (7,4). Estos resultados, que aportan información sobre riqueza, diversidad, equitatividad, abundancia relativa y densidad de insectos

acuáticos durante cuatro periodos completos del ciclo hidrológico, deberían compararse con datos actuales para verificar los cambios en la dinámica ecológica de los morichales.

## Introducción

Según González-B. y Rial (2011) los morichales están constituidos por dos subsistemas, uno terrestre dominado por la palma moriche *Mauritia flexuosa* y otro fluvial, que recibe aportes continuos de materia orgánica y energía en forma de flores, frutos, insectos y otros materiales orgánicos que forman parte de la cadena trófica del subsistema fluvial. Ambos subsistemas conforman hábitats variados para las especies de insectos acuáticos (García 2007). Estos organismos se agrupan en una de las clases (Insecta) más diversas del planeta y principal componente de la fauna de macroinvertebrados acuáticos de esta región en Venezuela (Blanco-Belmonte 1989, 2008). Los insectos acuáticos ocupan una gran variedad de nichos funcionales, son un eslabón de considerable importancia en la dinámica metabólica de los ecosistemas acuáticos, constituyen un componen-

## INSECTOS ACUÁTICOS

te de producción secundaria fundamental y por lo tanto una vía de flujo energético considerable para otros niveles tróficos. Sin embargo, a pesar de esta importancia, en general, el conocimiento de los insectos acuáticos es aun limitado en el Neotrópico (González y García 1995). La excepción la representan aquellas especies involucradas en la transmisión de enfermedades humanas y las denominadas bioindicadoras, capaces de alertar al hombre sobre perturbaciones eventuales o permanentes en los sistemas naturales. Sin embargo, apenas se conoce sobre los insectos en los ecosistemas naturales. Esto es evidente, por ejemplo en los morichales, ecosistemas endémicos de Suramérica cuya afectación por las actividades humanas pone en peligro sus funciones de refugio para la diversidad biológica de las sabanas altas y medias (Machado-Allison *et al.* 2011a), también son sitio de alimentación importante para los peces (Pérez 1984, Ojasti 1987, Marrero *et al.* 1997, Antonio y Lasso 2003, Nakamura *et al.* 2004) o regulador del balance hídrico del sistema (González-B. y Rial 2011).

Los resultados parciales de este estudio son inéditos y forman parte del informe entregado hace 20 años a la antigua compañía petrolera LAGOVEN S. A., desde entonces no se ha publicado ningún estudio sobre los insectos en esta zona. Dado que la integridad de estos ecosistemas acuáticos y su diversidad biológica está cada vez más amenazada por las actividades humanas (Mora y Mora 2006, Machado-Allison *et al.* 2011, González-B. y Rial 2011), estos datos sobre composición y estructura de las comunidades de insectos deben servir para proteger estos ecosistemas.

A continuación se muestra la composición y la variación temporal de la comunidad de

insectos acuáticos -actualizada taxonómicamente- para que pueda ser comparada con nuevos y estudios contemporáneos en morichales de *Mauritia flexuosa*.

### Material y métodos

En el marco de un proyecto sobre la ecología del sur de los estados Monagas y Anzoátegui (años 1980-1981), se establecieron nueve estaciones de estudio de insectos acuáticos en tres ríos de morichal de los llanos orientales de Venezuela.

#### Río Uraoca

Nacientes en el municipio Sotillo, estado Monagas a unos 120 m s.n.m. y desembocadura en el caño Mánamo (delta del Orinoco) (Figura 1).

**Estación 1.** Situada a 6 km de la cabecera, discurre por terrenos áridos donde la palma de moriche, *Trachypogon* sp. y los charparros, forman una comunidad terrestre compleja. El lecho del río es areno-fangoso y en las orillas habitan comunidades de *Azolla*, *Echinodorus*, *Eleocharis*, *Mayaca* e *Hydrocotile*.

**Estación 2.** Cercana a la población de Chaguaramas; curso de lecho arenoso con comunidades de *Echinodorus*, *Eleocharis*, *Bacopa*, *Nymphaea*, *Hydrocotile*, *Eichhornia crassipes* y *Salvinia spp* en las orillas.

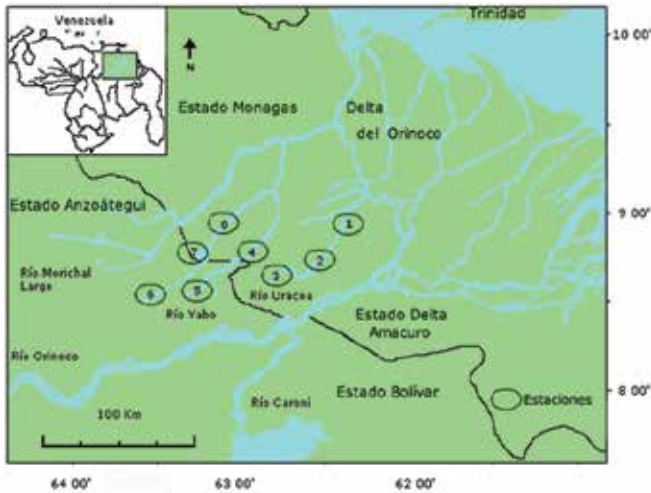
**Estación 3.** Cercana a la población de Uverito, a unos 5 km del último tributario; curso de lecho arenoso con comunidades de *Echinodorus*, *Azolla*, *Eleocharis*, *Mayaca* e *Hydrocotile*, en las orillas (Sánchez 1982).

#### Río Yabo

Nacientes en el Municipio Mamo del estado Anzoátegui, a unos 100 m s.n.m.; constituye el lindero distrital confluyendo como tributario del río Morichal Largo.



L. Blanco-B.



**Figura 1.** Localización geográfica de las estaciones de muestreo en los ríos Uracoa, Yabo y Morichal Largo.

**Estación 4.** Cercana al caserío Santa Cruz (80 m s.n.m.), curso del río con lecho arenoso - fangoso con comunidades de *Eleocharis*, *Nymphaea*, *Eichhornia diversifolia* y *Utricularia*.

**Estación 5.** Ubicada en el caserío Agua Clara a 20 m s.n.m y de lecho arenoso.

### Río Morichal Largo

Nacientes en el municipio Mamo del estado Anzoátegui a unos 160 m s.n.m.

**Estación 6.** Ubicada a 2,5 km del caserío La Esperanza (120 m s.n.m.); el lecho del río es arenoso con áreas fangosas y la vegetación emergente de las orillas está compuesta por *Eleocharis*, *Nymphaea* y *Eichhornia diversifolia*.

**Estación 7.** Sobre el río Claro, primer afluente del río Morichal Largo, a 2 km del caserío Paso El Mery.

**Estación 8.** Ubicada a unos 60 m s.n.m. donde el río Morichal Largo recibe a su segundo y tercer tributarios, quebrada El Medio y quebrada El Salto, respectivamente.

Se analizó la información recolectada durante cuatro periodos hidrológicos: bajada del agua del río (bajante), sequía, inicio de las lluvias y durante el máximo periodo de lluvias (lluvias).

Para la recolección y filtrado de los organismos se empleó un cilindro plástico de 27,4 cm de diámetro de abertura, 64 cm de altura y 19 cm de diámetro de fondo para los organismos que habitan en las orillas del río y una red tipo Wisconsin de 65  $\mu$ m de abertura de malla para los organismos que habitan en la vegetación acuática de las orillas (Blanco-Belmonte 1982).

Los insectos fueron conservados en alcohol al 70% para su posterior identifi-



## INSECTOS ACUÁTICOS

cación hasta el menor nivel taxonómico posible, mediante microscopio estereoscópico, óptico y claves taxonómicas para los diferentes grupos. Todos los órdenes fueron identificados a nivel de género excepto Diptera, que se identificó a nivel de subfamilia debido al grado de dificultad taxonómica (Usinger 1956, Edmondson 1959, Flint 1974, De Marmels 1985, 1989, 1990a, 1990b, Pescador *et al.* 1995, Eppler 1996, Merritt y Cummins 1978, Roldán 1996, 1999, Wiggins 1996, Posada-García y Roldán-Pérez 2003, Pes Oliveira *et al.* 2005, Domínguez *et al.* 2006, Pereira *et al.* 2007, Manzo y Archangelsky 2008, Michat *et al.* 2008, Mazzucconi *et al.* 2009, Flowers y De La Rosa 2010, Ottoboni *et al.* 2011, Ramírez 2010, Paulson 2012). El trabajo taxonómico se llevó a cabo en el Laboratorio de Macroinvertebrados de la Estación de Investigaciones Hidrobiológicas de Guayana (EDIHG) y los ejemplares se encuentran depositados en la Colección de Insectos de la Región Guayana de la Estación de Investigaciones Hidrobiológicas de Guayana (EDIHG).

Para comparar la estructura comunitaria, se calcularon la dominancia relativa por taxa, la riqueza ( $S'$ ), los índices de diversidad de Simpson ( $D$ )  $D = \sum n(n-1)/N(N-1)$ , de Shannon-Wiener ( $H'$ )  $H = -\sum P_i(\ln P_i)$  y de Margalef ( $D_{Mg}$ )  $(S-1)/\ln(n)$ , de Equidad  $1 - (\sum_i n_i/N - \ln(n_i/N))/\ln N$  dominancia  $1 - (\sum_i n_i(n_i-1)/N(N-1))$  (Young 2012), basados en la identificación a nivel de género con el fin de que la comparación fuera taxonómicamente homogénea.

## Resultados y discusión

Durante cuatro periodos del ciclo hidrológico, en las nueve estaciones de los tres ríos de morichal, se colectaron 691 insectos agrupados en siete órdenes, 29 familias

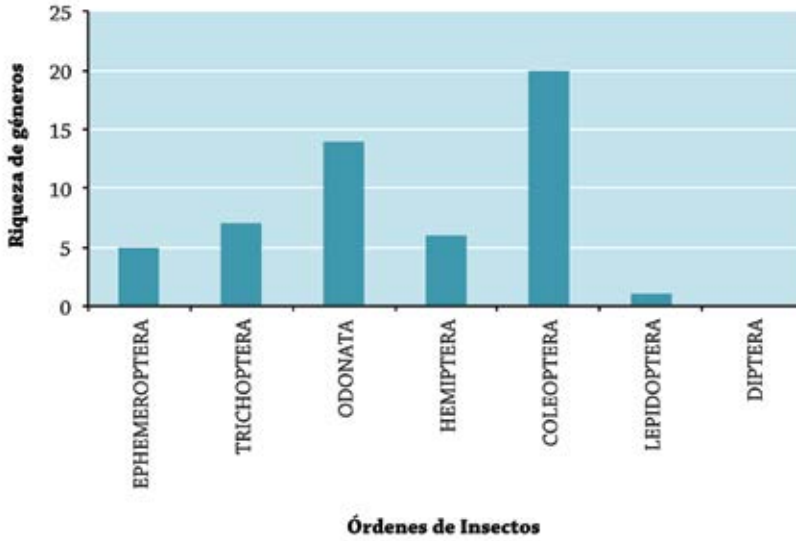
y 52 géneros (Anexo 1). Estos estuvieron asociados principalmente a la vegetación acuática de orilla, mientras que los individuos provenientes del sedimento fueron escasos. Dichos géneros equivalen al 46% de los reportados hasta ahora para el estado Anzoátegui (Blanco-Belmonte 2008). Existe una afinidad entre las comunidades de los tres ríos que refuerza la idea de los morichales como una entidad propia a nivel regional (Pérez 1982).

Los órdenes con la mayor riqueza de géneros fueron: Coleoptera (20), Odonata (14), Trichoptera (7), Hemiptera (6) y Ephemeroptera (5) (Figura 2). El orden más abundante fue Diptera con el 53% del total de los insectos colectados (Tanytopodinae - 27% y Chironominae - 25%), seguido por Ephemeroptera (*Callibaetis* - 12,6%) y Trichoptera (*Macronema* - 7,4%) (Figura 3). La mayor riqueza de insectos a lo largo del período de estudio alcanzó valores ligeramente más altos en Morichal Largo y Uracoa. La vegetación de orilla juega un papel muy importante a nivel estructural como soporte para las puestas, generador de refugios, organizador de microambientes donde viven otras especies que sirven de alimento y como recurso alimenticio para estos insectos.

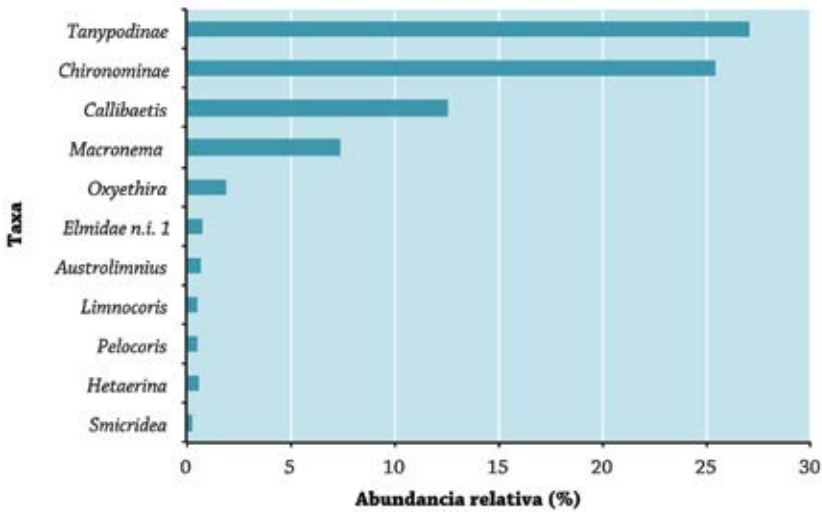
Los efemerópteros estuvieron representados por especies de las familias Baetidae (*Callibaetis spp.*), Caenidae (*Caenis sp.*) y Leptophlebiidae. *Simothraulopsis demerara* Traver 1947, encontrado en el morichal Tauca, afluente del río Caura (Domínguez *et al.* 1997), había sido hasta ahora la única especie reportada para los morichales venezolanos. Los géneros *Hydrosmilodon*, *Callibaetis* y *Caenis* en este estudio se añaden a la lista de nuevos reportes para los ríos de morichal.



L. Blanco-B.



**Figura 2.** Riqueza de géneros por cada orden de insectos presente en las zonas muestreadas de los ríos de morichal Uracoa, Yabo y Morichal Largo. Diptera es el único orden sin información.



**Figura 3.** Abundancia relativa de los grupos taxonómicos más importantes encontrados en las estaciones muestreadas de los ríos Uracoa, Yabo y Morichal Largo.

## INSECTOS ACUÁTICOS

De los tricópteros, la familia Hydropsychidae (*Macronema*, *Smicridea* y *Leptonema*) fue la más común seguida de Hydroptilidae (*Oxyethira* e *Hydroptila*). Los géneros de estas familias identificados en este estudio son los primeros reportes para los morichales de los estados Anzoátegui y Monagas. Otros géneros reportados para otros ríos de morichal son *Neotrichia feolai* Santos y Nessimian 2009, en el morichal de los Becerros en Santa Rita, estado Guárico (Thomson y Holzenthal 2009) y el género *Macronema* (Cressa y Marrero 1984, Paprocki 2008), *Nectopsyche punctate*, Flint 1981, en Morichal Tauca, afluente del río Caura y *Phylloicus angustior*, Flint 1981, en Morichal Largo.

Las poblaciones de insectos acuáticos en ambientes tropicales generalmente tienen varias generaciones por año (multivoltinos), las cuales se solapan encontrándose una en la presencia de diferentes etapas larvales al mismo tiempo y en el mismo hábitat, como es el caso de *Oxyethira* sp. en la Estación 6 del río Yabo en la época de lluvias (Figura 4). El estadio de pupa dura alrededor de dos semanas y se desarrolla en el agua, dentro de un estuche fijado fuertemente al sustrato. Estos estuches son construidos y modificados por la larva.

Las familias de odonatos más abundantes fueron Coenagrionidae, Libellulidae y Calopterygidae. De esta última, el género *Hetaerina* se distribuye en los tres ríos y fue relativamente más abundante conjuntamente con los géneros de la familia Libellulidae (*Perithemis*, *Planiplax* y *Diastops*). El 50 % de los individuos de esta última familia no pudieron ser identificados pues se hallaron en los primeros estadios. *Phyllocyca pegasus* (Selys, 1869) y *P. sordida* (Selys, 1854) registradas en este estudio en las muestras colectadas en las

redes de peces y no reportadas en el Anexo 1 han sido citadas para Morichal Largo (De Marmels 2007).

El orden Coleoptera fue el orden más diverso de estos ríos de morichal, representado por siete familias y 20 géneros, mientras que Hemiptera estuvo representado por cinco familias y siete géneros. Los dípteros (no identificados hasta el nivel de género), importantes en la dieta de algunas especies de peces de los morichales (Pérez 1982, 1984), fueron los más abundantes (subfamilias Chironominae y Tanyptodinae), entre todos los insectos acuáticos.

La diversidad fue relativamente alta, situación que se generaliza en todos los ríos de morichal de este estudio, y tiende a aumentar durante la entrada de lluvias. Esta alta diversidad de especies de insectos en los ríos de morichal, comparado con otros ríos del oriente del país (Blanco-Belmonte 1989, 2006), probablemente esté relacionada con un grupo de factores como la morfología de las plantas, la textura del sustrato, la transmisión de la luz, la circulación del agua, la colonización por el perifiton y la capacidad de retención de materia orgánica particulada (Poi de Neiff 2006), considerando la pluriespecificidad de las franjas de vegetación muestreadas, donde la afinidad de la comunidad de insectos fue notable. La equitatividad también fue alta.

La sequía fue la época de mayor riqueza de géneros (28), con menor abundancia de larvas de Odonata. Coleoptera fue constante (21) en la entrada y durante las lluvias y menor (11), durante la bajante de aguas lluvias (Anexo 1). En sequía se hallaron muy pocos individuos por género. Los quironómidos y tanipodinos fueron los grupos más abundantes, sumando



L. Blanco-B.



**Figura 4.** Diferentes eventos del desarrollo de *Oxyethira* sp. proveniente del río Uracoa.

más del 50% del total de individuos, seguidos de los géneros *Callibaetis* (12,6%) y *Macronema* (7,4%) situación común a casi todas las estaciones de los tres ríos

estudiados. De acuerdo a Magurran y Henderson (2003) la estructura de la distribución de la abundancia de las especies puede descomponerse en dos partes: 1)

## INSECTOS ACUÁTICOS

especies núcleo, persistentes, abundantes y biológicamente asociadas al hábitat y 2) especies ocasionales de baja frecuencia y abundancia en el registro y con diferentes requerimientos de hábitat. Cuando la distribución de ambos tipos de especies se mezcla, se produce la oblicuidad, es decir un sesgo en la curva de la distribución de abundancia que resulta una incógnita. Tal vez esa interrogante podría explicarse con un estudio en función del tamaño de la comunidad, la distribución más específica de las especies y las condiciones del hábitat en los transectos.

La densidad (org./m<sup>2</sup>) a lo largo del período de estudio es baja comparada con otros ríos del oriente del país y de otros países (Blanco-Belmonte 1989, 2006, Blanco-Belmonte *et al.* 1998), pero alta comparada con otros morichales estudiados (Cressa y Marrero 1984). Un estudio llevado a cabo en el río Uracoa (Sánchez *et al.* 1985) en el que se estimó la biomasa de macroinvertebrados asociada a las raíces de *Eichhornia crassipes* (0,5-0,6 g.m<sup>-2</sup>), registró una densidad de 25.000 a 27.000 ind. m<sup>-2</sup>, donde el aporte de los insectos era del 70%, cifra muy superior a la encontrada en este estudio. Esto demuestra la necesidad de estudios más complejos, que muestren la dinámica ecológica de los insectos acuáticos en variedad de microhábitats y estadios hídricos de los morichales.

Efectivamente se conoce muy poco sobre este tema tal como lo demuestra la escasa o ausente información en Venezuela y Colombia, acerca de la mayoría de géneros registrados en estos tres ríos de morichal de la cuenca del Orinoco. De este modo, las investigaciones sobre insectos aportarían datos valiosos y cifras sorprendentes tal como demuestran los últimos estudios al norte de Venezuela (Hall y Short 2010,

Oliva y Short 2012), un avance sustancial que nos recuerda la necesidad de estudiar los morichales, ecosistemas fuertemente amenazados por las actividades humanas (Mora y Mora 2006, Machado-Allison *et al.* 2011b), que persisten como refugio significativo de diversidad biológica y recurso alimenticio para la fauna local. Un gran número insectos acuáticos, cuya ecología aun se desconoce, han sido reconocidos como recurso alimenticio de los peces de los morichales (Pérez 1884, Marrero *et al.* 1997, Antonio y Lasso 2003) y por tanto base de la cadena alimenticia de estos ecosistemas.

## Bibliografía

- Antonio, M. E. y C. A. Lasso. 2003. Los peces del río Morichal Largo, estados Monagas y Anzoátegui, Cuenca del río Orinoco, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 156:5-118.
- Blanco-Belmonte, L. 1982. Capítulo VI. Invertebrados. En: "Ecología acuática del Sur de Monagas y Anzoátegui". Informe elaborado para Lagoven S.A.
- Blanco-Belmonte, L. 1989. Estudio de las comunidades de invertebrados asociadas a las macrofitas acuáticas de tres lagunas de inundación de la sección baja del río Orinoco. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 131-134: 71-108.
- Blanco-Belmonte L., J. J. Neiff y A. Poi de Neiff. 1998. Invertebrate fauna associated with floating macrophytes in the floodplain lakes of the Orinoco (Venezuela) and Paraná (Argentina). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 26: 2030-2034.
- Blanco-Belmonte, L. 2006. Dinámica de la fauna de macroinvertebrados acuáticos del Bajo Caura durante diferentes ciclos hidrológicos (Venezuela). Tesis Magister Scientiarum, Universidad Nacional Experimental de Guayana. Bolívar Venezuela.
- Blanco-Belmonte, L. 2008. Capítulo II. Macroinvertebrados acuáticos. En: "Estudios



L. Blanco-B.

- ecológicos de diversos cuerpos de agua de importancia pesquera, en la región Guayana". Informe elaborado para Conoco-Philips.
- Cressa, C. y C. Marrero. 1984. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao (Edo. Anzoátegui). Informe final para Meneven, S.A. (Proyecto MENEVEN CAR 33). Vol. V. Ecosistema Acuático: Bentos.
  - De Marmels, J. 1985. On the true *Hetaerina capitalis* Selys, 1873 and its sibling species *Hetaerina smaragdalis* spec. nov. (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 14 (3): 177-190.
  - De Marmels, J. 1989. *Palaemnema orientalis* spec. nov. aus der östlichen Küsten-Kordillere Venezuelas (Odonata: Platystictidae). *Opuscula zoologica fluminensia* 32: 1-6.
  - De Marmels, J. 1990a. An updated checklist of the Odonata of Venezuela. *Odonatologica* 19 (4): 333-345.
  - De Marmels, J. 1990b. Key to the ultimate larvae of the Venezuelan odonate families. *Opuscula zoologica fluminensia* 50: 1-6.
  - De Marmels, J. 2007. Reportes de Odonata nuevos para Venezuela. *Entomotropica* 22 (1): 45-47.
  - Domínguez, E., W. L. Peters, J. G. Peters y H. M. Savage. 1997. The imago of *Simothraulopsis* Demoulin with a redescription of the nymph (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). *Aquatic Insects* 19: 141-150.
  - Domínguez, E., C. Molineri, M. L. Pescador, M. D. Hubbard y C. Nieto. 2006. Ephemeroptera of South America. Pp. 1-664. *En: Adis, J. R., Rueda-Delgado, G. y K. M. Wantzen (Eds.). Aquatic Biodiversity in Latin America. Vol. 2 Pensoft, Sofia-Moscow.*
  - Edmondson, W. T. 1959. *Freshwater biology*. 2nd ed., John Wiley & Sons, New York. 1248 pp.
  - Epler, J. H. 1996. Identification manual for the water beetles of Florida (Coleoptera: Dryopidae, Dytiscidae, Elmidae, Gyrinidae, Haliplidae, Hydraenidae, Hydrophiliidae, Noteridae, Psephenidae, Ptilodactylidae, Scirtidae). Florida Department of Environmental Protection, Tallahassee, FL. 259 pp.
  - Flint, O. S., Jr. 1974. Studies of Neotropical Caddisflies, XV: The Trichoptera of Surinam. *Studies on the Fauna of Suriname and other Guyanas* 14 (55): 1-151.
  - Flint, O. S., Jr. 1981. Studies of Neotropical Caddisflies, XXVIII: The Trichoptera of the Río Limón Basin, Venezuela. *Smithsonian Contributions to Zoology* 330: 1-61.
  - Flowers, R. W. y C. De La Rosa. 2010. Capítulo 4: Ephemeroptera. *Revista de Biología Tropical* 58(4): 63-93.
  - García, M. 2007. Coleópteros acuáticos (Insecta: Coleoptera) del Estado Apure, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 41 (2): 255-264.
  - González del Tánago, M. y D. García de Jalón. 1995. Restauración de ríos y riberas. Fundación del Conde del Valle de Salazar. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid. Madrid. 319 pp.
  - 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. 125-147. *En: Lasso, C. A., A. Rial, C. L. Matallana, W. Ramírez, J. C. Señaris, A. Díaz-Pulido, G. Corzo y A. Machado-Allison (Eds.): Biodiversidad de la cuenca del Orinoco II. Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible. Instituto 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 DC.*
  - Hall, W. E. y A. E. Short. 2010. A new species of *Hydroscapha* LeConte from northwestern Venezuela (Coleoptera: Myxophaga: Hydroscaphidae). *Zootaxa* 2358: 49-56.
  - Machado-Allison, A., C. A. Lasso, S. Usma, P. Sánchez-Duarte, y O. M. Lasso-Alcalá. 2011a. Peces. Capítulo 7. Pp: 217-257. *En: Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (Eds.). 2010. Biodiversidad de la cuenca del*

## INSECTOS ACUÁTICOS

- Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia.
- Machado-Allison, A., A. Rial y C. A. Lasso. 2011b. Amenazas e impactos sobre la biodiversidad y los ecosistemas acuáticos de la Orinoquia venezolana. Pp: 63-87. *En*: Lasso, C. A., A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, C. Señaris, A. Díaz-Pulido, G. Corzo y A. Machado-Allison (Eds.). Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco. II. Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
  - Manzo, V. y M. Archangelsky 2008. A key to the known larvae of South American Elmidae (Coleoptera: Byrrhoidea), with a description of the mature larva of *Macrelmis saltensis* Manzo. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 44 (1): 63-74.
  - Marrero, C. A., A. Machado-Allison, V. González-B., J. Velázquez y D. Rodríguez Olarte. 1997. Los morichales del Oriente de Venezuela: su importancia en la distribución y ecología de los componentes de la ictiofauna dulceacuícola regional. *Acta Biológica Venezolánica* 17 (4): 65-79.
  - Magurran, A. E. y P. A. Henderson. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422: 714-716.
  - Mazzucconi, S. A., M. L. López Ruf y O. B. Axel. 2009. Hemiptera – Heteroptera: Gerromorpha y Nepomorpha. Pp. 167-231. *En*: Domínguez, E. y H. R. Fernández (Eds.). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
  - Merritt, R. W. y K. W. Cummins. 1978. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall-Hunt Publishing Co. Dubuque, Iowa. 441 pp.
  - Michat, M. C., M. Archangelsky y A. O. Bachmann. 2008. Generic keys for the identification of larval Dytiscidae from Argentina (Coleoptera: Adepaga). *Revista Sociedad Entomológica Argentina*. 67 (3-4): 17-36.
  - Mora V. y Z. Mora 2006. Diagnóstico ambiental de la cuenca media del morichal Juanico, Maturín, estado Monagas. *Revista de Investigación* 60: 23-45.
  - Nakamura, K., C. A. Lasso, C. Vispo y M. Ortaz. 2004 (“2002”). Observaciones subacuáticas: una herramienta efectiva para la obtención de datos ecológicos en comunidades íctica continentales. *Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 157: 83-110.
  - Ojasti, J. 1987. Fauna del Sur del estado Anzoátegui. Corpoven. 38 pp.
  - Oliva, A. y A. Short. 2012 Review of the *Berosus* Leach of Venezuela (Coleoptera, Hydrophilidae, Berosini) with description of fourteen new species. *ZooKeys* 206: 1-69.
  - Ottoboni, M., F. Valente-Neto y A. A. Fonseca-Gessner. 2011. Elmidae (Coleoptera, Byrrhoidea) larvae in the state of São Paulo, Brazil: Identification key, new records and distribution. *ZooKeys* 151: 53–74.
  - Oliva, A. y A. E. Z. Short. 2012. Review of the *Berosus* Leach of Venezuela (Coleoptera, Hydrophilidae, Berosini) with description of fourteen new species. *Zookeys* 206: 1-69.
  - Paprocki, H. A. 2008. Taxonomic Revision of *Macronema* (Trichoptera: Hydropsychidae) and selected studies of Neotropical Trichoptera. Tesis para optar al título de Doctor en Filosofía. Universidad de Minnesota, EE UU. 407 pp.
  - Paulson, D. R. 2012. South American Odonata. List of the Odonata of South America, <http://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/south-american-odonata/> 30 de noviembre 2012.
  - Pereira D. L. V., A. L. de Melo y N. Hamada. 2007. (Insecta: Heteroptera) in the central Amazonia, Brazil. *Neotropical Entomology* 36 (2): 210-228.
  - Pérez, L. E. 1982. Capítulo VII. Peces. *En*: Ecología acuática del Sur de Monagas y Anzoátegui. Informe elaborado para Lagoven S.A.



L. Blanco-B.

- Pérez, L. E. 1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 44: 143-162.
- Posada-García, J. A. y G. Roldán-Pérez. 2003. Clave ilustrada y diversidad de las larvas de Trichoptera en el nor-occidente de Colombia. *Caldasia* 25 (1): 169-192.
- Pes Oliveira, A. M. O., N. Hamada y J. L. Nessimian. 2005. Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 49 (2): 181-204.
- Pescador, M. L., A. K. Rasmussen y J. L. Harris. 1995. Identification manual for the caddisfly (Trichoptera) larvae of Florida. Department of Environmental Protection. Division of Water Facilities. Tallahassee.
- Ramírez, A. 2010. Odonata. *Revista de Biología Tropical* 58 (Suppl. 4): 97-136.
- Roldán, G. P. 1996. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Editorial Presencia Ltda. Bogotá, Colombia. 217 pp.
- Roldán, G. P. 1999. Los macroinvertebrados y su valor como indicadores de la calidad del agua. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 375-387.
- Sánchez, L., 1982. Capítulo III. Vegetación acuática. En: Ecología acuática del sur de Monagas y Anzoátegui. Informe elaborado para Lagoven S.A. Venezuela.
- Sánchez, L., E. Vásquez y L. Blanco. 1985. Limnological investigation of the rivers Uracoa, Yabo, Morichal Largo and Claro in the eastern plains of Venezuela. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 22: 2153-2160.
- Thomson, R. E. y R. W. Holzenthal. 2009. New species and records of Hydroptilidae (Trichoptera) from Venezuela. *ZooKeys* 185: 19-39.
- Young, T. M. 2012. Biodiversity calculator. Al Young Studios. [www.alyoung.com/labs/biodiversity\\_calculator.html](http://www.alyoung.com/labs/biodiversity_calculator.html). 30 de noviembre de 2012.
- Usinger, R. L. 1956. Aquatic Insects of California, with keys to North American genera and California species. University of California press. Berkeley. 508 pp.
- Wiggins, G. B. 1996. Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera), 2nd ed. University of Toronto Press, Toronto, Canada. 457 pp.



## INSECTOS ACUÁTICOS

Anexo 1. Lista de insectos colectados en tres ríos de Morichal en los llanos orientales de Venezuela.

TAXA	CONTRACCIÓN			PERÍODO DE SEQUÍA			EXPANSIÓN			PERÍODO DE LLUVIAS		
	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa
<b>INSECTA</b>												
<b>EPHEMEROPTERA</b>												
<b>Baetidae</b>												
<i>Callibaetis</i> Eaton (1881)	X	X	X	X		X	X	X	X	X		X
<i>Baetidae</i> n.i.										X		
<b>Leptophlebiidae</b>												
<i>Hydromilodon</i> Flowers y Dominguez (1991)			X									
<i>Leptophlebiidae</i> n.i.			X	X					X	X		X
<b>Caenidae</b>												
<i>Caenis</i> Stephens (1835)			X	X	X	X	X				X	
<b>TRICHOPTERA</b>												
<b>Helicopsychidae</b> Ulmer (1906)												
<i>Helicopsyche</i> Siebold (1856)				X								
<b>Hydropsychidae</b> Curtis (1835)												
<i>Smicridea</i> McLachlan (1871)									X			
<i>Macronema</i> Pictet (1836)	X	X	X	X		X				X	X	X
<i>Leptonema</i> Guerin-Meneville (1843)							X					
<b>Hydroptilidae</b> Stephens (1836)												
<i>Oxyethira</i> Eaton (1873)	X		X			X				X	X	X
<i>Hydroptila</i> Dalman (1819)		X					X	X	X			X
<b>Leptoceridae</b> Leach en Brewster (1815)												

Anexo 1. Continuación.

	CONTRACCIÓN			PERÍODO DE SEQUÍA			EXPANSIÓN			PERÍODO DE LLUVIAS		
	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa
<i>Oecetis</i> McLachlan (1877)							X					X
<b>ODONATA</b>												
<b>Anisoptera</b> Selys (1854)												
<b>Libellulidae</b>												
<i>Perithemis</i> Hagen (1861)			X									
<i>Planiplax</i> Muttkowski (1910)						X						
<i>Diastatops</i> Rambur (1842)				X								
<b>Platystictidae</b>												
<i>Palaemnema</i> Selys (1860)				X								
<b>Gomphidae</b>												
<i>Progomphus</i> Selys (1854)							X					
Libellulidae n.i.	X	X			X			X	X			
<b>Zygoptera</b> Selys (1854)												
<b>Calopterygidae</b>												
<i>Hetaerina</i> Hagen en Selys (1853)				X					X	X		
<b>Coenagrionidae</b>												
<i>Leptobasis</i> Selys (1877)	X											
<i>Telebasis</i> Selys (1865)						X						
<i>Homeoura</i> Kennedy (1920)						X						
<i>Enallagma</i> Charpentier (1840)							X					
<i>Coenagrionidae</i> n.i.	X											
<b>Protoneturidae</b>												



L. Blanco-B.

## INSECTOS ACUÁTICOS

Anexo 1. Continuación.

	CONTRACCIÓN		PERÍODO DE SEQUÍA		EXPANSIÓN		PERÍODO DE LLUVIAS		
	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa
<i>Epipleoneura</i> Williamson (1915)									X
Zygotera n.i.						X			
<b>HEMIPTERA</b>									
<b>Belostomatidae</b> Leach (1815)									
<i>Belostoma</i> Latreille (1807)	X					X	X		
<b>Corixidae</b> Leach (1815)									
<i>Tenagobia</i> Bergroth (1899)	X			X					
<b>Naucoridae</b> Leach (1815)									
<i>Ambrysus</i> Stål (1862)				X					
<i>Pelocoris</i> Stål (1876)	X			X			X		X
<i>Limnocoris</i> Stål (1860)						X	X		
<b>Pleidae</b> Fieber (1851)									
<i>Neoplea</i> Esaki y China (1928)			X	X					
<b>COLEOPTERA</b>									
<b>Mesovelidae</b> Douglas y Scott (1867)							X		
<b>Noteridae</b> C. G. Thomson (1860)									
<i>Notomicrus</i> Sharp (1882)			X				X		
<i>Hydrochanthus</i> Say (1823)								X	X
<b>Hydrophilidae</b> Latreille (1802)									
<i>Helochares</i> (L.) Mulsant (1844)					X				
<i>Deralltus</i> Sharp (1882)				X					
<i>Tropisternus</i> Solier (1834)									X

Anexo 1. Continuación.

	CONTRACCIÓN			PERÍODO DE SEQUÍA			EXPANSIÓN			PERÍODO DE LLUVIAS		
	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa
Hydrophilidae n.i.					X							
<b>Dytiscidae</b> Leach (1815)												
<i>Laccophilus</i> Leach (1815) (A)				X							X	
<i>Laccophilus</i> Leach (1815) (L)											X	
<i>Desmopachria</i> Babington (1841)						X						X
<i>Brachynotus</i> Zimmermann (1919)											X	
<i>Liodesmus</i> Guignot (1939) (L)											X	
<i>Celina</i> Aubé (1837)						X			X			
Dytiscidae n.i.					X							
<b>Elmidae</b> Curtis (1830)												
<i>Austrolimnius</i> Carter y Zeck (1829)	X		X									X
<i>Hexacylloepus</i> Hinton (1940)							X					X
<i>Elmidae</i> n. i. 1	X		X				X					X
<i>Elmidae</i> n. i. 2							X					
<b>Halplidae</b> Aubé (1836)												
<i>Halplus</i> Latreille (1802)				X								
* <b>Elateridae</b> Leach (1815)												
* <i>Chalcolepidius</i> Candèze (1857)										X		
<b>LEPIDOPTERA</b>												
<b>Pyralidae</b>					X							
<b>DIPTERA</b>												
Chironomidae												



L. Blanco-B.

## INSECTOS ACUÁTICOS

	CONTRACCIÓN			PERÍODO DE SEQUÍA			EXPANSIÓN			PERÍODO DE LLUVIAS		
	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa	Morichal Largo	Yabo	Uracoa
Chironominae	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Tanypodinae	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Tanitarsini						X		X	X			
Ceratopogonidae							X	X	X	X	X	X
Culicidae								X				X
Diptera n.i										X		
Org./m <sup>2</sup>	373.5	169.8	1273.3	1171.5	254.7	441.4	2122.2	1205.4	764.0	798.0	1663.8	3667.2
Riqueza (S')	13	6	14	17	8	13	17	9	13	14	8	18
Índice de Simpson (D)	0.27	0.59	0.41	0.32	0.38	0.28	0.45	0.66	0.38	0.30	0.74	0.39
Índice de Dominancia (1-J')	0.72	0.40	0.58	0.67	0.61	0.71	0.54	0.33	0.61	0.69	0.25	0.60
Shannon index log 2	3.30	2.16	2.85	3.25	2.68	3.25	2.73	2.00	2.96	3.14	1.88	2.87
Índice de Shannon-Wiener (H)	2.28	1.49	1.98	2.25	1.85	2.25	1.89	1.39	2.05	2.17	1.30	1.99
Índice Equidad	0.89	0.83	0.75	0.79	0.89	0.88	0.66	0.63	0.80	0.82	0.62	0.67
Índice Margalef (D <sub>Mg</sub> )	1.14	0.51	1.10	1.37	0.69	1.12	1.30	0.68	1.06	1.15	0.58	1.40



# 10. Contribución al conocimiento de los macroinvertebrados acuáticos de un morichal del piedemonte andino orinoquense colombiano

Magnolia Longo, Carlos Pérez, Mario Medina, Laura C. Forero y John Jairo Ramírez R.

## Resumen

Este trabajo tiene como objetivo describir la composición taxonómica de los macroinvertebrados asociados a un morichal y a una quebrada de morichal, así como algunas características del hábitat que contemplan variables climáticas, fisicoquímicas y biológicas. Para ello, se realizó un muestreo en 2013, durante la época transicional de lluvias altas a bajas. Con el fin de abarcar la mayor cantidad de hábitats posibles, los organismos fueron colectados desde sustratos rocosos, vegetación ribereña, macrófitas emergentes y hojarasca. Las variables climáticas fueron recabadas de bibliografía relacionada, y las variables de hábitat se registraron siguiendo el formato AusRivAS. Se colectaron 525 individuos, los cuales se clasificaron en 3 clases, 8 órdenes, 20 familias y 30 géneros. La abundancia y la riqueza fueron mayores en la quebrada en comparación con el morichal. En general, las larvas de Chironomidae ( $161 \text{ ind.}15 \text{ min}^{-1}$ ), los ácaros (149), el coleóptero *Microcylloepus* (55) y el

hemíptero *Rhagovelia* ( $32 \text{ ind.}15 \text{ min}^{-1}$ ), sobresalieron por su abundancia. Coleoptera, Diptera y Trichoptera fueron los taxones con mayor riqueza de géneros (6 cada uno), seguidos por Hemiptera (4) y Odonata (4). Se reporta por primera vez para Colombia la larva del tricóptero *Blepharopus Kolenati* 1859 (Hydropsychidae). Los sistemas presentaron una buena disponibilidad de sustratos para los organismos. Aunque el pH del agua es neutro con tendencia a ácido (5,5-7,2) y la conductividad eléctrica baja ( $2,0\text{-}4,0 \mu\text{S.cm}^{-1}$ ), las condiciones generales de los hábitats son apropiadas para la colonización y el establecimiento de los macroinvertebrados.

## Introducción

La Orinoquia colombiana es una región de contrastes en relación con la riqueza y la oferta de los recursos naturales, la conservación y la utilización de los mismos. Por un lado fue declarada por el Fondo Mundial para la Conservación de la Naturaleza como uno de los ocho ecosistemas estra-

## MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS

tégicos para la humanidad (WWF *et al.* 1998); por el otro, debido a su significativa riqueza natural y energética, desde 2005 fue incorporada -junto con las regiones del Pacífico y la Amazonía-dentro de la Agenda 2019. En esta agenda se potencializan económicamente regiones del territorio que antes eran consideradas inexplorables y se establece que la base económica que posicionará al país competitivamente en el escenario internacional, estará basada en los recursos más importantes del planeta, a saber: hidrocarburos, agrocombustibles, agua, biodiversidad y posición geoestratégica del territorio (Jiménez 2012); todos ellos disponibles en la Orinoquia.

Esta nueva visión económica de la Orinoquia surge de las dimensiones espaciales de su territorio, pues ocupa una extensión del 30% del total del territorio nacional. Se encuentra conformada por los departamentos de Arauca, Casanare, Meta y Vichada en su totalidad, y por Guaviare y Guainía parcialmente (aproximadamente 55% del territorio de cada uno de ellos). Su territorio incluye 1.588.287 habitantes que representa el 3,5% de la población total el país y que en su mayoría habitan la zona del piedemonte llanero. El resto de la llanura inundable está prácticamente despoblada y la habitan comunidades indígenas que representan tan solo el 3,8% de la población regional (Jiménez 2012). No obstante, a pesar del auge económico de la región, en el caso particular de los sistemas de piedemonte del departamento de Arauca, el conocimiento científico en torno a la diversidad de paisajes, de fauna y de flora, es incipiente, aun cuando representan los insumos a partir de los cuales se toman las decisiones político-administrativas de la región.

En cuanto a paisaje, la Orinoquia es una vasta región que de acuerdo con la estacio-

nalidad hídrica está conformada por tres unidades paisajísticas: el piedemonte, las llanuras aluviales inundables y la altillanura (Rippstein *et al.* 2001). Las últimas dos hacen parte del complejo de sabanas inundables, las cuales a su vez son divididas en sabanas estacionales, semiestacionales e hiperestacionales (Franco *et al.* 2012). Esta estacionalidad de las lluvias favorece no sólo la diversidad paisajística sino también la biodiversidad.

El piedemonte en particular es una zona de transición entre la región andina y los llanos, lo que le confiere particularidades geológicas. De ahí que los suelos del piedemonte andino en el departamento de Arauca presenten características geológicas cuya formación se remonta al periodo de elevación de la cordillera Oriental. Estos suelos se sitúan en el sistema de subsidencia que va desde Los Andes hasta el Escudo Continental de la Guayana, dentro de una estructura geológica conocida como "El Horst", que corresponde al área elevada de los Llanos (Sarmiento y Pinillos 2001). Son principalmente del tipo latosoles, compuestos por amplios horizontes rojizos, con alta dureza y poca movilidad ante la erosión. Presentan una formación reciente y se caracterizan por ser de baja fertilidad debido a la acidez (altas concentraciones de aluminio), que les confiere un pH entre 4,5 y 5,0, a lo que se suma el efecto de la pluviosidad (la cual remueve y lava frecuentemente los nutrientes), que en conjunto con la alta cantidad de cantos rodados propician un fuerte escurrimiento (Pérez *et al.* 2011).

Por otro lado, la generación de conocimiento de los sistemas hidrológicos del piedemonte araucano, es incipiente. Hace apenas unos años se han generado algunos estudios en torno a la palma emble-



F. Nieto

mática de los llanos o moriche (*Mauritia flexuosa*) y al ecosistema que su población forma, el “morichal”. Este tipo de sistema está compuesto por arbustos, estrato bajo de ciperáceas, helechos, bromeliáceas y briofitos, entre otros (Galeano 1991) y son de importancia ecológica alta debido a que conforman “bancos de agua” en sabanas que fueron transformadas. Son empleados como bebederos, fuentes de agua para uso doméstico en fincas, turismo y embellecimiento del paisaje. Además, la palma es uno de los recursos alimenticios utilizados por guacamayos y loros, tapires, pecaríes, peces, tortugas y monos (Goulding 1989, Bodmer 1990, Bonadie y Bacon 2000, Brightsmith y Bravo 2006), que a su vez se convierten en dispersores de las semillas en las regiones donde ésta se distribuye (Urrego 1987, Da Silva 2009, Trujillo-González 2011).

La mayor capacidad hídrica del piedemonte se encuentra representada en un considerable número de nacederos y quebradas (caños) que por la acción colonizadora y particularmente la explotación de árboles maderables se encuentran en amenaza de extinción. Así, muchas quebradas se están secando en el periodo de verano y algunos nacederos han desaparecido por efectos de la deforestación y el pastoreo del ganado. En caso particular del área del río Tocoragua -en la que se ubica el área de muestreo de este trabajo- existen depósitos naturales de agua de dimensiones considerables llamados lagunas, destacándose la laguna La Vieja, La Guerrera, Aguitas, Janeiro y Chenchena. Asimismo, pantanos, esteros o depresiones mal drenadas con presencia permanente de agua, caracterizados por la riqueza en fauna que los frecuenta y que son propios de la llanura, embelleciendo algunos parajes del territorio de la cuenca (Corporinoquía 2008).

En función de lo anterior y con el objetivo de contribuir al conocimiento de los recursos hidrobiológicos de la región del piedemonte andino, en este trabajo se realiza una aproximación al conocimiento de la fauna de macroinvertebrados acuáticos encontrados en un morichal en el departamento de Arauca.

## Material y métodos

### Área de estudio

El morichal La Vieja (incluye una laguna y la quebrada La Vieja), está ubicado en el piedemonte andino (área transicional) dentro de una sabana no inundable rodeada por altiplanicies. Sus riberas están rodeadas principalmente por la palma arbórea *Mauritia flexuosa*, conocida como moriche. Pertenece al municipio de Tame (Arauca), localizado dentro de la región de la Orinoquia colombiana a 6°21'38,9"N y 71°49'15"W (Figura 1), con elevaciones entre 483 y 504 m s.n.m. Este morichal forma parte de la cuenca del río Tocoragua, una de las más importantes de la región y hace parte de los sistemas hídricos que el gobierno local ha declarado para protección, conservación, rehabilitación y turismo (Consejo Municipal de Tame 2012).

El piedemonte andino está localizado en la sección baja de la cordillera Oriental y se conforma de un complejo relieve de materiales acumulados y estratificaciones andinas donde sobresalen bajos, áreas de expansión, cunas, terrazas, mesetas, mesas, colinas, lomas y serranías. Estuvo cubierto de selva, pero en la actualidad quedan solo algunos relictos de bosque hacia las lomas y serranías, y sabanas dedicadas a la ganadería en los bajos y en las áreas de expansión. Posterior al piedemonte se encuentra la vertiente cordillerana en donde



## MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS



**Figura 1.** Localización del morichal La Vieja. Incluye una laguna y la quebrada La Vieja- municipio de Tame (Arauca, Colombia).



F. Nieto

se ubica el parque Nacional Natural del Cocuy.

La sabana del piedemonte presenta un clima cálido-húmedo, con una temperatura anual media de 30 °C y una humedad relativa del 85%. La precipitación promedio anual es de 2.890 mm. El ciclo hidrológico es monomodal, con un período de aguas altas entre abril y noviembre (junio y julio los meses con mayor intensidad); y el período de lluvias bajas entre diciembre y marzo (febrero el mes más seco) (Consejo Municipal de Tame 2012).

Esta es una sabana cóncava bien drenada cuyos suelos se han desarrollado a partir de materiales detríticos formados por cantos gruesos, gravillas y areniscas; están limitados por abundante pedregosidad tanto en superficie como en profundidad. Son de textura franco arcillo-arenosa, presentan fertilidad natural baja debido a los bajos contenidos de fósforo y potasio, lo mismo que a la alta saturación de aluminio (mayor de 60%). El pH es ácido con tendencia a neutro (IGAC 1986). Actualmente se usan para ganadería extensiva con pastos de sabana.

### Trabajo de campo

Se llevó a cabo en marzo de 2013, que corresponde al período transicional entre las lluvias altas y las bajas. Se muestrearon el morichal La Vieja y la quebrada que desde él nace. Se registraron variables de hábitat, variables físicas y químicas y se colectaron muestras de macroinvertebrados desde diferentes sustratos, tal como se describe a continuación.

a) **Variables de hábitat.** Con el fin de obtener la mayor cantidad posible de registros de variables descriptivas de hábitat se siguió el formato de evaluación

AusRivAS (<http://www.environment.gov.au/water/publications/environmental/rivers/nrhp/protocol-1/pubs/protocol-1.pdf>).

- b) **Variables físicas y químicas.** *In situ* se midieron la temperatura del agua, el pH y la conductividad eléctrica, mediante una sonda HI98129, también la concentración de oxígeno disuelto a través del método de Winkler.
- c) **Macroinvertebrados.** En la laguna y empleando una red tipo D (con poro de malla de 500  $\mu\text{m}$ ), se removieron los organismos desde la vegetación flotante y las raíces sumergidas de los moriches. Además, se realizó una búsqueda manual en las hojas caídas de la palma que reposaban en el espejo de agua. En la quebrada se delimitó un tramo de 100 m de longitud sobre el cauce. Se muestrearon sustratos localizados en pozos y en rápidos. Los sustratos estaban compuestos por vegetación ribereña, macrófitas enraizadas, macroalgas, paquetes de hojarasca y cantos rodados, así que estos fueron “barridos” mediante recorridos cortos con la red D. También se hizo colecta manual. En cada ecosistema el esfuerzo de muestreo fue de 15 minutos.

El material recolectado se unificó en una muestra y se depositó en bolsas plásticas de cierre hermético a las que se agregó una cantidad de alcohol (concentración mayor al 90%) tal que sobrepasara el sustrato. Las abundancias de los organismos se reportan en número de individuos por esfuerzo de muestreo (15 minutos). Los organismos fueron separados y cuantificados por género y morfotipo. Las identificaciones taxonómicas se realizaron siguiendo las claves taxonómicas de Roldán (1988), Schuh y Slater (1995), Wiggins (1996), Aristizábal (2002) y Domínguez y Fernández (2009).

## MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS

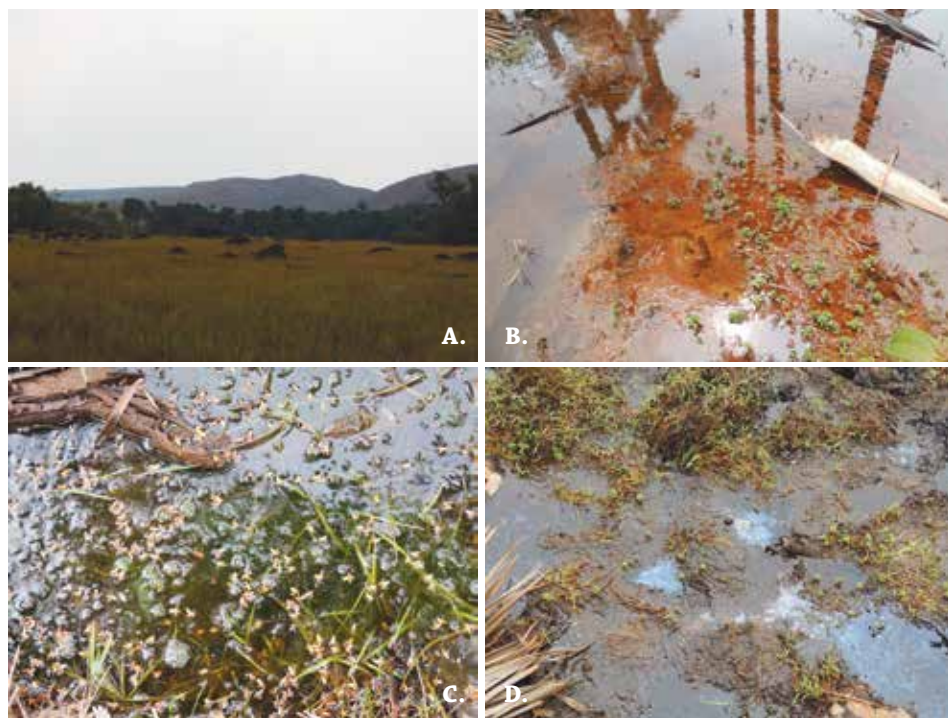
## Resultados y discusión

## Morichal La Vieja

Aunque *Mauritia flexuosa* es la planta dominante, también se identificaron algunos representantes de *Ouratea* sp., *Miconia* sp., *Sapium* sp., *Byrsonima crassifolia* y *Dillenia* sp.

En algunos sectores los moriches se mezclan con árboles grandes (> 10 m) y con pequeños arbustos. La zona donde se tomó la muestra es poco profunda; en ella los moriches por su altura y por su aglomera-

ción ofrecen un área de sombreado extensa (Figura 2a). En el espejo de agua y cerca de los moriches, se encuentran masas de algas filamentosas y de macrófitas sumergidas (*Tonina fluviatilis* y *Cabomba furcata*), que le dan un color café-parduzco al agua (Figuras 2b y 2c). También se observaron en algunas zonas manchas aceitosas o brillos de aceite (Figura 2d), pero en general el agua es transparente. La temperatura del agua fue 26,7 °C, la conductividad eléctrica 2,0  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ , el pH registró un valor de 5,5, y el oxígeno disuelto fue 5,8  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ . La discusión en torno a estas variables y a



**Figura 2.** A) Vista general del morichal La Vieja, municipio de Tame (Arauca, Colombia); B) *Tonina fluviatilis* y *Cabomba furcata* embebidas entre filamentos algales que le dan un color café-parduzco al agua; C) masas de algas filamentosas; D) manchas aceitosas o brillo de aceites. Fotos: M. Longo.



F. Nieto

su relación con las macrófitas encontradas con el perifiton, puede ser consultada en Medina *et al.* 2013 (Capítulo 11).

**Quebrada La Vieja.** Se encuentra en un área de sabana extensa dominada por pastos utilizados para el levantamiento de ganado vacuno. Nace en el morichal y se extiende por un valle amplio y plano. La pendiente tiene una inclinación muy baja ( $< 10^\circ$ ). Las riberas están bordeadas por moriche principalmente, aunque existen algunos arbustos aislados tales como *Ouratea* sp., *Miconia* sp., *Sapium* sp., *Byrsonima crassifolia* y *Dillenia* sp. (Figura 3a). Debido a que esta vegetación está espaciada regularmente, el sombreado del cauce es bajo ( $< 10\%$ ).

El caudal es bajo ( $0,07 \text{ m}^3 \cdot \text{seg}^{-1}$ ), con paso moderadamente restringido debido a la presencia de grandes rocas, a la vegetación acuática y a las hojas de moriche que caen tanto en las orillas como en medio del cauce o canal, haciendo que en algunos sectores el agua se represe (Figura 3b). Los afloramientos de rocas tiene un bajo porcentaje en ambas márgenes (30 %); el lecho está dominado por rocas (10%), guijarros (70%), arena (10%) y lodo (10%), lo que hace que la organización del lecho sea en paquetes firmemente armados, con pocos espacios intersticiales y con un alto grado de imbibición, pero de fácil remoción.

Por tener un bajo gradiente ( $1 - 3^\circ$ ) y un bajo caudal, la formación de rápidos y rizos se restringe a unas muy pocas zonas de la quebrada (Figura 3c). Las macrófitas son abundantes y son las mismas del moriche (*T. fluviatilis* y *C. furcata*). Se observa una lama café-pardo y una biopelícula verde en la mayor parte de los sustratos (piedras y hojas del moriche) (Figura 3d).

El porcentaje de cobertura del lecho por paquetes de hojarasca es alto (40%), mientras que la cobertura de musgos y detritus es baja ( $< 10\%$ ). Las masas de algas filamentosas cubren aproximadamente el 35% del lecho. Aunque las riberas son afectadas por la intrusión de ganado, el sustrato firme y la ausencia de modificaciones o alteraciones en el canal hacen que la epifauna y la flora acuática puedan colonizar y establecerse satisfactoriamente.

La temperatura del agua registró un valor de  $27,5^\circ \text{C}$ , la conductividad fue de  $4,0 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ , el pH de 7,2 y el oxígeno disuelto presentó un valor de  $6,1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ , la discusión en torno a estas variables también puede ser consultada en Medina *et al.* 2013 (Capítulo 11).

**Macroinvertebrados.** La riqueza y la abundancia de la comunidad de macroinvertebrados fueron más altas en la quebrada en comparación con el morichal. En la quebrada se encontraron tres clases, ocho órdenes, 19 familias y 26 géneros. En el morichal se identificaron una clase, cuatro órdenes, cuatro familias y seis géneros (Tabla 1).

En la quebrada sobresalieron por su alta abundancia las larvas de Chironomidae ( $157 \text{ ind} \cdot 15 \text{ min}^{-1}$ ), las cuales representan el 31,5% de la abundancia total de la comunidad; los ácaros ( $149 \text{ ind} \cdot 15 \text{ min}^{-1}$ ) que abarcan el 29,9% del total; en menor proporción se colectaron larvas del coleóptero *Microcylloepus* ( $55 \text{ ind} \cdot 15 \text{ min}^{-1}$ ) que representaron el 11,0 % y ninfas del hemíptero *Rhagovelia* ( $32 \text{ ind} \cdot 15 \text{ min}^{-1}$ ) (Tabla 1), con 6,4%. En el morichal, las abundancias entre los taxones fueron muy proporcionales siendo levemente más abundantes los adultos del coleóptero *Suphisellus* ( $4 \text{ ind} \cdot 15$

## MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS



**Figura 3.** A) Vista panorámica del tramo muestreado en la quebrada La Vieja, municipio de Tame (Arauca, Colombia); B) ejemplo de rocas grandes que se constituyen en una barrera para el flujo normal del agua; C) rápidos; D) biopelícula e insectos acuáticos posados sobre una hoja de moriche. Fotos: M. Longo.

min<sup>-1</sup>) y las larvas de los quironómidos (4 ind.15 min<sup>-1</sup>).

Aunque las condiciones de hábitat relacionadas con las concentraciones de las

variables físicas y químicas y con la disponibilidad de sustratos para la colonización y el establecimiento de poblaciones de Ephemeroptera son aparentemente adecuadas, la ausencia de organismos de



F. Nieto

**Tabla 1.** Listado taxonómico y abundancia de los macroinvertebrados colectados en el morichal La Vieja y en la quebrada La Vieja, municipio de Tame (Arauca, Colombia) (L: Larva, A: Adulto).

Clase	Orden	Familia	Género / Morfotipo	Morichal La Vieja	Quebrada La Vieja	
Arachnida	Acari	Morfotipo 1	Morfotipo 1		149	
Branchiopoda	Anomopoda	Morfotipo 1	Morfotipo 1		1	
Insecta	Coleoptera	Elmidae	<i>Microcylloepus</i> L		55	
			<i>Xenelmis</i> L		2	
		Noteridae	<i>Canthydrus</i> A		1	
			<i>Hydrocantus</i> A	1	9	
			<i>Suphisellus</i> A	4		
		Staphylinidae	Morfotipo 1		1	
		Diptera	Ceratopogonidae	<i>Stilobezzia</i>		2
			Chironomidae	Morfotipo 1	4	157
			Empididae	<i>Hemerodromia</i>		1
			Simuliidae	<i>Simulium</i>		15
	Tipulidae		<i>Hexatoma</i>		4	
	Hemiptera	Belostomatidae	<i>Belostoma</i>	1		
		Gerridae	<i>Potamobates</i>		12	
		Naucoridae	<i>Ambrysus</i>		1	
			<i>Limnocoris</i>		7	
	Veliidae	<i>Rhagovelia</i>		32		
	Lepidoptera	Crambidae	<i>Petrophila</i>		4	
			<i>Synclita</i>		1	
	Odonata	Libellulidae	<i>Brachymesia</i>		9	
			<i>Erythrodiplax</i>	2		
			<i>Macrothemis</i>		1	
			<i>Micrathyria</i>	2		
	Trichoptera	Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>		5	
		Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>		2	
			<i>Oxyethira</i>		1	
		Hydropsychidae	<i>Blepharopus</i>		3	
<i>Smicridea</i>				22		
Odontoceridae	<i>Marilia</i>		2			
Abundancia total (ind.15 min <sup>-1</sup> )				14	499	
Riqueza (Número total de géneros)				6	26	

## MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS

este orden llama la atención, especialmente porque su presencia ha sido expuesta en morichales de Venezuela (ver Capítulo 9). Por otro lado, los taxones aquí reportados hacen parte del grupo de organismos más resistentes a los cambios en el nivel del agua producto de la estacionalidad de las lluvias, principalmente los coleópteros, dípteros, hemípteros y odonatos. Dichos grupos han sido reportados en quebradas intermitentes en bosques secos, en las que el agua superficial del lecho durante época de sequía prácticamente desaparece, permaneciendo algunos pozos aislados (Longo *et al.* 2010). A partir de ello se hipotetiza que la ausencia de los efemerópteros podría ser una situación estacional relacionada con las lluvias. En consecuencia, se recomienda realizar muestreos espacio-temporales que permitan dilucidar qué pasa con dichas poblaciones al igual que conocer más acerca de la composición, biología y ecología de la fauna de macroinvertebrados en general.

En este trabajo se resaltan las presencias de dos taxones, la larva del tricóptero *Blepharopus* Kolenati 1859 (Hydropsychidae) y de los organismos del orden Acari. Este es el primer registro para Colombia de *Blepharopus* (Muñoz-Quesada 2000, 2004). Cuatro especímenes en estadio larval fueron recolectados en la quebrada La Vieja. Se trata de un género de distribución neotropical que hasta la fecha presentaba distribución conocida en Argentina, Brasil, Uruguay y Venezuela (Flint y Wallace 1980, Flint *et al.* 1999, Domínguez y Fernández 2009, Santos *et al.* 2011).

A continuación se hace una descripción general de los aspectos morfológicos relevantes de las larvas (Figura 4a) encontradas en la quebrada La Vieja. Cabeza (Fi-

gura 4b) levemente más ancha que larga, con una carena delgada que se extiende desde encima de los ojos hasta el margen posterior de la misma, y con algunas setas cortas y gruesas, labro membranoso y prominente; tórax (Figura 4c) con los tres notos torácicos fuertemente esclerotizados y de color pardo oscuro. Pronoto y mesonoto con bordes anterolaterales más o menos redondeados, en el metanoto el ángulo de estos es más marcado, trocánter de la pata anterior de forma triangular, corto y robusto, bordeado por pequeñas setas semejantes a espinas, abdomen con segmentos del I al IX de apariencia carnosa, sin cobertura densa de setas ni placas como en otros géneros de Hydropsychidae, en cada segmento con algunas setas largas dispersas desde el área ventral contigua a la agalla, hasta el dorso (Figura 4d). Agallas principalmente en posición ventral, propatas anales (Figura 4a) cortas y robustas.

Los ácaros de agua o Hydracarina (término no taxonómico, asignado por conveniencia para los aracnoideos estrictamente acuáticos), se caracterizan por presentar estados inmaduros que difieren de las formas adultas tanto en aspectos biológicos como en hábitos. La mayoría de los géneros poseen cutículas con placas esclerotizadas y tamaños corporales que pueden variar entre 0,4 y 3 mm. Se alimentan generalmente de pequeños crustáceos, insectos y gusanos, pero algunos pueden ser saprofíticos y parásitos de otros animales (Rosso de Ferradás y Fernández 2009). Los ácaros se pueden encontrar en la mayoría de hábitats dulceacuícolas. Es común encontrarlos en arroyos, lagos, pantanos, zonas de salpicaduras de cascadas, brácteas de plantas epífitas y hasta en aguas termales. También han sido encontrados en altas densidades en raíces de plantas acuáticas en zonas poco profundas (Pennak 1978),



F. Nieto



**Figura 4.** Aspectos morfológicos de las larvas de *Blepharopus* recolectadas en la quebrada La Vieja, municipio de Tame (Arauca, Colombia). A) Aspecto general del cuerpo; B) posición de la carena en la cabeza; C) forma de los notos y segmentos torácicos; D) setas en los segmentos abdominales. Fotos: C. Pérez.



## MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS

tal como han sido encontrados en este trabajo. Son organismos de tipo “euritópico”, por lo que no se deben catalogar como indicadores de calidad de agua.

En Colombia, los ácaros han sido reportados principalmente en la región andina. Por ejemplo, en la parte alta del río Medellín (Antioquia) se encontraron asociados a fondos pedregosos de aguas limpias y bien oxigenadas (Roldán 1988); en el río Grande (Cauca) se localizaron en aguas corrientosas y frías (temperatura media de 14,5 °C), de pH alcalino (8) y conductividad eléctrica relativamente alta (192,2  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) (Longo *et al.* 2005). En el río Peje (Nariño) fueron obtenidos en muestreos de deriva realizados por Rodríguez *et al.* (2006). Sin embargo, al parecer presentan amplios intervalos de distribución, tanto altitudinal como latitudinal, por lo que se les puede encontrar en casi todo tipo de ecosistemas acuáticos (Rosso de Ferradás y Fernández 2005).

### Conclusión

Los morichales son ecosistemas muy vulnerables y susceptibles a los cambios en el uso del suelo y también probablemente al cambio climático, debido principalmente a: 1) el régimen monomodal de lluvias que ocasiona un intenso período de sequía, y 2) el uso del suelo como sabanas para ganadería que deja expuestos -sin cobertura vegetal- los sistemas acuáticos que en ellos se encuentran. Por tanto, antes de continuar con su uso y degradación y considerando que estos sistemas son la principal fuente de agua, tanto para el piedemonte como para la altiplanicie y la bajillanura, es una necesidad primordial el conocimiento de sus componentes biológicos y ecológico. Además, estos sistemas son hábitats potenciales para especies de

macroinvertebrados y zooplancton, que posiblemente, requieren o que están adaptados a condiciones particulares asociadas a pH tendientes a ácidos y a suelos pobres en nutrientes, lo cual es desconocido.

### Bibliografía

- Aristizábal, H. 2002. Los hemípteros de la película superficial del agua en Colombia. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá, Colombia. 239 pp.
- Bodmer, R. 1990. Responses of angulates to seasonal inundations in the amazon floodplain. *The Tropical Ecology* 6: 191-201.
- Bonadie, W. y P. Bacon. 2000. Year-around utilization of fragmented palm swamp forest by Red-Bellied Macaws (*Ara manilata*) and Orange-winged parrot (*Amazona amazonica*) in the Neriva (Trinidad). *Biological Conservation* 95: 1-5.
- 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.
- Consejo Municipal de Tame. 2012. Plan de desarrollo municipal 2012 – 2015. República de Colombia, Departamento de Arauca, Municipio de Tame. 303 pp.
- Corporinoquia. 2008. Agenda ambiental municipal de Tame 2.008 – 2.011, departamento de Arauca. Programa: Fortalecimiento de la Gestión Ambiental Territorial PAT 2007-2009. Documento técnico de soporte. 36 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 Mineiro. Tesis de Maestría, Universidad Federal de Uberlândia, Brasil. 120 pp.
- Domínguez, E. y H. R. Fernández. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos, Sistemática y Biología. Fundación Miguel Lillo, Tucumán Argentina. 656 pp.
- Flint, Jr, O. S. y J. B. Wallace. 1980. Studies of Neotropical Caddisflies XXV. The



F. Nieto

- immature stages of *Blepharopus diaphanus* and *Leptonema columbianum* (Trichoptera: Hydropsychidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 93: 178-193.
- Flint, Jr. O. S., R. W. Holzenthal y S. C. Harris. 1999. Catalog of the Neotropical Caddisflies (Insecta: Trichoptera). Ohio Biological Survey, Columbus, USA. 239 pp.
  - Franco, A., J. D. González., S. Montaña y L. Ulloa. 2012. Estudio regional de los ecosistemas acuáticos y terrestres de la región de Carimagua, Llanos Orientales, Meta, Colombia. Monografía de trabajo de grado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 235 pp.
  - Galeano, G. 1991. Las palmas de la región de Araracuara. Estudios en la Amazonia Colombiana I. Segunda edición. Programa Tropenbos-Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Tercer Mundo Editores, Bogotá, Colombia. 182 pp.
  - Goulding, M. 1989. Amazon: The Foofen forest. BBC. London, England. PAG
  - Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). 1986. Estudio general de suelos de la Intendencia de Arauca. República de Colombia, Ministerio de Hacienda y Crédito Público, Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Subdirección Agrologica. Bogotá, Colombia. 163 pp.
  - Jiménez, C. 2012. Valorización capitalista de la Orinoquia colombiana. División territorial del trabajo e inserción en la acumulación transnacional. *Revista Ciencia Política* 12: 150-180.
  - Longo, M., H. Zamora, C. Andrade-Sossa, V. Ceballos y J. M. Tobar. 2005. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos y su relación con la calidad del agua en un sector del río Grande (sur-occidente Colombiano). Avances de la investigación. Pp. 124. *En: Memorias XL Congreso Nacional de Ciencias Biológicas*. Santiago de Cali, Colombia. 11 - 14 de octubre de 2005.
  - Longo, M., H. Zamora, C. Guisande y J. J. Ramírez. 2010. Dinámica de la comunidad de macroinvertebrados en la quebrada Potrerillos (Colombia): respuesta a los cambios estacionales de caudal. *Limnetica* 29 (2): 195-210.
  - Muñoz-Quesada, F. J. 2000. Especies del orden Trichoptera (Insecta) en Colombia. *Biota Colombiana* 1 (3): 267-288.
  - Muñoz-Quesada, F. J. 2004. El orden Trichoptera (Insecta) en Colombia, II: inmaduros y adultos, consideraciones generales. Volumen III. Pp. 319-349. *En: Fernández-C F., M. G. Andrade-C. y G. Amat (Ed). Insectos de Colombia*. Editoriales Universidad Nacional de Colombia e Instituto Humboldt, Bogotá, Colombia.
  - Pennak, R. W. 1978. Freshwater invertebrates of the United States. Second Edition. John Wiley & Sons. United States. 803 pp.
  - Pérez, K. E., F. J. Mijares, L. Upegui, A. Arana, P. Jiménez y D. Vargas. 2011. Identificación para el manejo y aprovechamiento ambiental de dos ecosistemas de morichal: La Itibana y Gualabao en el municipio de Tame, Arauca. Fundación Orinoquia Biodiversa. Convenio de interés público 028 de 2011, Alcaldía de Tame y Orinoquia Biodiversa. Tame, Colombia. 146 pp.
  - Rippstein, G., G. Escobar y F. Motta. 2001. Agroecología y biodiversidad de las sabanas en los Llanos Orientales de Colombia. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia. 302 pp.
  - Rodríguez, J., M. Berrio., B. Cepeda., M. Valencia y R. Ospina. 2006. Variación diaria de la deriva de macroinvertebrados acuáticos y de materia orgánica en la cabezera de un río tropical de montaña en el departamento de Nariño, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 11 (5): 47 - 53.
  - Roldán, G. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Fondo para la Protección del Medio Ambiente José Celestino Mutis, Colombia. 217 pp.
  - Rosso de Ferradás, B. y H. R. Fernández. 2005. Elenco y biogeografía de los ácaros acuáticos (Acari, Parasitengona, Hydrachnidia) de Sudamérica. *Graellsia* 61 (2): 181-224.
  - Rosso de Ferradás, B. y H. R. Fernández. 2009. Acari, Parasitengona, Hydrachnidia. Pp. 497-549 *En: Domínguez, E., y H. R. Fernández (Eds.). Macroinvertebrados*

## MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS

- bentónicos sudamericanos: sistemática y biología. Editorial Fundación Miguel Lillo, Tucumán Argentina.
- Santos, A. P. M., L. L. Dumas, G. A. Jardim, A. L. R. Silva y J. L. Nessimian. 2011. Brazilian Caddisflies: Checklists and Bibliography. URL: <https://sites.google.com/site/braziliancaddisflies>.
  - Sarmiento, G. y M. Pinillos. 2001. Patterns and processes in a seasonally flooded tropical plain: the Apure Llanos, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28: 985-996.
  - Schuh, R. y J. Slater. 1995. True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history. Cornell University Press, New York, United States. 336 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. 1987. Estudio preliminar de la fenología de la canangucha (*Mauritia flexuosa* L. f.). *Colombia amazónica* 2 (2): 57-81.
  - Wiggins, G. B. 1996. Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera). University of Toronto Press, Scholarly Publishing Division, Toronto, Canadá. 457 pp.
  - WWF, CIPAV y Fundación Horizonte Verde. 1998. Diagnóstico y definición de prioridades para la conservación y manejo de la Biodiversidad en la Orinoquia colombiana. Informe Técnico. Cali, Colombia. 174 pp.



# 11. Aspectos limnológicos del morichal y la quebrada La Vieja, piedemonte andino orinoquense colombiano

Mario Medina, Magnolia Longo, Carlos Pérez y John J. Ramírez R.

## Resumen

Con base en un muestreo efectuado durante el año 2013 en la época transicional de lluvias altas a bajas, se realiza una descripción general de las condiciones limnológicas del morichal y la quebrada La Vieja, abordada desde el punto de vista de las variables físicas, químicas y biológicas. En el morichal se muestreó sobre *Cabomba furcata* y *Tonina fluviatilis* (macrófitas sumergidas) y el metafiton asociado a las masas algales. En un tramo de aproximadamente 100 m de una de las orillas de la quebrada La Vieja se tomaron muestras en cada uno de los sustratos presentes en diez puntos de muestreo. En el metafiton se registraron 31 géneros. Las divisiones más representativas fueron Chlorophyta (61,3%) y Bacillariophyta (19,3%). La familia más representativa fue Desmidiaceae. Tanto en *C. furcata* (26 taxones algales) como en *T. fluviatilis* (33), dominaron también las Chlorophyta siendo en su mayoría desmidiáceas. En la quebrada La Vieja predominaron Chlorophyta, Bacillariophyta y Cianobacteria. Las Desmidiaceae también fueron numerosas en este sistema.

*Audouinella*, *Batrachospermum*, *Scytonema*, *Melosira*, *Asterionella*, *Mesotaenium* y *Cosmarium* aff. *circulare*, solo fueron registrados en este sistema. Tanto en el morichal como en la quebrada, los índices cianofíceos, de diatomeas y de euglenofitas, presentaron valores menores a la unidad. El índice compuesto varió entre 3 y 4 en el morichal y en la quebrada su valor fue de 2,6. Aunque la flora algal registrada es propia de sistemas oligotróficos de aguas blandas y con tendencia a la acidez y los índices de Nygaard lo confirman, no es una imagen adecuada de la condición limnológica de los mismos pues el color parduzco de sus aguas sugiere que se trata de aguas oligotróficas posiblemente polihúmicas.

## Introducción

El objetivo del trabajo fue realizar una descripción general de las condiciones limnológicas del morichal y la quebrada La Vieja, localizados en el piedemonte llanero de la Orinoquía colombiana. La misma fue abordada desde el punto de vista de las variables físicas, químicas y biológicas.

## LIMNOLOGÍA

Los morichales constituyen ecosistemas representativos de la Orinoquía y corresponden a comunidades vegetales dominadas por la palma de moriche (*Mauritia flexuosa*), la cual representa el elemento florístico más llamativo y determinante de este ecosistema. Estos ecosistemas se encuentran ubicados en sabanas caracterizadas por presentar clima húmedo, precipitación de tipo monomodal y superior a los 2000 mm.año<sup>-1</sup>, y localizarse en altitudes entre los 0 y los 1000 metros sobre el nivel del mar (SIAC 2002).

Desde el punto de vista limnológico, esta región al contrario de su 'contraparte' amazónica, es una zona relativamente olvidada y se conocen muy pocas investigaciones sobre este tópic. Mucho de lo conocido sobre temas relacionados se debe a las ONG localizadas en la zona. Uno de los trabajos que efectuó un muy buen reconocimiento limnológico preliminar, además de uno faunístico y florístico, fue llevado a cabo por el departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia en el 2012 en la zona de Carimagua. En él se reporta que en los sistemas estudiados las comunidades de macroinvertebrados y perifiton están determinadas por el régimen de lluvias y las condiciones edáficas e hidrológicas que determinan a su vez las características fisicoquímicas de los sistemas, tanto lóticos como leníticos y también de las comunidades de vegetación a las que se asocian. Dichas comunidades están adaptadas a aguas pobres en nutrientes y minerales, consecuencia de su nacimiento en la sabana (poco arrastre de sedimentos y suelos muy lixiviados). Son sistemas de baja velocidad de la corriente; temperaturas altas (entre 26,5 y 27,2 °C); baja concentración de sólidos totales (2,44 a 5,30 mg.L<sup>-1</sup>); de los que los sólidos disueltos son la mayor proporción (2,27 a 2,80

mg.L<sup>-1</sup>) en concordancia con las muy bajas conductividades eléctricas (entre 5,21 y 6,37  $\mu\text{s.cm}^{-1}$ ); oxígeno disuelto entre 6,01 y 6,59 mg.L<sup>-1</sup> correspondientes a porcentajes de saturación relativamente altos (76,0 a 84,5%); nitratos bajos (0,03 mg.L<sup>-1</sup>); fosfatos (0,80 a 2,75 mg.L<sup>-1</sup>) y amonio (0,77 a 1,56 mg.L<sup>-1</sup>) relativamente altos y pH ácido (4,60 a 5,16 unidades de pH).

## Material y métodos

**Descripción del área de estudio.** Este apartado puede ser revisado en el Capítulo 10.

### Trabajo de campo

**Ficoperifiton de la quebrada (sustrato sumergido como piedras y troncos).** En una de las orillas de la quebrada se seleccionó un tramo de aproximadamente 100 m en el cual se tomaron muestras en cada uno de los sustratos disponibles, escogiendo diez puntos de muestreo. Para que dicho tramo fuese representativo de la comunidad presente, se incluyeron zonas bien iluminadas y de sombra, así como rápidos, pozos y remansos. En estos sitios, se muestrearon superficies parduzcas resbaladizas situadas en zonas sumergidas del lecho, tales como rocas, cantos rodados y troncos o partes de árboles. Se evitó tomar sustratos de zonas emergidas o que se presumieran fueran de deposición reciente.

Es necesario mencionar que el sustrato, como por ejemplo las piedras, está expuesto a que la corriente del agua le llegue por varios frentes (Figura 1a): el frente A es aquel en el que la corriente llega de una forma directa; el frente B se relaciona con los costados; y el frente C es donde la corriente tiene muy poca influencia, es la contra cara del frente A. Después de iden-



J. Mijares



**Figura 1.** A) Diagrama ilustrando los frentes donde la corriente del agua afecta el sustrato; B) remoción del material que se encuentra adherido a las piedras; C) cuadrante para delimitar el área que se raspa con el cepillo; D) frasco con lugol, formalina y con el contenido del material que se raspa de las piedras. Fotos: M. Medina.

tificados los frentes, se procedió a cepillar la superficie B del sustrato hasta que todo el material que se encontraba adherido fuera removido en su totalidad (Figura 1b). La superficie que se utiliza para cepillar debe tener un área conocida. Para este fin se utilizó como unidad de área un cuadrante de área de 3 cm x 3 cm (Figura 1c). El contenido raspado se vertió en un frasco que contenía 10 gotas de lugol y 5 gotas de formalina (Figura 1d). Al momento de remover el material de las piedras se utilizó un tamiz con un tamaño de poro me-

nor a 20  $\mu\text{m}$  (como se muestra en la Figura 1b) para separar de la muestra las arcillas y arenillas que dificulta la observación del perfiton al momento de hacer los conteos en el microscopio.

**Toma de muestras desde macrófitas en el morichal La Vieja.** En el morichal se tomaron muestras de las macrófitas sumergidas y del metafiton asociado a las masas de algas de la siguiente manera. Para las macrófitas sumergidas se recogieron plantas enteras de *C. furcata* y *T. fluviatilis*

## LIMNOLOGÍA

(Figuras 2a y 2b) y se guardaron en bolsas plásticas que contenían un poco de agua destilada, lugol y formalina. Se seleccionaron 10 macrófitas de cada especie. Para la colecta de muestras del metafiton se extrajo una porción considerable de las masas macroalgales y se guardó en un frasco plástico que contenía lugol y formalina (Figuras 2c y 2d).

### Trabajo de laboratorio

**Extracción del perifiton desde las macrófitas.** Se limpiaron las raíces, los tallos y las hojas con un pincel muy fino (Figu-

ras 3a y 3b). El removido se pasó por un tamiz con un tamaño de poro inferior a 20  $\mu\text{m}$  para evitar que la muestra contenga arcillas y arenillas. El contenido remanente en el tamiz se vertió en un frasco que contenía diez gotas de lugol y cinco de formalina. Para la remoción del material del tamiz se utilizó agua destilada.

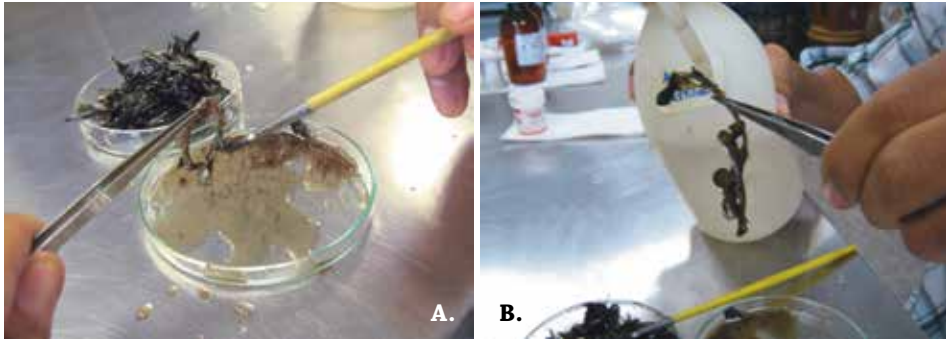
Las muestras de ficoperifiton de los sustratos sumergidos, las del material adherido a las macrófitas y las del metafiton se homogenizaron mediante agitación manual para luego depositar una sub-muestra de



**Figura 2.** A) *Cabomba furcata* (macrófita sumergida); B) *Tonina fluviatilis* (macrófita emergente); C) metafiton; D) toma directa de la muestra de metafiton. Fotos: M. Medina.



J. Mijares



**Figura 3.** Limpieza de las raíces, los tallos y las hojas de: A) *Cabomba furcata*; y B) *Tonina fluviatilis*. Fotos: M. Medina.

3 mL en una cámara de sedimentación del mismo volumen. El conteo se realizó en un microscopio invertido a una magnificación total de 500 X, siguiendo el método de campos al azar (30 campos) mediante una tabla de números aleatorios. Después de llevado a cabo el conteo de los 30 campos se recorrió en zig-zag el fondo de la cámara para registrar organismos poco abundantes. La densidad obtenida para estos grupos se reporta en individuos.5 min<sup>-1</sup> de colecta en cada sustrato, considerándose como sustrato a las masas de algas flotantes donde se “posa” el metafiton, a las dos macrófitas y a las piedras que se rasparon en la quebrada.

Para la determinación taxonómica de los organismos se usaron las claves de Prescott (1962), Bourrely (1966 y 1970), Cox (1996), Prescott *et al.* (1975), Morgan (1920 y 1924), Sant’Anna (1984) y Bicudo y Menezes (2006).

### **Análisis y tratamiento de los datos**

Para el establecimiento de la condición trófica del sitio de muestreo en el morichal La Vieja, se usaron los índices cianofíceo,

de diatomeas, de euglenofitas y compuesto de Nygaard (1949).

La existencia de diferencias significativas en cuanto a la densidad de los taxones algales hallados en los tres sustratos muestreados en el morichal La Vieja, se determinó mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis equivalente a un análisis de varianza de una vía. No se incluyó en el análisis el sustrato rocoso de la quebrada La Vieja debido a la evidente diferencia en su composición. La comparación entre los sustratos se llevó a cabo usando los datos de presencia ausencia de las algas; para ello, se realizó un análisis de clasificación utilizando como estrategia de ligamiento el UPGMA y como índice de similitud el de Yule que brindó una separación más consistente entre sustratos.

## **Resultados**

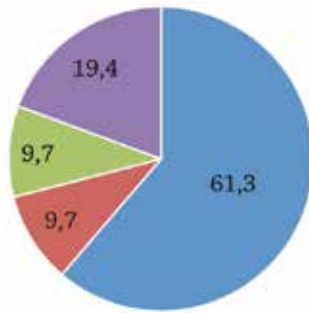
### **Morichal La Vieja**

En las muestras de metafiton se registraron 31 géneros y los valores más altos de densidad (1041 ind.5 min<sup>-1</sup>). Las divisiones más representativas en cuanto



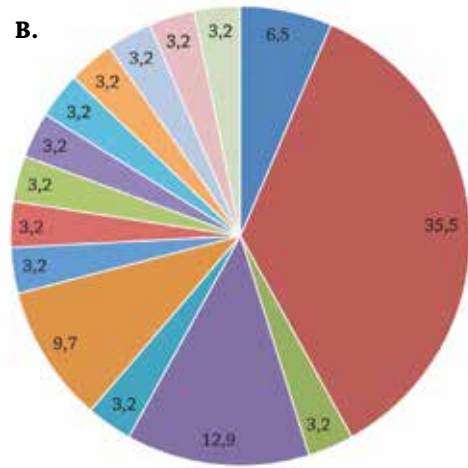
## LIMNOLOGÍA

A.



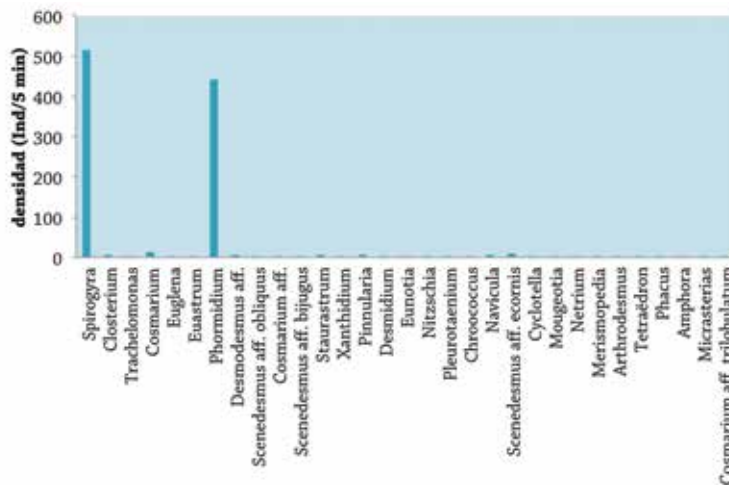
- Chlorophyta: 61,3%
- Euglenophyta: 9,7%
- Cyanobacteria: 9,7
- Bacillariophyta: 19,4%

B.



- Zygnemataceae: 6,5%
- Desmidiaceae: 35,5%
- Mesotaeniaceae: 3,2%
- Scenedesmaceae: 12,9%
- Hydrodictyceae: 3,2%
- Euglenaceae: 9,7%
- Phormidiaceae: 3,2%
- Chroococcaceae: 3,2%
- Merismopediaceae: 3,2%
- Eunotiaceae: 3,2%
- Bacillariaceae: 3,2%
- Pinnulariaceae: 3,2%
- Naviculaceae: 3,2%
- Stephanodiscaceae: 3,2%
- Catenulaceae: 3,2%

C.



**Figura 4.** Metafiton. A) Porcentaje del número de taxones por división; B) porcentaje del número de taxones por familia; C) densidad algal (ind. 5min<sup>-1</sup>).



J. Mijares

al número de taxones fueron Chlorophyta (algas verdes) con 61,3%, seguida de Bacillariophyta (diatomeas) con 19,3% (Figura 4a). Dentro de las algas verdes, las familias que más aportaron en número de taxones fueron las Desmidiaceae con 35,5% y las Scenedesmeaceae (12,9%). También la familia Euglenaceae contribuyó en un alto porcentaje al número de taxones (9,7%) (Figura 4b). Los taxones con mayor número de individuos fueron *Spirogyra* con 515 ind.5 min<sup>-1</sup> y *Phormidium* con 444 ind.5 min<sup>-1</sup> (Figura 4c).

Asociados a *C. furcata* se encontraron 26 taxones algales y una densidad total de 749 ind.5 min<sup>-1</sup>. El 52% de dichos taxones pertenece a la división Chlorophyta; las divisiones Bacillariophyta y Euglenophyta contribuyeron con un 20%, cada una. El 50% de los taxones registrados pertenece a las familias Desmidiaceae y Euglenaceae (30,8% y 19,2% respectivamente) (Figuras 5a y 5b). *Oscillatoria* con 660 ind.5 min<sup>-1</sup> fue el taxón que reportó los mayores valores de densidad en este sustrato (Figura 5c).

*Tonina fluviatilis* registró el mayor número de taxones algales (33), pero una menor densidad (138 ind. 5 min<sup>-1</sup>) comparada con la obtenida en *C. furcata*. De este total, el 54,5% pertenece a la división Chlorophyta, el 15,1% a Bacillariophyta y Euglenophyta, respectivamente y un 12,1% a Cyanobacteria. Al igual que en la macrófita *C. furcata* la dominancia en número de taxones fue para las familias Desmidiaceae (27,3%) y Euglenaceae (15,1%) (Figuras 6a y 6b). Al igual que en *C. furcata*, pero con una densidad mucho menor (61 ind.5 min<sup>-1</sup>), fue *Oscillatoria* (Figura 6c).

### Quebrada La Vieja

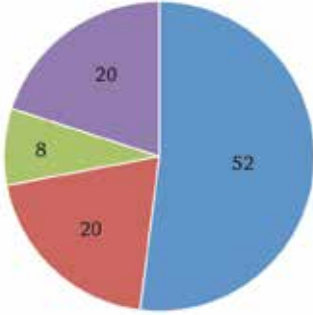
Se registraron 26 taxones, de los que 13 (50%) pertenecen a la división Chlorophyta, cinco (19,2%) a Bacillariophyta, y cuatro (15,4%) a Cyanobacteria; se encontraron además dos taxones de las divisiones Euglenophyta y Rhodophyta, constituyendo el 7,7% en cada una (Figura 7a). Las Desmidiaceae también dominaron en este sistema (34,6%), seguidas por las familias Zygnemataceae y Euglenaceae (7,7% respectivamente) (Figura 7b). Se obtuvo un total de 218 ind.5 min<sup>-1</sup>, siendo *Lyngbya* con 145 ind.5 min<sup>-1</sup> el taxón que presentó la mayor densidad (Figura 7c). Los géneros *Audouinella*, *Batrachospermum*, *Scytonema*, *Melosira*, *Asterionella*, *Mesotaenium* y *Cosmarium* aff. *circularis*, solo fueron registrados en este sistema (Tabla 1).

Tanto en el morichal como en la quebrada, los índices cianofíceos de diatomeas y de euglenofitas presentaron valores menores a la unidad. El índice compuesto varió entre 3 y 4 en el morichal y en la quebrada su valor fue de 2,6 (Tabla 2).

La prueba de Kruskal-Wallis mostró que existen diferencias estadísticamente significativas entre los tres sustratos muestreados en el morichal [ $H_{(2,103)} = 22,00413$ ,  $p < 0,05$ ]. En el análisis de clasificación presentado en la figura 8 se observan dos grupos: el primero conformado por las algas halladas en las matas algales y en *C. furcata* que fueron bastante similares (70% de similitud), y el segundo por las del metafiton presente en *T. fluviatilis* similar tan solo en un 30% con respecto al primer grupo.

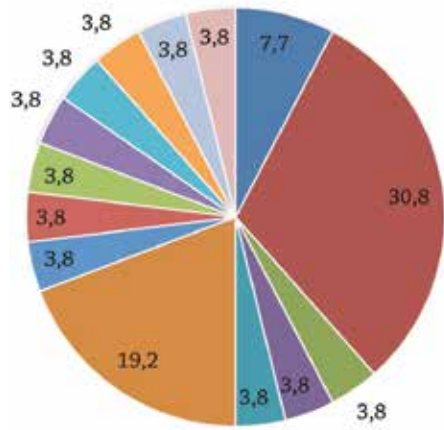
LIMNOLOGÍA

A.



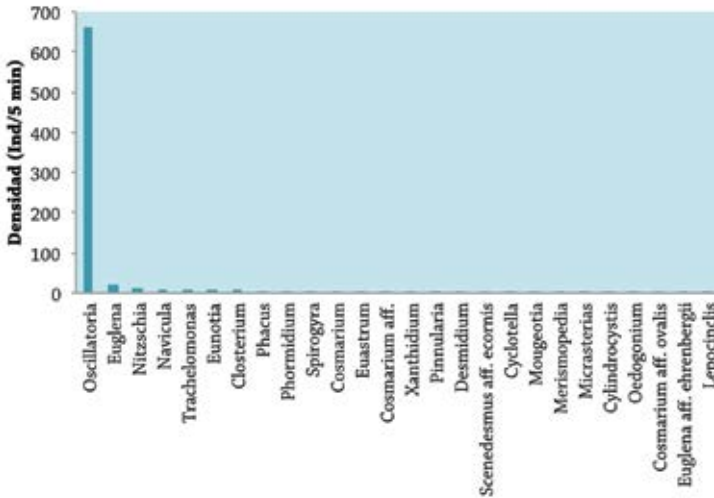
- Chlorophyta: 52%
- Euglenophyta: 20%
- Cyanobacteria: 8%
- Bacillariophyta: 20%

B.



- Zygnemataceae: 7,7%
- Desmidiaceae: 30,8%
- Mesotaeniaceae: 3,8%
- Scenedesmaceae: 3,8%
- Oedogoniaceae: 3,8%
- Euglenaceae: 19,2%
- Oscillatoriaceae: 3,8%
- Phormidiaceae: 3,8%
- Merismopediaceae: 3,8%
- Eunotiaceae: 3,8%
- Bacillariaceae: 3,8%
- Pinnulariaceae: 3,8%
- Naviculaceae: 3,8%
- Stephanodisceaceae: 3,8%

C.

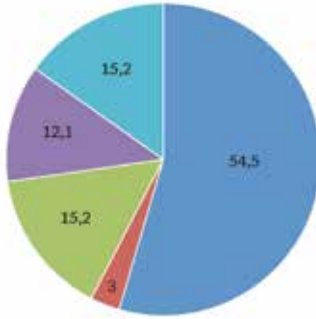


**Figura 5.** Macrófita *Cabomba furcata*. A) Porcentaje del número de taxones en cada división; B) porcentaje del número de taxones por cada familia; C) densidad algal (ind.5 min<sup>-1</sup>).



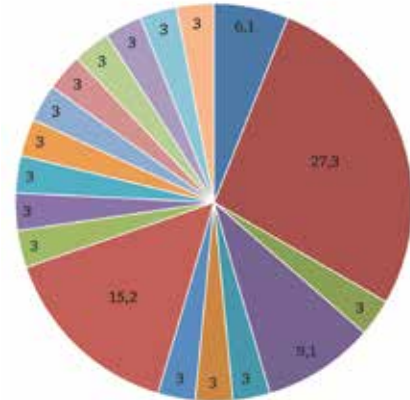
T. Miravos

A.



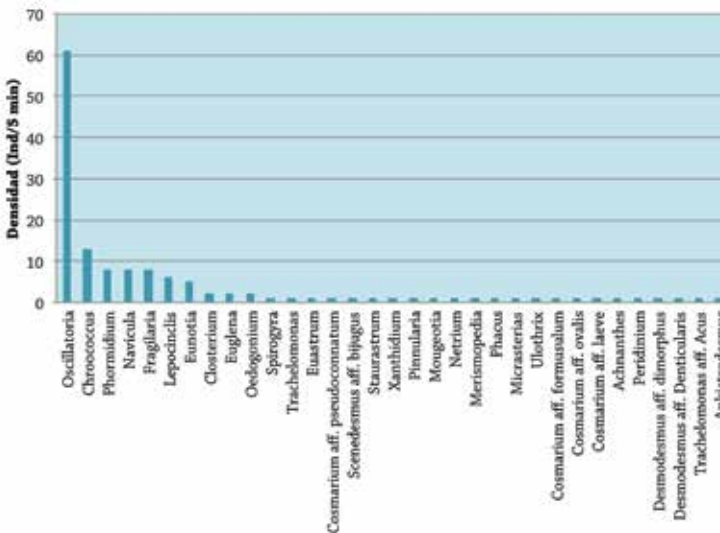
- Chlorophyta: 54,5%
- Dinophyta: 3%
- Euglenophyta: 15,2%
- Cyanobacteria: 12,1%
- Bacillariophyta: 15,2%

B.



- Zygnemataceae: 6,1%
- Desmidiaceae: 27,3%
- Mesotaeniaceae: 3%
- Scenedesmaceae: 9,1%
- Oocystaceae: 3%
- Oedogoniaceae: 3%
- Ulotrichaceae: 3%
- Euglenaceae: 15,2%
- Oscillatoriaceae: 3%
- Phormidiaceae: 3%
- Chroococcaceae: 3%
- Merismopediaceae: 3%
- Eunotiaceae: 3%
- Achnantaceae: 3%
- Pinnulariaceae: 3%
- Naviculaceae: 3%
- Fragilariaceae: 3%
- Peridiniaceae: 3%

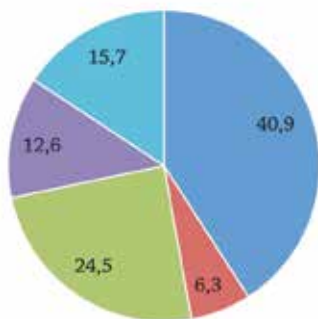
C.



**Figura 6.** *Tonina fluviatilis*. A) Porcentaje del número de taxones en cada división; B) porcentaje del número de taxones por cada familia; C) densidad algal (ind.5 min<sup>-1</sup>).

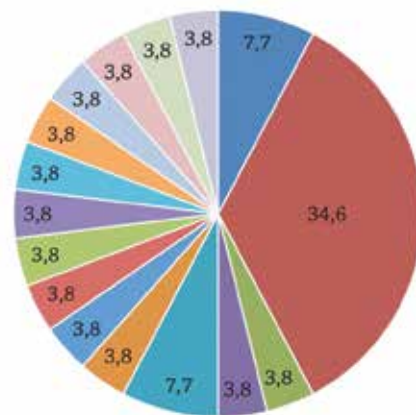
## LIMNOLOGÍA

A.



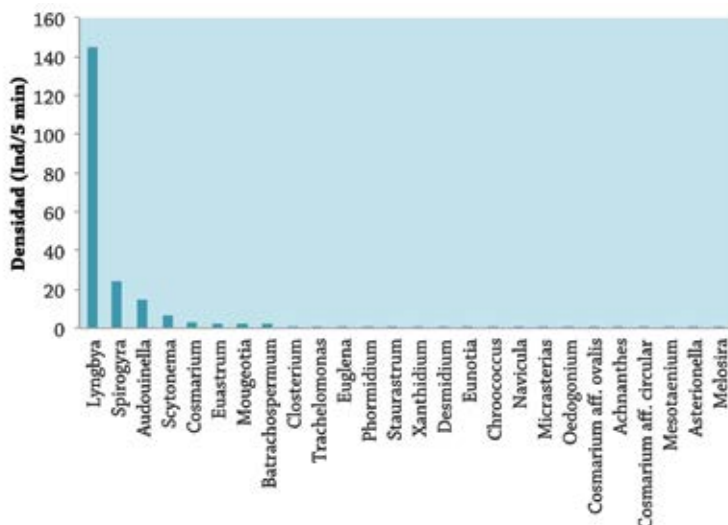
- Chlorophyta: 40,9%
- Euglenophyta: 6,3%
- Rhodophyta: 24,5%
- Cyanobacteria: 12,6%
- Bacillariophyta: 15,7%

B.



- Zygnemataceae: 7,7%
- Desmidiaceae: 34,6%
- Mesotaeniaceae: 3,8%
- Oedogoniaceae: 3,8%
- Euglenaceae: 7,7%
- Audouinellaceae: 3,8%
- Batrachospermaceae: 3,8%
- Oscillatoriaceae: 3,8%
- Phormidiaceae: 3,8%
- Chroococcaceae: 3,8%
- Scytonemataceae: 3,8%
- Eunotiaceae: 3,8%
- Achnantaceae: 3,8%
- Naviculaceae: 3,8%
- Coscinodiscophyceae: 3,8%
- Fragilariaceae: 3,8%

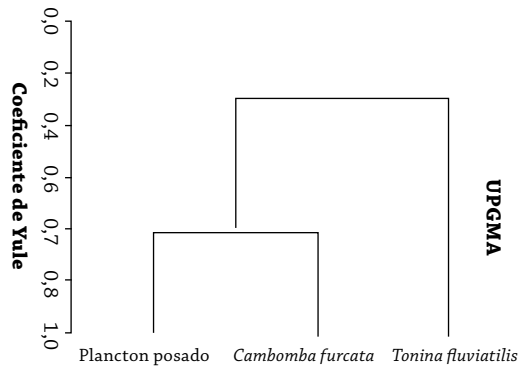
C.



**Figura 7.** Quebrada La Vieja. A) Porcentaje del número de taxones por división; B) porcentaje del número de taxones por familia; C) densidad algal (ind.5 min<sup>-1</sup>).



J. Mijares



**Figura 8.** Dendrograma de similitud entre los registros de taxones de algas encontrados en tres sustratos (dos macrófitas y un conglomerado de macroalgas) en el morichal La Vieja. Se utilizó como estrategia de ligamiento el UPGMA y como índice de similitud el de Yule.

**Tabla 1.** Taxones de ficoperifiton y metafiton encontrados en: A) tres sustratos (masas de algas y dos tipos de macrófitas) en el morichal La Vieja y B) un sustrato (rocas) en la quebrada del morichal. La x representa la presencia del taxón en el sustrato, y el \* indica los taxones que tienen una figura anexa (Anexo 1).

Género	Masas algales	<i>Cabomba furcata</i>	<i>Tonina fluviatilis</i>	Sustrato rocoso
<i>Mougeotia</i>	x	x	x	x
<i>Spirogyra</i> *	x	x	x	x
<i>Cosmarium</i>	x	x		x
<i>Cosmarium</i> aff. <i>pseudoconnatum</i>	x	x	x	
<i>Cosmarium</i> aff. <i>trilobulatum</i>	x			
<i>Cosmarium</i> aff. <i>formusulum</i>			x	
<i>Cosmarium</i> aff. <i>ovalis</i>		x	x	x
<i>Cosmarium</i> aff. <i>leave</i>			x	
<i>Cosmarium</i> aff. <i>circularae</i>				x
<i>Arthrodesmus</i>	x			
<i>Closterium</i>	x	x	x	x
<i>Desmidium</i> *	x	x		x
<i>Euastrum</i>	x	x	x	x
<i>Pleurotaenium</i>	x			
<i>Staurastrum</i>	x		x	x
<i>Xanthidium</i> *	x	x	x	x
<i>Cylindrocystis</i>		x		
<i>Mesotaenium</i>				x

## LIMNOLOGÍA

**Tabla 1.** Continuación.

Género	Masas algales	<i>Cabomba furcata</i>	<i>Tonina fluviatilis</i>	Sustrato rocoso
<i>Netrium</i>	x		x	
<i>Desmodesmus</i> aff. <i>acuminatus</i>	x			
<i>Desmodesmus</i> aff. <i>denticularis</i>			x	
<i>Desmodesmus</i> aff. <i>bimorphus</i>			x	
<i>Scenedesmus</i> aff. <i>bijugus</i>	x		x	
<i>Scenedesmus</i> aff. <i>ecornis</i>	x	x		
<i>Scenedesmus</i> aff. <i>obliquus</i>	x			
<i>Ankistrodesmus</i>			x	
<i>Tetraëdron</i>	x			
<i>Micrasterias</i> *	x	x	x	x
<i>Oedogonium</i> *		x	x	x
<i>Ulothrix</i>			x	
<i>Achnanthes</i>			x	x
<i>Nitzschia</i>	x	x		
<i>Eunotia</i>	x	x	x	x
<i>Navicula</i>	x	x	x	x
<i>Pinnularia</i> *	x	x	x	
<i>Amphora</i>	x			
<i>Cyclotella</i>	x	x		
<i>Melosira</i>				x
<i>Fragilaria</i>			x	
<i>Asterionella</i>				x
<i>Lyngbya</i>				x
<i>Oscillatoria</i> *		x	x	
<i>Phormidium</i>	x	x	x	x
<i>Chroococcus</i>	x		x	x
<i>Scytonema</i> *				x
<i>Merismopedia</i>	x	x	x	
<i>Euglena</i>	x	x	x	x
<i>Euglena</i> aff. <i>ehrenbergii</i>		x		
<i>Lepocinclis</i>		x	x	
<i>Phacus</i>	x	x	x	
<i>Trachelomonas</i>	x	x	x	x
<i>Trachelomonas</i> aff. <i>acus</i>			x	
<i>Audouinella</i> *				x
<i>Batrachospermum</i> *				x
<i>Peridinium</i>			x	



J. Mijares

**Tabla 2.** Valores de los índices de estado trófico de Nygaard para los tres sustratos del morichal (matas algales, *Cabomba furcata* y *Tonina fluviatilis*) y para el sustrato rocoso muestreado en la quebrada del morichal.

Índices de Nygaard	Masas algales	<i>Cabomba furcata</i>	<i>Tonina fluviatilis</i>	Sustrato rocoso
Índice de cianofíceas	0,30	0,50	0,50	0,50
Índice de clorofitas	0,40	0,17	0,50	0,00
Índice de euglenofitas	0,16	0,42	0,31	0,17
Índice compuesto	3,00	4,00	3,50	2,60

## Discusión

### Morichal La Vieja

Entre las plantas acuáticas presentes en este humedal destacaron por su abundancia las especies *C. furcata* y *T. fluviatilis*, además de masas densas de metafiton. Tanto *C. furcata* (familia Cabombaceae) como *T. fluviatilis* (familia Eriocaulaceae) son macrófitas sumergidas en cuerpos de agua bien iluminados, de baja dureza, con pH tendiente a la acidez, buena provisión de CO<sub>2</sub>, y temperaturas entre 20 y 33 °C (Camargo *et al.* 2006, Chuquilín *et al.* 2011). Según Wetzel y Hough (1973), las macrófitas al reincorporar nutrientes desde el sedimento incrementan su biomasa, la cual queda disponible para los herbívoros o para el fitoplancton una vez que mueren y se descomponen. Además, en ocasiones excretan parte del material que producen directamente al agua y este es aprovechado por el fitoplancton.

El perifiton se ve favorecido por la presencia de las macrófitas, ya que ellas proporcionan una mayor superficie de colonización para las algas. Además, hay bastantes indicios de que el perifiton aprovecha gran parte de ese material que excretan las macrófitas. Sin embargo, el desarrollo del

perifiton se considera perjudicial para las macrófitas porque limita la disponibilidad de luz que llega a las hojas. A su vez, el perifiton es más eficiente que el fitoplancton en la captación de nutrientes, por lo que en medios relativamente pobres se vería favorecido el crecimiento del perifiton.

En definitiva, la presencia de macrófitas influye doblemente en la composición y la estructura del fitoplancton, pues favorece su proliferación al actuar como bomba de nutrientes desde el sedimento y promueve el crecimiento del perifiton (al proporcionarle una mayor superficie de colonización), lo que conllevaría a una disminución del fitoplancton por competencia con el perifiton. Además, el perifiton también puede aprovecharse del papel de las macrófitas como bomba de nutrientes. Existe un efecto de sombreado por parte de las macrófitas que limita el crecimiento de todas las algas, tanto del fitoplancton como del perifiton y que puede llegar a tener suma importancia en ciertos sistemas. El predominio de uno u otro efecto en este intrincado conjunto de relaciones, depende del nivel de eutrofia del agua, de las especies que aparezcan en cada comunidad, de la abundancia relativa de cada una y de las características morfométricas e hidro-



## LIMNOLOGÍA

lógicas de la laguna o humedal. Aunque cada humedal tiene sus peculiaridades, existe un patrón general de funcionamiento que puede dar una idea de qué macrófitas se ven más favorecidas según el nivel de eutrofia existente.

En ecosistemas oligotróficos, las algas predominantes son las del perifiton y las macrófitas son mayoritariamente sumergidas. La producción de todos ellos es baja y ante un aporte de nutrientes aumenta la producción de todos los grupos hasta el punto en que empieza a haber un efecto de sombreado que limita el crecimiento de las macrófitas sumergidas respecto a las emergentes.

En el morichal, la población algal dominante en función de la abundancia es la del alga verde filamentosa *Spirogyra*, este es un organismo muy común en sistemas leníticos y lóticos de aguas ácidas (Lund y Lund 1995), tales como las del morichal investigado.

Las comunidades algales asociadas a *C. furcata*, *T. fluviatilis* y al metafiton, están compuestas fundamentalmente por clorofitas, diatomeas, cianobacterias y euglenofitas, integradas por organismos acidófilos pertenecientes esencialmente a las desmidiáceas y a las diatomeas (Mora et al. 2008).

Las desmidiáceas ocurren en su mayoría en aguas ácidas (pH entre 4,0 y 7,0), de baja alcalinidad (aguas blandas) y oligotróficas, pero también pueden presentarse en aguas marcadamente alcalinas (aguas duras). Uno de sus hábitats preferidos son los intersticios de la vegetación sumergida y entre y sobre los agregados de algas filamentosas (metafiton) desde donde son llevadas ocasionalmente al agua libre

(ticoplancteres). De hecho, la presencia o ausencia de macrófitas puede ser de gran importancia para determinar la diversidad y la abundancia de la flora desmidual de un cuerpo de agua específico. Además, donde hay pantanos con material húmico bordeando los sistemas leníticos o los lóticos, las desmidades -bien sean sacodermas o placodermas- son generalmente numerosas (Brook 1981).

Junto a las desmidiáceas abundaron otros grupos taxonómicos, entre ellos diferentes especies de *Desmodesmus*, *Scenedesmus* y *Ankistrodesmus*, todas pertenecientes al orden clorococales. Aunque muchas clorococales son indicadoras de aguas eutróficas, algunas especies de los géneros hallados son propias de aguas limpias con pH bajo. Este patrón de asociación entre especies de clorococales y desmidiáceas en aguas pobres en nutrientes y pH con tendencia a la acidez es común en sistemas acuáticos de Cuba (Comas 2008).

Las bacilariofitas ocuparon el segundo lugar en cuanto al número de géneros registrados en los tres sustratos muestreados en el morichal; algunas son diatomeas acidófilas (*Eunotia* y *Nitzschia*); otras, como *Achnanthes*, *Pinnularia* y *Cyclotella*, son indicadoras de aguas limpias oligotróficas (Lobo et al. 2002).

Aunque no destacaron ni en densidad ni en riqueza, cabe mencionar que los taxones de euglenofita encontrados (*Euglena* aff. *ehrenbergii*, *Phacus*, *Trachelomonas* y *Lepocinclis*), son característicos de sistemas de aguas limpias con tendencia a la oligotrofia.

En conclusión, la flora algal hallada en los diferentes sustratos del morichal es propia de sistemas oligotróficos de aguas



J. Mijares

blandas y con tendencia a la acidez (Trevisño 2008, Felisberto y Rodrigues 2004). Igualmente Duque *et al.* 2013 (Capítulo 8) reportaron la dominancia de las desmidiáceas en dos morichales de la Orinoquia colombiana (Mateyuca y Flor Amarilla), los cuales comparten algunas características limnológicas y ecológicas con el morichal La Vieja, como son la dominancia de desmideas y las condiciones oligotróficas.

Sin embargo, no es una imagen adecuada de la condición limnológica de estos sistemas el considerarlos simplemente oligotróficos, pues el color parduzco de sus aguas así como el predominio de desmidiáceas, sugiere que se trata de aguas con contenidos relativamente altos de ácidos húmicos y fúlvicos. Esta presunción es parcialmente corroborada por los valores de los tres primeros índices de Nygaard (cianoficeo, de diatomeas y de euglenofitas: menores que uno), los cuales según Wetzel (1983) son indicadores de sistemas distróficos, ricos en desmidiáceas y enriquecidos con compuestos húmicos y orgánicos disueltos.

Aunque los cocientes de Nygaard funcionan adecuadamente y reconocen las condiciones del agua, según Keskitalo y Eloranta (1999), las clasificaciones tróficas tradicionales basadas en series de indicadores y cocientes como los de Nygaard (1949) no dan resultados razonables en aguas pardas. Para Coesel (1983) el cálculo de estos índices es aceptado para sistemas en los que el efecto de la vegetación riparia es despreciable, pues las desmidiáceas, ubicadas en el denominador de dichos cocientes son en su mayoría metafíticas y no pertenecen al fitoplancton propiamente dicho; por tanto, los cocientes de Nygaard solo serían válidos para ambientes euplactónicos, lo cual no es el caso de los sitios

estudiados en el morichal La Vieja. Brooks (1981) esclarece también que el problema de los cocientes como el de Nygaard es que las desmideas del denominador están incluidas en una muestra conjunta, sin considerar que muchas de ellas pueden ser indicadoras de condiciones diferentes, como sucede con muchas especies de *Staurastrum*, *Staurodemus*, *Cosmarium*, *Closterium*, *Spondylosium*, *Euastrum*, *Xanthidium* y *Micrasterias*.

Es oportuno mencionar además que aunque las sustancias húmicas se presentan en el agua como moléculas disueltas, suspensiones coloidales y como material particulado, la porción más estudiada es la disuelta (Carbono Orgánico Disuelto, COD), que ocupa la mayor fracción en lagos. En la mayoría de las aguas superficiales las sustancias húmicas responden por cerca del 50% del COD y en aguas fuertemente coloreadas las sustancias húmicas pueden responder hasta por el 90% del COD. Se originan en comunidades planctónicas (especialmente fitoplancton) y en comunidades de macrófitas, siendo en general la contribución alóctona mayor que la autóctona (Roldán y Ramírez 2008). Estas condiciones coinciden en buena media con las del morichal investigado.

La combinación de producción primaria y tasas de descomposición controlan la concentración de COD en agua. Además, el clima y las condiciones de drenaje ejercen una crucial influencia sobre la concentración de COD del suelo, siendo mayores en las capas superficiales y menores hacia los horizontes profundos del suelo. Esta pérdida se debe inicialmente a la adsorción y co-precipitación del COD en los suelos minerales con hierro y aluminio como los de la región estudiada (Roldán y Ramírez 2008).

## LIMNOLOGÍA

De acuerdo a la concentración de sustancias húmicas, Keskitalo y Eloranta (1999) clasifican los lagos en oligohúmicos, mesohúmicos y polihúmicos, pudiendo existir lagos oligotróficos y eutróficos dentro de esta clasificación; por ejemplo, eutrófico oligohúmico o eutrófico polihúmico. Eloranta (1978), con base en muestras provenientes de 58 lagos finlandeses, los dividió en cinco grupos: eutrófico, diseutrófico, mesotrófico, oligotrófico y ácido-oligotrófico.

En las zonas templada y tropical, los ecosistemas que son modelo de estudio son los lagos de aguas claras. Estos lagos se caracterizan por poseer conductividad alta a moderada, pH alcalino a neutro, buena capacidad “buffer” por sistemas de calcio y bicarbonato, materia orgánica de origen principalmente autóctono. Su estado trófico está conectado a la concentración de nutrientes y a la profundidad de la zona trofógena que depende a su vez de la concentración de organismos planctónicos (Keskitalo y Eloranta 1999).

Los lagos con sustancias húmicas, como se presume de los humedales del morichal, se caracterizan porque presentan sedimentos con precipitados alóctonos de coloides húmicos, aguas muy coloreadas en donde la atenuación lumínica ocurre principalmente por el agua más las sustancias disueltas y el material arcilloso en muchos casos. Son cuerpos de agua que tienden a ser oligotróficos por naturaleza con pH ácido, poca dureza y baja concentración de nutrientes inorgánicos (Keskitalo y Eloranta 1999).

### Quebrada La Vieja

Aunque en el ficoperifiton registrado en la quebrada La Vieja las clorofíceas dominaron en riqueza de géneros, no lo fueron en términos de abundancia, ya que la mayor densidad la obtuvo el género *Lyngbya*. Este género presenta ventajas competi-

vas frente a otros grupos algales ya que es poco exigente de energía para mantener su estructura y función celular y compite bien por recursos, lo que le confiere una amplitud de nicho mayor que la de otras especies permitiéndole sobrevivir en aguas de variados estados tróficos (Grime 1979). Su proliferación está comúnmente influenciada por diversos factores tales como la luz, la temperatura, la estabilidad de la columna de agua, el pH, la disponibilidad de nutrientes y la herbivoría (Peinado 1999). Son muy eficientes absorbiendo la luz gracias a la presencia de ficobiliproteínas y a que tienen un mejor desarrollo en aguas neutro-alcalinas. Se caracterizan por requerir menos energía que otras algas para mantener la estructura y la función celular y, por consiguiente, pueden presentar altas tasas de crecimiento cuando la intensidad de la luz es baja (Chorus y Bartram 1999). La producción de compuestos que inhiben el crecimiento de otras algas (alopática) también es una característica que le da ventaja competitiva en relación a otros grupos del perifiton, dando lugar a su dominio en los diferentes ecosistemas acuáticos (Gari y Corigliano 2004).

Al igual que en el morichal, las clorofíceas presentaron el mayor número de géneros en la quebrada. Según Vermaat (2005), las algas verdes son abundantes en los sistemas loticos cuando las concentraciones de nitrógeno y fósforo son altas y cuando hay una buena disponibilidad de luz. Al mismo tiempo, este autor argumenta que la abundancia de *Lyngbya*, puede tener un profundo efecto sobre la estructura comunitaria de los organismos en general. Los miembros de las clorofíceas aprovechan mejor la luz impidiendo, por tanto, el paso de la misma a los estratos inferiores de la masa de agua e inhibiendo, por medio de toxinas, el crecimiento masivo de muchas clorofíceas.



J. Mijares

Solamente en la quebrada se registraron géneros de la división Rhodophyta (*Audouinella* y *Batrachospermum*). Estos rodófitos son propios de aguas blandas, claras y con tendencia a la ologotrofia, siendo en general, indicadores de buena calidad ecológica (Eloranta y Kwandrans 2004). Debido a su ciclo de vida largo y complejo, necesitan condiciones ambientales hidrológicamente estables por largos periodos de tiempo. Son competidores débiles y en tramos altos de las quebradas luchan con los briófitos por el sustrato, mientras que en tramos medios y bajos, como en la quebrada La Vieja, compiten con los clorófitos filamentosos y las cianobacterias (Tomás *et al.* 2013).

También el género *Scytonema* pertenece a Cianobacteria, es reportado solamente en la quebrada. Este género ha sido encontrado en aguas de flujo lento o estancadas (Noguerol y Temes 2001). Igualmente se hallaron las diatomeas *Melosira* y *Asterionella* las cuales han sido halladas en aguas con alta carga de materia orgánica.

## Conclusiones

Limnológicamente, el morichal y la quebrada La Vieja se clasificaron como cuerpos de agua oligotróficos, con pH tendiente a la acidez, baja dureza, contenido electrolítico pobre y una presumible concentración alta de sustancias húmicas. La composición de algas que se encontró en los diferentes sustratos en el morichal y en la quebrada son propios de sistemas con estas características; la abundante cantidad de desmicias y diatomeas, y los valores de los diferentes índices de Nygaard (a pesar de sus limitaciones), corroboran estas condiciones.

## Bibliografía

- Bicudo, C. y M. Menezes. 2006. Gêneros de algas de águas continentais do Brasil. Chave para identificação e descrições. 2<sup>da</sup> ed. Rima. São Carlos. 489 pp.
- Bourrelly, P. 1966. Les algues D'eau douce. Initiation a la systématique Tome I: Les algues vertes. Boubée y cie. París. 511 pp.
- Bourrelly, P. 1970. Les algues D'eau douce. Initiation a la systématique Tome III: Les algues bleues et rouges les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines. Boubée y cie. París. 511 pp.
- Brook, A. 1981. The Biology of Desmids. Blackwell Saccientific Publications. Paris, 275 pp.
- Camargo, A. F. M., M. M. Pezzato, G. G. Henry y A. M. Assumpção. 2006. Primary production of *Utricularia foliosa* L., *Egeria densa* Planchon and *Cabomba furcata* Schult & Schult.f from rivers of the coastal plain of the State of São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 570: 35–39.
- Coesel, P. F. M. 1983. The significance of desmids as indicators of the trophic status of freshwaters. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 45: 388–393.
- Comas, A. 2008. Algunas características de la flora de algas y Cianoprocarriotas de agua dulce de Cuba. *Algas* 39: 21–29.
- Cox, E. 1996. Identification of freshwater diatoms form live material. Chapman y Hall. New York. 158 pp.
- Chuquilín, E., O. Gamarra, M. Ñique y A. Eneque. 2011. Distribución y abundancia de especies de plantas en el gradiente hídrico de la zona palustre del humedal “laguna los Milagros”. *Investigación y Amazonia* 1: 20 – 28.
- Chorus, I. y J. Bartram. 1999. Toxic Cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management. E y FN Spon. London. 414 pp.
- Eloranta, P. 1978. Light penetration in different types of lakes in Central Finland. *Holarctic Ecology* 1: 362–366.
- Eloranta, P. y J. Kwandrans. 2004. Indicator value of freshwater red algae in running waters for water quality assessment. *Oceanological and Hydrobiological Studies*,

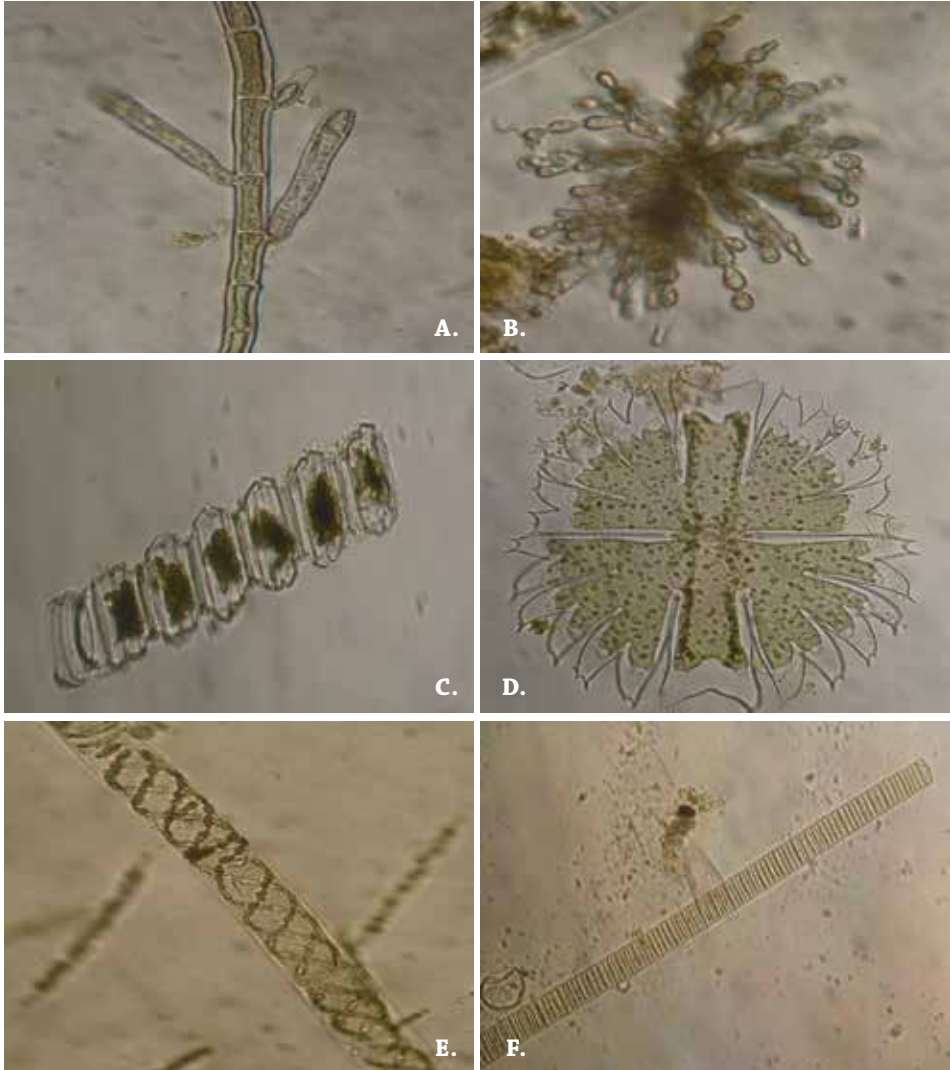
## LIMNOLOGÍA

- International Journal of Oceanography and Hydrobiology* 33: 47-54.
- Felisberto, S. y L. Rodrigues. 2004. Periphytic desmids in corumbá reservoir, goiás, brazil: genus *Cosmarium* corda. *Brazilian Journal of Biology* 64: 141-150.
  - Gari, N. y M. Corigliano. 2004. La estructura del perifiton y de la deriva algal en arroyos serranos. *Limnética* 23: 11-24.
  - Grime, J. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. 2<sup>da</sup> Ed, Wiley y Sons Ltd. New York. 419 pp.
  - Keskitalo, J. y P. Eloranta. 1999. *Limnology of Humic waters*. Backhuys Publishers. Leiden. 284 pp.
  - Lobo, E., V. Callegaro y E. Bender. 2002. Utilização de algas diatomáceas epilíticas como indicadores da qualidade da água em rios e arroios da região hidrográfica do Guaíba, RS, Brasil. *Edunisc. Rio Grande do Sul*. 127 pp.
  - Lund, H y J. Lund. 1995. *Freshwater algae, their microscopic world explored*. Biopress Ltd. England. 360 pp.
  - Mora, A., L. Sánchez, C. Mac-quhae, F. Visáez y M. Calzadilla. 2008. Geoquímica de los ríos morichales de los llanos orientales venezolanos. *Interciencia* 33: 717-724.
  - Morgan, G. 1920. Phytoplankton of the inland lakes of Wisconsin. Part I: Mixophyceae, Phaeophyceae, Heterokontae and Chlorophyceae exclusive of the desmidiaceae. *Madison*. 240 pp.
  - Morgan, G. 1924. Phytoplankton of the inland lakes of Wisconsin. Parte II: Desmidiaceae, *Madison*. 227 pp.
  - Noguerol, A. y M. Temes. 2001. Algunas nuevas citas de cianoprocariotas para Galicia (NW Península Ibérica). *Botanica Complutensis* 25: 141-154.
  - Nygaard, G. 1949. Hydrobiological studies in some Danish ponds and lakes. Part. II. The quantiant hypotesis and some new or little know phytoplankton organisms. *Kon. Dansk. Vit. Selskad, Biol. Skr.* 7 nr 1.
  - Peinador, M. 1999. Las cianobacterias como indicadores de contaminación orgánica. *Revista de Biología Tropical* 47: 381-391.
  - Prescott, G. 1962. *Algae of the Western Great lake area*. WM.C. Briw company publishers. Nebraska. 977 pp.
  - Prescott, G., H. Croasdale y W. Vinyard. 1975. A synopsis of North American desmids. Parte II: Desmidiaceae: placodermae. The university of Nebraska. Nebraska. 275 pp.
  - Roldán, G. y J. J. Ramírez. 2008. Fundamentos de Limnología neotropical. Universidad de Antioquia. Medellín. 442 pp.
  - Sant'Anna, C. 1984. Chlorococcales (Chlorophyceae) do estado de São Paulo, Brasil. *Cramer*. 234 pp.
  - Sistema de Información Ambiental de Colombia (SIAC). 2002. Conceptos, definiciones e instrumentos de la información ambiental de Colombia. *En: Cardona, L. F., D. Martínez, S. Montaña S. y L. Ulloa (Eds.)*. Estudio regional de los ecosistemas acuáticos y terrestres de la región de Carimagua, Llanos Orientales, Meta, Colombia. 2012. Universidad Nacional de Colombia, Departamento de biología, Bogotá.
  - Tomás, P., J. Moreno, M. Aboal, J. Oscoz, D. Durán, P. Navarro y A. Elbaile. 2013. Distribución y ecología de algunas especies de rodófitos (Rhodophyta) en la cuenca del río Ebro. *Limnetica* 32: 61-70.
  - Treviño, I. 2008. Estudios taxonómicos en algas verdes cocales del sur de España. Universidad de Granada, Facultad de Ciencias, Departamento de Botánica. Tesis doctoral. 336 pp.
  - Universidad Nacional de Colombia. 2012. Estudio regional de los ecosistemas acuáticos y terrestres de la región de Carimagua, Llanos Orientales, Meta, Colombia. Departamento de Biología. Sede Bogotá. 235 pp.
  - Vermaat, J. 2005. Periphyton dynamics and influencing factors. en: Azim, E. Verdegem, M. Van Dam, A. M. Bederidge. (Eds.). *Periphyton ecology, exploitation and management*. CABI Publishing. Cambridge. 475 pp.
  - Wetzel, R. 1983. *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers. The Netherlands. 346 pp.
  - Wetzel, G. y R. Hough. 1973. Productivity and the role of aquatic macrophytes in lakes: An assessment. IBP Workshop on Wetland Ecology. *Polish Archiv für Hydrobiologie* 20: 9-19.



J. Mijares

**Anexo 1.** Taxones de ficoperifiton y metafiton encontrados en tres sustratos (masas de algas y dos tipos de macrófitas) en el morichal La Vieja y en el sustrato rocoso de la quebrada La Vieja. A) *Audouinella* Bory de St. Vincent 1823 emend. Papenfuss 1945; B) *Batrachospermum* Roht 1797; C) *Desmidium* C Agardh ex Ralfs 1848; D) *Micrasterias* C Agardh ex Ralfs 1848; E) *Spirogyra* Link 1820; F) *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont 1892;



## LIMNOLOGÍA

**Anexo 1.** Continuación.

G) *Scytonema* C Agardh ex Bornet y Flahault 1887; H) *Pinnularia* Ehrenberg 1843; I) *Oedogonium* Link ex Hirn 1900, J) *Xanthidium* Ehrenberg emend. Ralfs 1848.

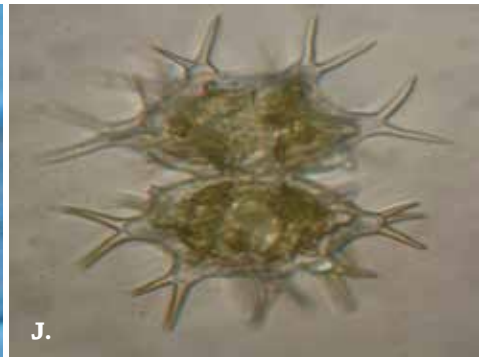
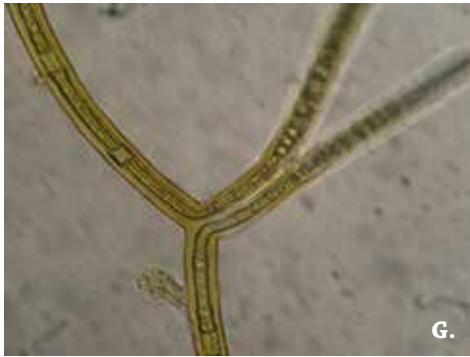




Foto: F. Trujillo





Cuarta parte:  
*Mauritia flexuosa* EN LA  
CUENCA DEL AMAZONAS



# 12. Paleoecología, ecología y etnobotánica de los cananguchales de la Amazonia colombiana

Ligia E. Urrego G., Andrea Galeano G., Mauricio Sánchez S. y M. Cristina Peñuela M.

## Resumen

A los bosques inundables dominados por la palma *Mauritia flexuosa* se les conoce cómo cananguchales o morichales, dependiendo de si se localizan en la Amazonia o la Orinoquia. En este capítulo se muestra que existen diferencias entre estos bosques en estructura y composición florística. Para ello se realizó un análisis de la paleoecología, estructura y composición de estos bosques, y se presenta un análisis de los usos de los cananguchales. Se encontró que hay diferencias históricas en el establecimiento, la estructura y composición de ambos bosques, no sólo por la dinámica fluvial, sino por el origen de las aguas y sedimentos (andinos versus amazónicos), la estacionalidad, y los procesos de acumulación de la materia orgánica del suelo y flujo de nutrientes (mayores en cananguchales). Es decir, son las variaciones ambientales a diferentes escalas espaciales, las que determinan la existencia de diversos tipos de cananguchal, aun en condiciones que podrían ser similares.

## Introducción

En Colombia la distribución actual de los bosques dominados por *Mauritia flexuosa* tanto en la Orinoquia donde se les denomina morichales, como en la Amazonia, donde se les conoce como cananguchales, se restringe a los planos de inundación estacionales o permanentes de ríos y quebradas de aguas negras o blancas (Sioli 1975), formando parte de los bosques de várzea e igapó (Urrego 1987). Las várzeas se desarrollan sobre planos de inundación regados por aguas de origen andino (blancas), y los igapós crecen en ambientes inundados por aguas de origen amazónico (negras y claras) (Prance 1979, Revilla 1990, Wittmann *et al.* 2004). Se caracterizan por presentar suelos de pH ligeramente ácido, alta acumulación de materia orgánica y con inundación periódica o permanente (Oliveira *et al.* 2007). Para muchos autores estos tipos de vegetación son similares y/o equivalentes, sin embargo la composición florística, la estructura de la vegetación y las condiciones ambientales son contras-

## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

tantes. Debido a esto, el objetivo del presente capítulo fue plantear las diferencias de estos ecosistemas, analizando la paleoecología, estructura y composición de estos bosques.

## Resultados y discusión

### Paleoecología de los bosques de *Mauritia flexuosa* en el territorio colombiano

La región de Roraima (Venezuela) se propone como el centro de origen de varias palmas, incluyendo algunas especies de *Mauritia* (van der Hammen 1957) y se ha considerado como un importante centro de origen para muchas plantas y vertebrados neotropicales, por ser un ambiente fisiográfico muy heterogéneo, en el que los cambios climáticos del pasado favorecieron la diversificación (Colinvaux 1998, Rull 1998, 2004).

Los rodales (masa forestal uniforme diferenciable de sus vecinos) dominados por *Mauritia* cubren extensas áreas de la Orinoquia y la Amazonia y su origen se remonta a varios millones de años, cuando las condiciones geológicas y climáticas eran muy distintas a las actuales. Los bosques dominados por *Mauritia* que tenemos hoy en día en el norte de Suramérica, son el resultado de procesos que ocurrieron a diferentes escalas espacio-temporales (Rull 1998), que fueron modificando su hábitat, causando expansiones y contracciones de los bosques a lo largo de la historia geológica y climática.

La mayor abundancia de polen reciente de *Mauritia* se asocia al desarrollo de comunidades *in situ* (Muller 1959), un hecho útil en la reconstrucción de las comunidades vegetales de ambientes inundables en los que habita esta palma.

De modo que el polen de *Mauritia* puede considerarse un indicador directo de periodos húmedos o de alta precipitación. Tanto la morfología polínica como las restricciones ambientales, características de *Mauritia*, contribuyeron a la reconstrucción paleoambiental de la Pan-Amazonia, que incluía las cuencas de los ríos Amazonas, Orinoco y Magdalena. La reconstrucción de la distribución de los bosques de *Mauritia*, con base en el análisis del polen fósil, data del límite entre el Cretáceo y el Paleógeno, hace aproximadamente 65 millones de años antes del presente (Ma AP.) (Rull 1998), y se basó en la identificación de los granos de polen de *Monocolpites franciscoi* (van der Hammen 1957), *Echinomonocolpites cf. franciscoi* (De Boer *et al.* 1965) y posteriormente *Mauritides franciscoi* (Müller 1970), nombres asignados a los granos de polen fósil afines a *Mauritia*, antes del Cuaternario.

Previo al Neógeno, la cuenca amazónica tenía una configuración muy distinta, pues durante el Mioceno (23 – 5,3 Ma AP) se presentaron incursiones marinas, así como el levantamiento de la cordillera los de Andes con lo cual, los ríos cambiaron su curso de oeste a este (Hoorn 1993). El levantamiento de los Andes se inició hace 23 Ma AP, pero con mayor intensidad entre 12 y 3,5 Ma cuando se cerró el istmo de Panamá, que también tuvo un gran impacto sobre la diversidad y composición tanto de los bosques amazónicos, como andinos (Hoorn *et al.* 2010). Los cambios tectónicos y climáticos, y los concomitantes aumentos de la precipitación, procesos de erosión y sedimentación de origen aluvial, generaron extensas áreas pantanosas y lacustres en las que *Mauritia* fue dominante. Si bien en estos ecosistemas antiguos habitaron algunos géneros de Melastomataceae y



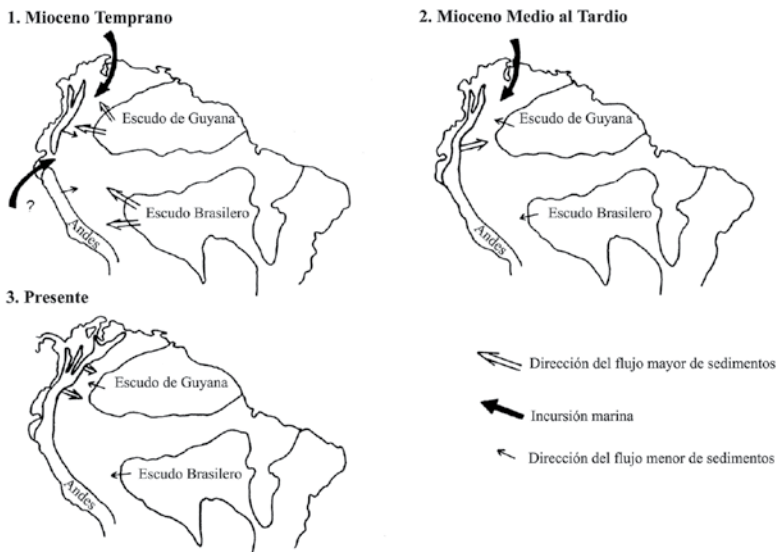
A. Guzmán

Rubiaceae, presentes en los cananguchales actuales, la composición florística parece haber sido diferente de la que encontramos hoy día. Alrededor de 10 Ma AP en la Amazonia occidental, con el cambio de un ambiente lacustre a uno fluvial con alta dominancia de herbáceas (Hoorn *et al.* 2010), probablemente las comunidades de *Mauritia* se asimilaban más a los actuales morichales. La disminución significativa de *Mauritia* durante las incursiones marinas del Mioceno (Hoorn 1994) es una evidencia de la intolerancia de este taxón a los ambientes salobres tal como ocurre actualmente.

### Diferencias ancestrales entre morichales y cananguchales

Si bien los morichales y cananguchales se han asumido como un mismo ecosistema,

existen diferencias que podrían explicarse por cambios ocurridos en el ambiente registrados desde dos fases del Mioceno. Entre el Mioceno temprano (23 y 16 Ma AP) y el medio (16 -11 Ma AP), un sistema fluvial con dirección oeste (Figura 1), originado en el Escudo Guayanés (aguas negras) dominaba el paisaje en el que abundaban las comunidades de bosque y palmas en la Amazonia noroccidental. Entre el Mioceno temprano y el medio-temprano, en el Medio Caquetá (Hoorn 1994), la vegetación que caracterizó los humedales era más diversa que la del Holoceno (Urrego 1997) y carecía de gramíneas y chaparros, Poaceae, Malphigiaceae como *Byrsonima* y Dilleniaceae como *Curatella*, taxa típicos de la sabana alta actual. En los Llanos Orientales los depósitos indican condiciones costeras y lacustres con incursiones marinas, vía Golfo de Maracaibo.



**Figura 1.** Reconstrucción paleo-geográfica de la Amazonia nor-occidental propuesta por Hoorn (1994).

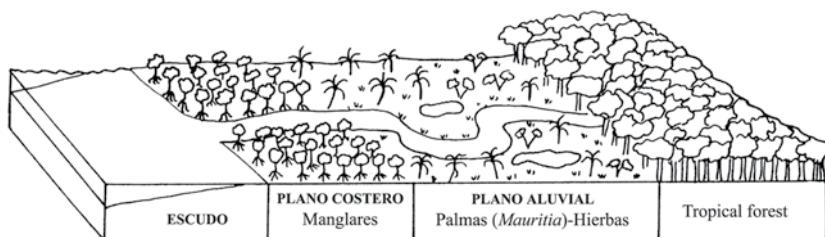
## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

Pero en el Mioceno medio (16 -11 Ma AP) y tardío (11 – 2,6 Ma AP), después del levantamiento de la cordillera Oriental, la vegetación dominante eran los palmares (*Mauritia*), los helechos, las gramíneas (Poaceae) y las plantas acuáticas, como en las actuales sabanas inundables, en un ambiente sedimentario fluvio-lacustre de origen andino, con ríos de aguas blancas que corrían en dirección este (Hoorn *et al.* 2010). Según Hoorn (1994) estos ecosistemas se asemejaban a las *várzeas*, dominadas por palmas, especialmente *Grimsdalea* (hoy extinta, abundante en antiguas barras de cauce y depósitos lacustres) y *Mauritia*, las que junto con las Poaceae rodearon las lagunas poco profundas de las planicies inundables y muestran la aparición de campos flotantes en un ambiente lacustrino y pantanoso.

Particularmente, en la cuenca del río Apaporis, que drena los Llanos Orientales y el Escudo Guayanés se registraron (entre el Mioceno medio al tardío), intervalos dominados por polen de *Rhizophora* alternando con intervalos dominados por *Mauritia*, lo que significa la presencia de

manglar con una antigua barra de cauce dominada por *Mauritia* (Figura 2), lo cual sugiere que los sedimentos de manglar fueron depositados en un ambiente fluvial de origen amazónico (Hoorn 1994). Esta combinación de especies muestra que durante esta época, en los periodos de nivel del mar más alto, el Golfo de Maracaibo, los Llanos y la Amazonia estaban todavía conectados. Por eso se plantea que el levantamiento de la Cordillera Oriental y las incursiones marinas jugaron un papel determinante en el cambio de la paleo vegetación del Mioceno (Hoorn 1994).

Entre 7 y 5 Ma AP, después de que los humedales fueran reemplazados por bosques, la diversidad se incrementó significativamente. Alrededor de 5,3 Ma AP, *Mauritia* estaba más ampliamente distribuida y cubría áreas pantanosas que hoy en día están en la Cordillera Oriental a 2.700 m s.n.m pero que para entonces solo alcanzaban los 700 m s.n.m. En los bosques se encontraban géneros arbóreos como *Amanoa*, *Ilex*, *Macrolobium* y *Macoubea*, presentes hoy en día, con Cyperaceae y Cyclanthaceae en el sotobosque (Wijninja 1996, Hooghiem-



**Figura 2.** Esquema de la distribución de la vegetación de la Amazonia nor-occidental propuesta por Hoorn (1994).



A. Guzmán

stra *et al.* 2006). Hacia el Plioceno (5,3 – 2,6 Ma AP) con la elevación de los Andes, se aislaron los valles interandinos del Amazonas y el Orinoco (Wijninga 1996) lo que restringió la distribución de *Mauritia* a estas cuencas.

Hasta ahora hemos descrito la presencia de *Mauritia* como una evidencia inequívoca de condiciones húmedas de los suelos o de altos niveles de inundación. Sin embargo, las inferencias de condiciones climáticas a partir del polen de ésta especie, desde finales del Neógeno y durante el Cuaternario en Colombia, no implican directamente esta condición, y requieren un análisis más profundo. Durante la primera fase del Cuaternario, el Pleistoceno (desde 2,6 Ma AP), continuó el levantamiento de las cordilleras, ya se había cerrado el Istmo de Panamá, se presentaron los ciclos interglaciales y en la Amazonia se desarrollaron complejos sistemas aluviales diferenciados entre el oeste (menos estacional, con sedimentos de origen andino, más ricos en diversidad y nutrientes en los suelos) de los del este (más estacionales, con sedimentos de origen amazónico, pobres en nutrientes y menos diversos) (Hoorn *et al.* 2010). Durante esta época, a pesar de la variación de la precipitación en zonas bajas, los registros muestran la persistencia de *Mauritia* aún en las épocas más secas (entre 60.000 y 40.000 y entre 22.000 y 14.000 años AP), aunque con menor abundancia que en el Neógeno (Rull 1998).

En los Llanos Orientales colombianos, los escasos registros del Pleistoceno muestran que entre el Último Máximo Glacial (UMG) (alrededor de 18.000 años AP) y el comienzo del Holoceno (11.000 años AP), prevalecieron las condiciones secas y dominó la vegetación de sabana. Los morichales dominados por *Mauritia* solo se

expandieron, según los registros de polen obtenidos en varias lagunas, durante el Holoceno, aunque no sincrónicamente. Mientras en algunas áreas se expandieron desde el comienzo de este mismo periodo (El Piñal, Behling y Hooghiemstra 1999), en otras lo hicieron entre el Holoceno temprano y medio (Las Margaritas, Vélez *et al.* 2005). Si bien en las anteriores áreas se asoció la expansión de *Mauritia*, a la prevalencia de condiciones húmedas, en otras donde también se expandieron en este periodo, se asociaron a condiciones secas y a las sabanas con vegetación herbácea.

Durante un período corto, considerado más húmedo, ocurrido hacia el Holoceno Medio, en el que probablemente por cambios estacionales en los cursos de los ríos de aguas negras y desbordamiento, se expandieron los bosques de galería a expensas de los morichales. A partir de ~3.800 años AP, se volvieron a expandir las sabanas con dominancia de *Mauritia* (Carimagua - Behling y Hooghiemstra 1999), (El Angel y Sardinas - Behling y Hooghiemstra 1998), (Chenevo y Mozambique, Berrío *et al.* 2002). En algunas áreas (Loma Linda-Behling y Hooghiemstra 2000), se establecieron un poco más tarde (~2.300 años AP). No obstante, los cambios en la precipitación, estos autores atribuyeron la expansión de *Mauritia* durante el Holoceno tardío a la influencia antrópica, principalmente.

De los cananguchales de la Amazonia existen menos registros, y la historia es un poco distinta. El registro más antiguo de *Mauritia* en el Cuaternario se encontró en un sección llamada Cahuarí II (van der Hammen *et al.* 1991) en un perfil del río Caquetá, y datado entre 40.000 y > de 50.000 años AP, en sedimentos arenosos de una terraza baja, acompañada de varias

## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

especies arbóreas amazónicas, y en menor proporción por vegetación de sabana. El ensamblaje de especies es más parecido a un cananguchal que a un morichal, pero diferente en composición a los registrados en el Holoceno, al presentar un dosel más abierto. Estos autores asociaron esta vegetación a la prevalencia de condiciones secas y suelos más pobres que los actuales, y que coinciden cronológicamente con los registros de un periodo seco en la Amazonia brasileña (Absy *et al.* 1991).

Un sistema fluvial probablemente del final del Plioceno es considerado el precursor del río Caquetá actual (Hoorn 1994). En las terrazas bajas mal drenadas del valle Medio del Caquetá, que se empezaron a formar tras la incisión de este río, y se terminaron de formar alrededor de 30.000 años AP (van der Hammen *et al.* 1991), los registros de polen (Behling *et al.* 1999) muestran la dominancia de *Mauritia* desde el tardiglacial (~12.000 a AP, con fechas extrapoladas) hasta el Holoceno medio (4.700 a AP). Lo que estos autores interpretaron como un mejor drenaje al comienzo del Holoceno, asociado a un clima más seco, que permitió su establecimiento. Otras dos secciones relativamente cercanas, extraídas de esta terraza y datadas del Holoceno tardío (Behling *et al.* 1999), muestran secuencias de cambio de vegetación muy diferentes y en ninguna de ellas se observa una clara dominancia de *Mauritia*, lo cual fue interpretado como áreas de transición entre zonas bien y mal drenadas en las terrazas bajas, aunque también se lo pueden atribuir a una mayor influencia humana. Es muy probable que al igual que en el plano de inundación reciente, estas secciones estén mostrando la dinámica fluvial y más específicamente la deposición de barras de arena.

En otras reconstrucciones palinológicas del Holoceno, también del valle medio del río Caquetá (Urrego 1997), en la isla de Mariñame (dos secciones) y el plano de inundación de la quebrada Quinché (tres secciones), localizada aguas abajo de la isla y afluente de este río, se registró la aparición de *Mauritia* en épocas diferentes. Mientras que en la isla Mariñame se estableció hacia 6.000 años AP en un sitio, y alrededor de 5.000 años AP en el otro, en el Quinché tal colonización solo tuvo lugar alrededor de 950 años AP en el sitio localizado a mayor distancia tierra adentro del río y 700 años AP en el otro.

Las diferencias cronológicas en el establecimiento de los bosques de *Mauritia* en el Medio Caquetá, se atribuyen a causas diferentes de las variaciones climáticas, tales como la dinámica fluvial, que es determinante en los procesos de colonización de este taxón. Al comienzo del Holoceno los niveles de los ríos, en la Amazonia en general, fueron altos (van der Hammen *et al.* 1991) y se presentaron altos niveles de inundación en los valles aluviales, con ecosistemas de agua abierta y abundancia de diatomeas (Urrego 1997). Sin embargo, tales niveles no facilitaron el establecimiento de *Mauritia*. Cuando éstos empezaron a descender, se presentó la incisión de los ríos, dejando extensas playas arenosas sobre las que se desencadenaron procesos de sucesión primaria de la vegetación. La secuencia sucesional iniciada por herbáceas y yarumos (*Cecropia*), fue sucedida por bosques de várzea. A medida que el curso del río se alejaba, se depositaban sedimentos más finos con la inundación estacional y se desarrollaba una mayor diversidad de especies. A medida que este proceso de sedimentación de barras arenosas se repetía, fueron quedando depresiones cubiertas de sedimentos arcillosos, aislados de los



A. Guzmán

cauces de los ríos principales, con serias limitaciones de drenaje que favorecieron la colonización de bosques de *Mauritia*. El cambio de arena a arcilla indica un aislamiento de las lagunas de los sistemas aluviales (Hoorn 1994). Es por esto que los cananguchales actuales se presentan principalmente en bandas alargadas paralelas a los cauces de los ríos y demuestra que el proceso de colonización de *Mauritia* en los diferentes sitios no fue sincrónico (Urrego 1997). Como se presenta en la sucesión primaria actual (Kalliola *et al.* 1991), la secuencia de vegetación en estos valles está determinada por la dinámica fluvial, y varía de un sitio a otro según el nivel y duración de la inundación, en los cuales los pantanos de *Mauritia* se encuentran en una fase previa a la transición con los bosques de tierra firme. Este patrón responde por la distribución de los cananguchales tanto en las terrazas bajas del Pleistoceno como del plano de inundación holocénico.

Si bien los cambios en los niveles, y el movimiento en el cauce de los ríos determinan la colonización de *Mauritia*, tales procesos no se presentan aislados de los cambios climáticos, ni invalidan totalmente a *Mauritia* como indicador climático. El aporte de sedimentos y la energía para desplazar el cauce, provienen de los altos volúmenes de agua y sedimentos que transportan los ríos en la época lluviosa, que se presentaron previamente a los períodos más secos. Sin embargo, la incisión de los ríos y quebradas, y la formación de las barras y depresiones se presentan en las épocas secas cuando los niveles de las aguas bajan (Rull 1996, van der Hammen *et al.* 1991).

Es este proceso el que plantea una aparente contradicción (Correa-Metrio *et al.*

2011) en identificar a *Mauritia* como indicador de condiciones húmedas. Al estar adaptada y crecer en suelos mal drenados *Mauritia* podría expandirse mejor en estos ambientes, sin embargo antiguamente se expandieron cuando se presentaron las épocas secas, pero esto se debe a que dichos bosques se caracterizan por mantener un nivel freático alto, aun en épocas secas, y es esta la razón por la cual tanto morichales como cananguchales se expandieron después del periodo lluvioso de la mitad del Holoceno, y alrededor del período seco de 4000 años AP reportado ampliamente a nivel regional (Absy 1991). No obstante, unos y otros difieren, no solo por la dinámica fluvial local, sino por el origen de las aguas y sedimentos (andinos versus amazónicos), la duración de la estación lluviosa (corta versus larga) la cual, a su vez, determina los procesos de acumulación de la materia orgánica del suelo y flujo de nutrientes (mayores en cananguchales). Estas diferencias que muestra la historia geológica, son la base para entender no solo la variación florística y estructural entre morichales y cananguchales, sino entre los diferentes tipos de comunidades que se encuentran en cada una de éstas; un ejemplo de ello se presenta a continuación.

### **Estructura y composición de dos cananguchales de terraza baja en la Amazonia colombiana**

Los cananguchales y morichales, ambos palmares dominados por *M. flexuosa* difieren en la composición florística y la estructura de su vegetación.

En los morichales, las palmas adultas de *M. flexuosa* ocupan más del 80% del dosel, y poseen una baja diversidad de árboles. El resto de la formación vegetal está compuesta, en menor proporción por arbustos



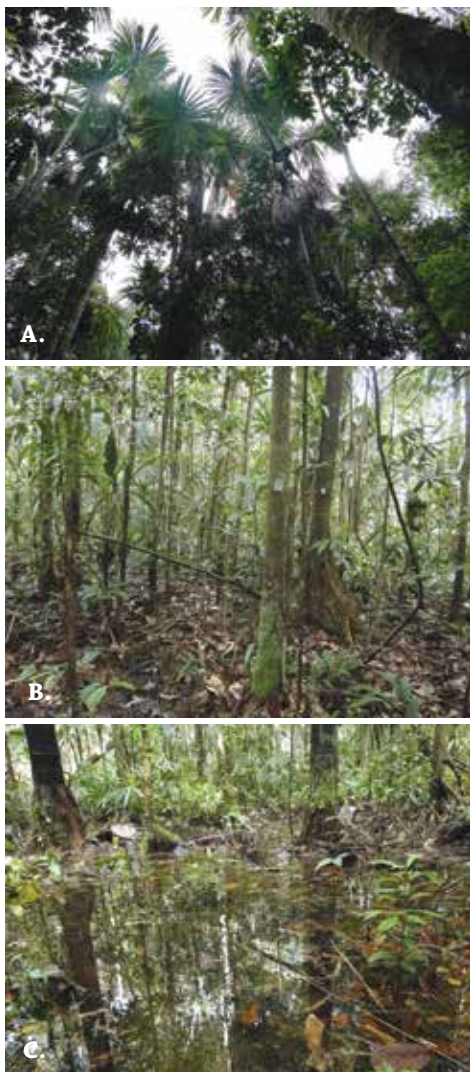
## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

y un estrato herbáceo de ciperáceas, helechos, bromeliáceas, briofitos, entre otros (González-B. 2011, Trujillo *et al.* 2011). González-B. (1987), describe cinco tipos de morichal: sabanas inundables o pantanos herbáceos con individuos aislados de *Mauritia flexuosa*, morichales abiertos, morichales cerrados, morichales en transición a bosques siempreverdes y bosques siempreverdes con individuos adultos de *M. flexuosa* aislados.

En los cananguchales, la palma *M. flexuosa* puede ocupar más del 48% del dosel y la diversidad arbórea y arbustiva es mayor (Freitas 1996). Los cananguchales hacen parte de los bosques inundables que cambian en composición y estructura, dependiendo de las variables ambientales como nivel de inundación, drenaje, contenido de materia orgánica en el suelo y de los bosques vecinos que los rodean, los cuales configuran un gradiente complejo en el que morichales y cananguchales ocupan los extremos (Figura 3).

La composición, distribución y diversidad de especies en estos bosques varía con el gradiente de inundación, el estado sucesional del bosque y la distancia geográfica a diferentes sitios (Wittmann *et al.* 2006). Los procesos de erosión y sedimentación asociados a la dinámica fluvial determinan el patrón de drenaje, y con éste, las especies que pueden crecer en estas condiciones limitantes (Wittmann y Junk 2003, Wittmann *et al.* 2004). Para ello, estas especies han desarrollado adaptaciones, como raíces aéreas y neumatóforos (De Granville 1974, Lüttge 2008).

La diversidad en estos bosques de cananguchales va desde muy baja, en terrazas bajas mal drenadas inundadas por corrientes de aguas negras (igapós), con 83



**Figura 3.** A) Estructura del dosel; B) sotobosque; C) condiciones de inundación típicas de un cananguchal de la Amazonia colombiana. Fotos: A. Galeano.

especies en 0,1 ha, hasta bosques más diversos en los planos de inundación regados por los ríos de aguas blancas (várzeas),



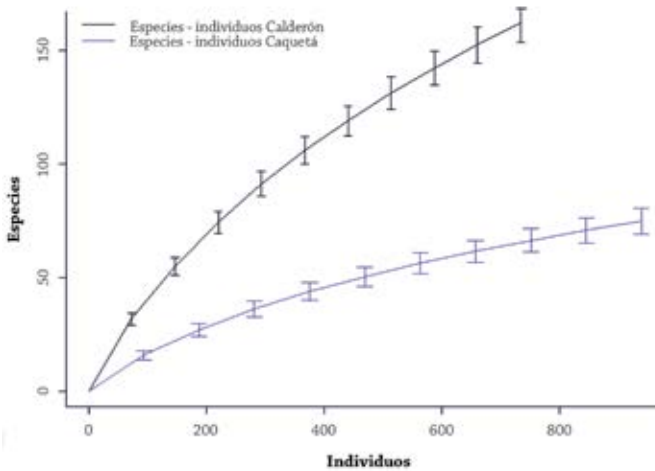
A. Guzmán

con 108 especies en 0,1 ha (Urrego 1997). En estos últimos, la distancia a la tierra firme determina la diversidad y riqueza de especies, y cambia dependiendo de si es una várzea baja o alta (Wittmann *et al.* 2006). Igualmente, cambia la dominancia de *M. flexuosa* en estos bosques. En el Medio Caquetá, si se considera un gradiente de drenaje desde el plano de inundación aluvial hacia las terrazas bajas mal drenadas, *M. flexuosa* es más frecuente en sitios donde las condiciones de drenaje empeoran, paralelamente con un cambio gradual en la asociación de especies (Urrego 1997).

Sin embargo, estos patrones ampliamente reconocidos en la Amazonia (Urrego 1997), aún no han precisado las diferencias geográficas en composición florística entre bosques ubicados en unidades geomorfológicas similares. Con este fin, se compararon la estructura y composición de árboles y palmas (con DAP > 10 cm, en

parcelas de 1.000 m<sup>2</sup>), entre cananguchales de terrazas bajas mal drenadas inundadas, y ubicados en dos lugares diferentes de la Amazonia colombiana, en las cuencas Medias de los ríos Caquetá y Calderón. Estas terrazas bajas son inundadas por ríos y quebradas de aguas negras, de origen amazónico y se asimilan a los llamados igapós. Están rodeados de otras comunidades florísticas entre las que sobresalen los bosques sobre arenas blancas (varillales) y los bosques de tierra firme (Urrego 1997, Jiménez *et al.* 2009).

Los cananguchales comparados reflejan diferencias geográficas en cuanto a su riqueza de especies, particularmente en las curvas de rarefacción (acumulación de especies/individuos/ha). Los cananguchales del Calderón presentaron un mayor valor (162 especies/735 individuos) que los del Medio Caquetá (75 especies/940 individuos) (Figura 4).



**Figura 4.** Curvas de rarefacción en dos cananguchales de terrazas bajas en la Amazonia colombiana.

## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

En ambos sitios *M. flexuosa* es la especie más importante (Tabla 1), como lo muestran los valores del índice de valor de importancia (IVI). En el Medio Caquetá su valor es casi el doble que en El Calderón. Los primeros son más diversos que los segundos; sin embargo, cuando se excluye *M. flexuosa* de los cálculos, la diversidad y la equidad son mayores en El Calderón,

tal como lo reflejan los índices Alfa de Fisher y Shannon-Wiener (Tabla 2), lo cual implica mayores valores de dominancia de otras especies en el Medio Caquetá. La mayor equidad presente en El Calderón, cuando se excluye *M. flexuosa*, se refleja en los bajos valores que alcanzó el IVI para la mayoría de las especies (Tabla 1). Mientras que en el Medio Caquetá el IVI

**Tabla 1.** Índice de valor de importancia (IVI) de las especies presentes en dos canaguchales de terrazas bajas de la Amazonia colombiana.

IVI Calderón 10.000 m <sup>2</sup>			IVI Caquetá 19.000 m <sup>2</sup>		
No. Especies	Especies	IVI (%)	No. Especies	Especies	IVI (%)
1	<i>Mauritia flexuosa</i>	72,38	1	<i>Mauritia flexuosa</i>	46,13
2	<i>Euterpe precatoria</i>	15,39	2	<i>Rhodognaphalopsis brevipes</i>	26,61
3	<i>Saccoglotis amazonica</i>	14,49	3	<i>Tabebuia insignis</i>	16,72
4	<i>Oenocarpus bataua</i>	12,63	4	<i>Virola surinamensis</i>	15,57
5	<i>Virola</i> sp. 1	10,06	5	<i>Mauritiella aculeata</i>	14,1
6	<i>Macrobium cf. limbatum</i>	8,82	6	<i>Hevea nitida</i>	10,13
7	<i>Sloanea laxiflora</i>	4,06	7	<i>Micrandra siphonioides</i>	9,03
8	<i>Parkia nitida</i>	3,96	8	<i>Qualea ingens</i>	7,31
9	<i>Irianthera tricornis</i>	3,39	9	<i>Marlierea spruceana</i>	6,89
10	<i>Scleronema praecox</i>	3,31	10	<i>Oenocarpus bataua</i>	6,76
11	<i>Zygia cataractae</i>	3,31	11	<i>Macrobium cf. angustifolium</i>	5,89
12	<i>Lonchocarpus negrensis</i>	2,93	12	<i>Clusia spathulifolia</i>	5,58
13	<i>Caryocar glabrum</i>	2,93	13	<i>Scleronema micranthum</i>	4,92
14	<i>Hevea cf. guianensis</i>	2,92	14	<i>Duroia 289</i>	4,77
15	<i>Tachigali</i> sp. 1	2,85	15	<i>Aspidosperma cf. excelsum</i>	4,58
16	<i>Himathantus lancifolius</i>	2,81	16	<i>Ocotea aff. neblinae</i>	4,24
17	<i>Irianthera lancifolia</i>	2,7	17	<i>Dendropanax palustris</i>	4,03
18	<i>Monopteryx uauacu</i>	2,63	18	<i>Terminalia dichotoma</i>	3,96
19	<i>Tapirira retusa</i>	2,52	19	<i>Sloanea cf. laxiflora</i>	3,77
20	<i>Clathrotropis nitida</i>	2,5	20	<i>Macrobium</i> sp. 1	3,74
21	<i>Parinari rodolphi</i>	2,4	21	<i>Qualea</i> sp. 948	3,53
22	<i>Socratea exorrhiza</i>	2,38	22	<i>Tapirira guianensis</i>	3,17



A. Guzmán

**Tabla 2.** Índices de diversidad de Fisher y Shannon-Wiener, y de dominancia de Simpson, calculados para dos cananguchales de terrazas bajas de la Amazonía colombiana.

Lugar	Área	No. Individuos	No. Especies	Alfa Fisher	Fisher's (1.000 ind)	Shannon-Wiener	Dominancia Simpson	
							Con <i>M. flexuosa</i>	Sin <i>M. flexuosa</i>
Caquetá	1 ha	940	75	100,07	106,45	3,26	0,07	0,07
Calderón	1 ha	735	162	100,12	136,21	4,15	0,08	0,04

alcanza un 3,31% con diez especies, en el Calderón un IVI de 3,17% se alcanza con veinte especies, lo cual evidencia la mayor dominancia de *M. flexuosa* en esta última localidad.

En el medio Caquetá, la presencia de especies típicas de los bosques sobre arenas blancas (varillales) (*Rhodognaphalopsis brevipes* (*Pachira brevipes*), *Tabebuia insignis*, *Mauritiella aculeata*, *Mauritiella armata*, *Hevea nitida*), reflejan la proximidad a éstos. Los del Calderón están más cercanos a la tierra firme como lo evidencia una mayor presencia de especies típicas de estos bosques, tales como *Saccoglotis amazónica*, *Lepydocarium tenue*, *Oenocarpus bataua*, entre otras. Igualmente, a nivel de género, en los árboles del Calderón predominan géneros típicos de cananguchal, como *Macrobium*, *Virola*, *Zygia*, *Ocotea*, *Parkia*, *Tapirira*, entre otros. Sin embargo, también se encuentran géneros reportados de tierra firme, como, *Swartzia*, *Pouteria*, *Protium*. En el Medio Caquetá, la mayoría corresponden a géneros reportados en bosques inundables como: *Dendropanax*, *Oxandra*, *Manilkara*, *Ficus*, que con excepción de *Oxandra*, no se encuentran en El Calderón.

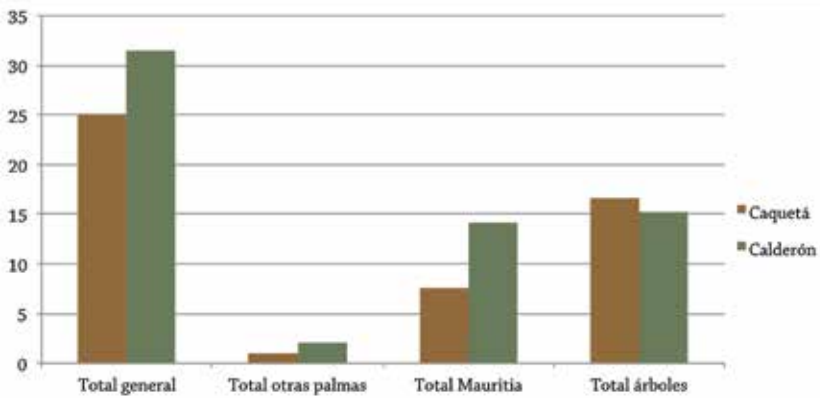
Con las palmas ocurre algo similar, en el Medio Caquetá se presentan *Mauritiella*

*aculeata* y *Euterpe catinga*, palmas típicas de bosques sobre arenas blancas (varillajes), en el Calderón *Euterpe precatoria*, *Oenocarpus bataua* y *Socratea exorrhiza*, son más frecuentes las palmas típicas de tierra firme.

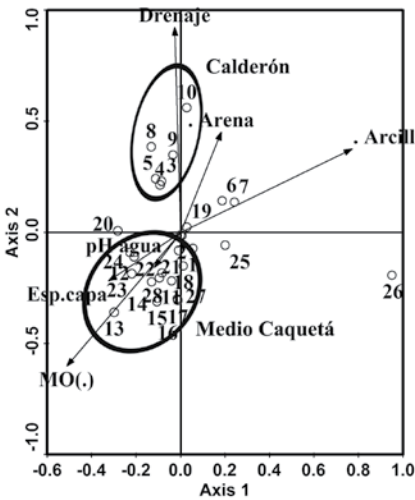
La mayor proporción de *M. flexuosa* también se refleja en la estructura de los bosques. En el Calderón, los valores del área basal (Figura 5) y el DAP promedio de 20,78 cm (máximo de 100 cm), son mayores que en el Medio Caquetá con DAP promedio es de 16,18 cm (máximo de 82 cm).

Las diferencias en el área basal en los cananguchales de ambos sitios se relacionan con la variabilidad ambiental, como se expresa en un análisis de correspondencia canónico (ACC) (Figura 6). Mientras en el Calderón el drenaje es la variable que más influye sobre el área basal, en el Medio Caquetá, es el contenido de materia orgánica en el suelo, y por ello, las parcelas del Calderón se agrupan en dirección opuesta a las del Caquetá a lo largo del eje (Figura 7). En el Calderón se presentan condiciones variables de textura y acumulación de materia orgánica en el suelo que determinan un patrón muy variable del drenaje y generan ambientes inundados y no inundados en el mismo cananguchal. En el Medio Caquetá, la materia orgánica presenta

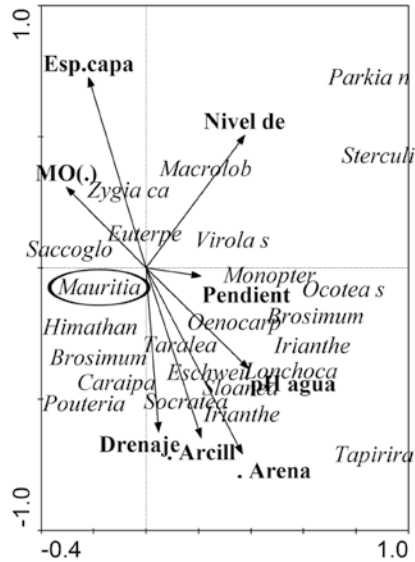
PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA



**Figura 5.** Comparación de la distribución de las áreas basales (m<sup>2</sup>/ha) en dos cananguchales de terrazas bajas en la Amazonia colombiana.



**Figura 6.** Diagrama de ordenación del análisis de correspondencia canónico de las parcelas en dos cananguchales de terrazas bajas de la Amazonía colombiana (Calderón 1 a 10 y Medio Caquetá 11 a 28).



**Figura 7.** Diagrama de ordenación del análisis de correspondencia canónica de las especies presentes en dos cananguchales de terrazas bajas de la Amazonía colombiana (Calderón 1 a 10 y Medio Caquetá 11 a 28).



A. Guzmán

un comportamiento inverso al drenaje, lo cual describe que el contenido de materia orgánica y el espesor de esta capa en el suelo, son mayores a medida que se dificulta el drenaje. La distribución de las especies de plantas se asocia a las condiciones climáticas y del suelo, y en los planos inundables, especialmente a los regímenes de inundación como lo expresan Albernaz *et al.* (2012).

Estas diferencias también resaltan el efecto del vecindario y la distancia a los bosques de tierra firme, sobre la composición y estructura de los bosques inundables. El cananguchal del Calderón se encuentra en una zona de transición entre la terraza baja mal drenada y la tierra firme, lo cual facilita la colonización de especies de tierra firme en los sitios que no se inundan, lo que a su vez aumenta la diversidad arbórea. Wittmann *et al.* (2006) encontraron que las comunidades arbóreas de los bosques inundados tienden a parecerse más a los bosques de tierra firme de la misma región geográfica, que a los bosques inundables de dicha región, lo cual se favorece con la ocurrencia de inundaciones ocasionales bajas, cruciales para el establecimiento de especies de tierra firme en las várzeas (Wittmann y Junk 2003).

El cananguchal del Medio Caquetá, mas cercano a los bosques que crecen sobre bosques de arenas blancas y en condiciones de drenaje similares, facilita la colonización de especies de estos varillales al cananguchal. Este análisis también refleja la plasticidad de *M. flexuosa* por eso se presenta en el centro del diagrama (Figura 7), mostrando además, que son las otras especies las que definen la composición de cada tipo de cananguchal.

Esta variabilidad ambiental incide en los otros componentes de la estructura

de estos bosques, como lo expresan los análisis de regresión lineal. En el Medio Caquetá, el área basal de los árboles está directamente relacionada con el porcentaje de arcilla ( $\hat{A}.$  *basal árboles* =  $1,37 + 0,029*\%$  Arcilla, ( $F=5,67$ ;  $P\text{-value}=0,039$ ;  $g.l.=18$ )), la altura máxima ( $\text{Altura máxima} = -8,407 + 8,871*\text{pH agua}$ , ( $F=4,99$ ;  $P\text{-value}=0,0401$ ;  $g.l.=18$ )) y la altura promedio de los árboles, con el pH del agua de inundación ( $\text{Altura promedio} = -7,39194 + 4,99*\text{pH agua}$  ( $F=6,85$ ;  $P\text{-value}=0,0187$ ;  $g.l.=18$ )). El índice de equidad de *Shannon-Wiener*, se relaciona con el porcentaje de arena y la conductividad eléctrica del agua de inundación ( $\text{Shannon-Wiener} = 1,581 + 0,013*\%$  Arena +  $0,016*\text{Cond}_{\text{elec}}$  ( $F=9,43$ ;  $P\text{-value}=0,002$ ;  $g.l.=18$ )).

En el Calderón, la altura máxima de los árboles se relaciona directamente con el porcentaje de arena e inversamente, con el espesor de la capa orgánica y la conductividad eléctrica del agua ( $\text{Altura máxima} = 38,25 + 0,179*\%$  arena ( $F=5,10$ ;  $P\text{-value}=0,05$ ;  $g.l.=9$ );  $\text{Altura promedio} = 21,906 - 0,023*\text{Esp}_{\text{capa}_{\text{org}}_{\text{cm}}_{\text{C}}} - 0,119987*\text{Cond}_{\text{elec}}$  ( $F=13,48$ ;  $P\text{-value}=0,04$ ;  $g.l.=9$ )). La equidad es explicada inversamente por el contenido de materia orgánica ( $\text{Shannon-Wiener} = 3,82 - 0,04*\text{MO}\%$  ( $F=8,22$ ;  $P\text{-value}=0,02$ ;  $g.l.=9$ )).

Las regresiones lineales muestran la influencia de las variables ambientales (contenido de materia orgánica, pH del agua, porcentaje de arcilla y arena), sobre las variables estructurales de la vegetación en ambos sitios. Para el Calderón es importante resaltar que a medida que el contenido de materia orgánica disminuye, la equidad aumenta. Esta disminución en el contenido de materia orgánica, se presenta cuando las condiciones de drenaje y el nivel de inundación mejoran, y

## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

permiten la coexistencia de un mayor número de especies.

A pesar de que ambos cananguchales, los del Calderón y los del Caquetá, se encuentran sobre terrazas bajas mal drenadas, con aportes de ríos de aguas negras; presentan diferencias en composición y estructura, que se deben principalmente a las condiciones ambientales locales como ocurre en otros bosques inundables. Wittmann *et al.* (2004) demuestran que la composición florística, la riqueza de especies y la estructura de las várzeas, está fuertemente relacionada con la localización de los bosques a lo largo del gradiente geomorfológico y de inundación. Por ello, el nivel y la duración de la inundación parecen ser los factores más determinantes de las características de las comunidades vegetales (Assis y Wittmann 2011).

La tabla 3 muestra los resultados del índice Alfa de Fisher obtenidos para diferentes tipos de paisaje ubicados en la cuenca amazónica. Estos resultados demuestran que la composición y estructura de los bosques inundables, cambia dependiendo de si está ubicado en terrazas bajas mal drenadas, planos de inundación y bosques de várzea o igapó. Los cananguchales presentes además de estar influenciados por los bosques vecinos, presentan diferencias en las condiciones de drenaje e inundación y las várzeas altas presentan inundación estacional menor (2,3 m) que las várzeas bajas (4,5 m), mientras que los cananguchales de terrazas bajas mal drenadas, tienen un drenaje mejor que los bosques del plano de inundación (Urrego 1997, Wittmann y Parolin 2005).

La alta diversidad, riqueza y abundancia de especies en la Amazonia es producto de la variedad de ambientes y la complejidad de relaciones y procesos ecológicos que

allí ocurren. La inundación es un evento ecológico importante en esta complejidad, porque puede generar mortalidad en ciertos organismos y/o colonización de otros, crear nuevos hábitats y así determinar la distribución de los recursos, debido al transporte y/o depositación de sedimentos, detritos maderables y nutrientes (Poff 2002).

La presencia de un mosaico de hábitats, con diferentes tipos de vegetación, aumenta la diversidad beta (Bispo *et al.* 2012). La variación ambiental a diferentes escalas espaciales, determina la existencia de diversos tipos de cananguchal, aun en condiciones que podrían ser similares (terrazas bajas mal drenadas, inundadas por aguas negras). De esta manera también se podrían identificar variables evolutivas y ambientales a una escala mucho mayor, que explicaran las diferencias estructurales y florísticas entre cananguchales y morichales, y que contribuirían a esclarecer aún más la paleoecología y la biogeografía de *M. flexuosa* y de la transición Orinoquia – Amazonia.

### Uso tradicional del bosque de cananguchal en la Amazonía colombiana, una base para el desarrollo de modelos de manejo

A los bosques que se desarrollan en hábitats con regímenes de inundación y sequía o de suelos poco profundos (entre otras), y que tienden a presentarse en agregaciones densas dominadas por una o pocas especies, se les ha denominado bosques oligárquicos y han sido reportados en casi todos los trópicos húmedos del mundo (Pires y Prance 1985, Hart *et al.* 1989, Peters *et al.* 1989). En la cuenca del Amazonas hay varios ejemplos de este tipo de bosques, que son principalmente dominados por especies de palmas (*Attalea speciosa* Mar-



A. Guzmán

**Tabla 3.** Cuadro comparativo de la diversidad con base en el índice Alfa de Fisher para diferentes ambientes inundables de la Amazonia (TBMD - Terraza baja mal drenada, V - Várzea, AV - Alta várzea, BV - Baja várzea y PI - Plano de Inundación).

Referencia	Tipo de paisaje	Área	Diámetro mínimo (cm)	No. individuos	No. especies	Fisher	Fisher's (1000 ind)
Urrego (1997)	TBMD	1 ha	10	940	75	100,07	106,45
Presente estudio	TBMD	1 ha	10	735	162	100,12	136,22
Wittmann <i>et al.</i> (2002)	V	1 ha	10	469	177	134,6	286,98
Wittmann <i>et al.</i> (2004)	V	1 ha	10	498	43	11,32	22,74
Wittmann y Parolin (2005)	AV	1 ha	10	469	168	134,6	286,98
Wittmann y Parolin (2005)	BV	1 ha	10	434	91	34,78	80,13
Urrego (1997)	PI	1 ha	10	1074	172	72,48	67,49
Freitas (1996)	TBMD	1 ha	10	580	158	108,75	187,5

tius, *Euterpe oleracea* Martius, *E. precatoria* Martius, *M. flexuosa* L. y *Leopoldinia pias-saba* Wallace), ampliamente utilizadas y alrededor de las cuales se han desarrollado economías de extracción (Bates 1988, Padoch 1988, Strudwick y Sobel 1988). Se estima que una cosecha sostenible, probablemente se presentaría en este tipo de bosques considerados como monocultivos naturales, debido a la concentración de individuos de especies que son fuente de una gran variedad de productos forestales no maderables (PFNMs) tales como frutas, fibras, medicinas y palmito, entre otros.

La economía generada por el mercado de PFNMs es un renglón marginal, y los retornos económicos obtenidos por su uso son más altos que las ganancias obtenidas por las actividades que degradan de manera directa el bosque (Izko y Burneo 2003). Por ello, el interés en este tipo de productos -en el marco del desarrollo sostenible-, se encamina hacia la identificación del valor agregado de los mismos, a

la generación de mercados consistentes y a la conservación del bosque, sustentado en lo que se denominan buenas prácticas de extracción y en la conformación de organizaciones locales para su manejo (Alexiades y Shanley 2004). Sin embargo, el papel real y potencial de los PFNMs para contribuir al desarrollo humano o a la conservación, es aún limitado, ya que se fundamenta en teorías no comprobadas, y en estudios de caso dispersos e inconsistentes (Alexiades y Shanley 2004). Por consiguiente, algunos investigadores se mantienen escépticos a la luz de tales aseveraciones (Coomes y Burt 2001), pues es necesario conocer los efectos reales que ejercen los diversos procesos y técnicas de extracción de dichos productos, sobre las especies y la comunidad del bosque (Coomes 2004).

*Mauritia flexuosa* se considera como una especie clave en la Amazonia por la variada fauna que se alimenta de sus frutos, tales como borugos, micos, dantas y puercos de monte, entre otros (Holm *et*



## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

al. 2008). También es importante para muchas especies de guacamayas y otros psitácidos, al brindar sitios de nidificación en los troncos muertos (Brightsmith y Bravo 2006). Además de los frutos para consumo animal y humano, de sus hojas se elaboran fibras utilizadas para techos, sogas y paredes (Balick 1979), y se obtienen varios productos no maderables (Urrego y Sánchez 1997) utilizados en construcción, herramientas para caza y pesca, utensilios de uso doméstico y otros usos medicinales y culturales. Las larvas de varias especies de coleopteros (*Rhinostomus barbirostris*, *Rhynchophorus palmarum* y *Metamasius hemipterus sericeus*), denominadas localmente mojoy y que se crían en los tallos de las plantas muertas, son consumidos por los diferentes grupos étnicos presentes en la región (Urrego 1987).

No obstante su amplia distribución, *M. flexuosa* es una especie sobre la cual se cierren serias amenazas debido a las prácticas de manejo implementadas para la cosecha de sus frutos, que en muchos casos implica el corte de las palmas hembra (Holm *et al.* 2008), poniendo en riesgo la supervivencia de sus poblaciones (Brightsmith y Bravo 2006, Vásquez y Gentry 1989) y de los bosques de cananguchal. De otra parte, según los pobladores locales en el Trapecio Amazónico colombiano se están presentando cambios en la periodicidad de las cosechas de frutos, lo cual podría estar asociado a los cambios climáticos que se están presentando a escala global y cuyas manifestaciones ya se han registrado en la Amazonia (Mahli *et al.* 2008).

Ante la fragilidad de este tipo de ecosistemas y la implementación de técnicas no adecuadas para su explotación (Isaza *et al.* 2013, Capítulo 13), surge la necesi-

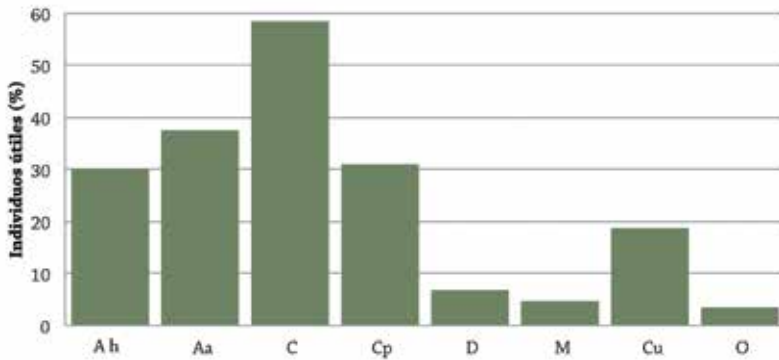
dad de identificar y caracterizar formas de manejo tradicional local (con desarrollos tecnológicos sencillos y que no causan daños apreciables), desarrolladas a lo largo de miles de años de interacción y que operan bajo ciertas reglas de naturaleza "espiritual" (Matapí *et al.* 2013, Capítulo 14) propias de cada cultura. Para ello, se describe en el presente documento mediante la cuantificación y representación gráfica de los diferentes tipos de usos locales, el patrón de uso tradicional con base en el inventario de 1.772 individuos de 116 especies arbóreas (DAP > 10 cm) presentes en 15 parcelas de 0,1 ha (50 x 20 m) distribuidas al azar en diferentes bosques de cananguchal de la zona del curso medio del río Caquetá, y con la información de usos suministrada por reconocedores indígenas de las etnias Miraña y Muinane (familia lingüística Bora). Estos usos locales se organizan según Sánchez y Miraña (1991) en las categorías de alimentación humana (Ah), alimentación animal (Aa), construcción (C), caza y pesca (Cp), domésticos (D), medicinales (M), culturales (Cu) y otros (O), usos adquiridos por contacto con otras culturas no indígenas.

El patrón obtenido (Figura 8), muestra que para los grupos amazónicos considerados, los bosques de cananguchal son fuente de materiales para todas las categorías, pero especialmente para la construcción de viviendas (58,5%), para la alimentación animal (37,4%), para caza y pesca (30,9%) y para alimentación humana (30%). De otra parte, se aprecia una baja presencia de individuos de especies utilizadas para las categorías de domésticos (6,7%) y medicinales (4,6%).

Los patrones de uso de plantas silvestres en las comunidades humanas son entidades dinámicas que dependen tanto de as-



A. Guzmán



**Figura 8.** Patrón general de uso tradicional del bosque de cananguchal (valores expresados como porcentaje promedio de individuos útiles por unidad de muestreo o parcela de 0,1 ha), por las etnias Miraña y Muinane de la zona del Medio Caquetá colombiano. Alimentación humana (Ah), alimentación animal (Aa), construcción (C), caza y pesca (Cp), domésticos (D), medicinales (M), culturales (Cu) y otros (O) o usos adquiridos por contacto con otras culturas no indígenas.

pectos socio-culturales de la población estudiada (Benz *et al.* 2000, Shackleton *et al.* 2002, Ladio y Lozada 2003), como de factores ecológicos relacionados con el medio ambiente natural en el que se da el aprovechamiento (Mutchnick y McCarthy 1997). Al comparar el patrón establecido aquí con los registros de otros estudios de patrones de uso para diferentes grupos de la Amazonia, se encontraron similitudes respecto a las categorías de uso dominantes, siendo alimentación humana y construcción, las que más influyen en el aprovechamiento de los recursos que genera el bosque (Pinedo-Vásquez *et al.* 1990, Bennett 1992, Phillips *et al.* 1994, Urrego y Sánchez 1997, Galeano 2000, Kvist *et al.* 2001, Sánchez *et al.* 2005 y Marín-Corba *et al.* 2005), y la categoría de medicinales siempre se incluye dentro de las menos representadas. El juego simultáneo de varios aspectos que deben estar operando de forma similar en todas las comunidades referidas por

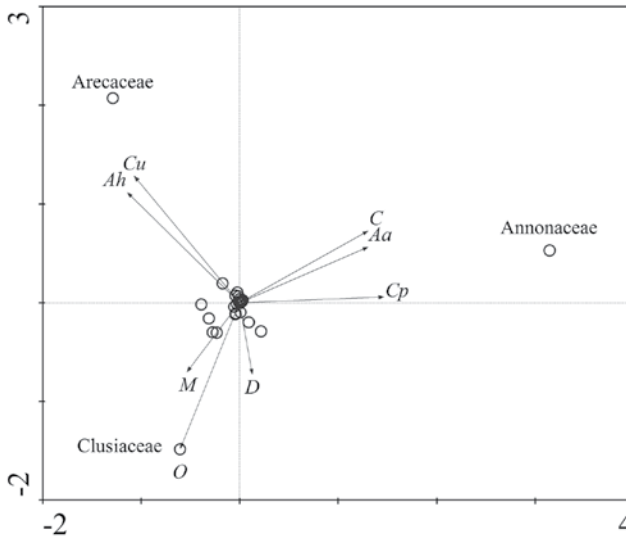
los estudios anotados, deben ser la causa para que se den dichas coincidencias, y algunos de ellos podrían ser las siguientes. 1) La mayoría de bosques en la Amazonia están dominados por un número reducido de familias (Gentry 1990, Ter Steege *et al.* 2000, Pitman *et al.* 2001), que tienden a ser más o menos las mismas y en las que se concentra el porcentaje más alto de los individuos y especies. 2) El factor estadístico más significativo para predecir la utilidad general y específica de una planta leñosa es la familia botánica a la que pertenezca, y las categorías de alimentación y construcción están entre las más relacionadas con dicho factor (Phillips y Gentry 1993 a, b, Sánchez *et al.* 2005). 3) En los diferentes grupos amazónicos se presentan tendencias a emplear determinadas familias para cada una de las categorías de uso, debido a la presencia en aquellas de características deseables para el uso específico, como lo demuestran Milliken y Albert (1997) en la

## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

construcción de viviendas en la Amazonia peruana. De otro lado, la poca representación de plantas medicinales se debe en parte, a que en los muestreos no se consideraron individuos de hábito herbáceo, arbustivo, lianas pequeñas y epifitas (que se encuentran por debajo de los 2,5 cm de DAP) con las que se desarrollan muchos estudios y donde se concentran la mayoría de especies con potencial de uso en esta categoría (Milliken y Albert 1996, 1997, Milliken 1997, Caniago y Seibert 1998, Stepp y Moerman 2001). Otro factor importante es que el conocimiento acerca de las especies con uso medicinal es el menos compartido entre los miembros de una comunidad (Alcorn 1981), y mucho menos si se trata de elementos extraños a la misma

tratando de acceder a dicha información, como sería el caso de los investigadores.

Mediante un análisis de componentes principales (ACP) se quiso comprobar si para los cananguchales del Medio Caquetá hay relación entre el tipo de uso y la familia a la que pertenece la planta (factores dos y tres del párrafo anterior), obteniéndose un diagrama de ordenación (Figura 9) en el que efectivamente se muestra ese nexo, pero solamente en unos pocos casos. La familia *Arecaceae* está asociada a las categorías alimentación humana y cultural, la *Annonaceae* a alimentación animal, construcción y caza y pesca, mientras que *Clusiaceae* lo estuvo solo con la categoría otros. Estas relaciones conducen en primera instancia a pensar que las familias



**Figura 9.** Diagrama de ordenación del análisis de componentes principales (ACP) con base en el porcentaje promedio de individuos útiles por categoría de uso para cada familia de plantas utilizadas por las comunidades indígenas Miraña y Muinane. El primer eje explica el 46% de la variación y el segundo el 27%.



A. Guzmán

mencionadas son más susceptibles a ser empleadas en las categorías de uso con las cuales se da el vínculo, pero si se analiza en más detalle se observa que por lo menos las dos primeras son las más abundantes de todo el muestreo y por tanto afectan las categorías en las que se incluyen. De esta manera, el ACP ayuda a comprobar que en mayor o menor grado cada uno de los tres factores anotados anteriormente opera sobre la naturaleza del patrón de uso, independientemente del tipo de bosque que se este evaluando.

Con relación a los taxa inventariados, la familia Annonaceae se registra como la

más importante para todo el muestreo y para tres de las categorías a las que aporta con más del cincuenta por ciento del uso (Tabla 4), seguida de Arecaceae que también contribuye con más de la mitad del uso a las dos categorías en que es la primera. Euphorbiaceae junto con Fabaceae resaltan por su condición polifuncional, ya que las dos registran usos en seis de las ocho categorías. Esta representatividad de los taxa en el uso, para un tipo de bosque en el que la familia Arecaceae casi siempre es dominante, resulta llamativa y se explica por el hecho de que en el muestreo se incluyó un tipo de bosque de cananguchal del plano de

**Tabla 4.** Familias que más aportan al uso de cada categoría (valores calculados como porcentaje con respecto al total de individuos utilizados dentro de la respectiva categoría), en los bosques de cananguchal de las comunidades Miraña y Muinane. En negrilla las tres familias más importantes de cada categoría. Alimentación humana (Ah), alimentación animal (Aa), construcción (C), caza y pesca (Cp), domésticos (D), medicinales (M), culturales (Cu) y otros (O) o usos adquiridos por contacto con otras culturas no indígenas.

Familia	Ah	Aa	C	Cp	D	M	Cu	O	Total
Annonaceae	0,0	<b>55,1</b>	<b>58,5</b>	<b>83,7</b>	<b>17,1</b>	1,2	0,0	0,0	41,4
Arecaceae	<b>55,0</b>	<b>17,5</b>	<b>20,4</b>	0,0	0,0	0,0	<b>64,4</b>	0,0	15,5
Euphorbiaceae	<b>13,9</b>	<b>10,6</b>	<b>4,7</b>	0,0	2,9	0,0	1,5	<b>23,0</b>	5,9
Fabaceae	<b>9,3</b>	2,3	0,6	0,0	0,0	<b>14,5</b>	<b>8,2</b>	<b>6,6</b>	4,8
Myristicaceae	2,3	8,8	2,3	0,0	0,0	<b>38,6</b>	7,5	0,0	4,7
Bignoniaceae	0,0	0,0	0,0	<b>7,1</b>	<b>35,7</b>	0,0	0,0	0,0	3,2
Malvaceae	7,3	0,8	0,4	4,0	0,0	0,0	0,0	1,6	2,5
Clusiaceae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	<b>60,7</b>	2,4
Combretaceae	1,8	0,0	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0
Moraceae	1,4	0,4	0,4	0,0	0,0	1,2	<b>10,5</b>	0,0	2,0
Apocynaceae	2,0	0,6	1,2	0,3	9,3	7,2	0,0	0,0	1,9
Lecythidaceae	0,0	0,0	0,0	<b>3,4</b>	<b>21,4</b>	2,4	0,0	0,0	1,9
Vochysiaceae	0,5	0,6	2,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9
Polygonaceae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	<b>31,3</b>	0,0	0,0	1,7
Suma parcial	93,4	96,6	93,2	98,6	86,4	96,4	92,1	91,8	91,7

## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

inundación frecuente de la llanura aluvial del río Caquetá en el que *M. flexuosa* no es la especie dominante, cediendo este puesto a *Oxandra polyantha* de la familia Annonaceae. Otras familias interesantes fueron Clusiaceae por su importancia en la categoría otros (60,7%), Bignoniaceae en domésticos (35,7%) y Myristicaceae en medicinales (38,6%). De otra parte, llama la atención que más del 55% de los individuos útiles están concentrados en las diez primeras familias y que más del 86% de los usos para cada categoría y en general para todo el muestreo se concentren en las catorce familias de la tabla 4.

Con relación a las especies (Anexo 1), de lejos la mejor representada numéricamente es *O. polyantha* (582 individuos), seguida por *M. flexuosa* (147 individuos), *E. precatória* (79 individuos), *Micrandra siphonioides* (74 individuos), *Tabebuia insignis* (63 individuos), *Virola surinamensis* (43 individuos) y *Symphonia globulifera* (37 individuos), todas ellas contribuyendo a las categorías de uso mejor desarrolladas en el patrón.

En los bosques de cananguchal del Medio Caquetá, el uso tiende a estar concentrado en unas pocas familias (Tabla 4) y especies (Anexo 1), que a su vez son las más abundantes o mejor representadas biológicamente, registrándose esta misma relación en otros trabajos (Johns *et al.* 1990, Phillips y Gentry 1993 a, b, Benz *et al.* 1994, Paz y Miño *et al.* 1995, Galeano 2000). La explicación más sencilla es que los taxa más abundantes o comunes son los que más frecuentemente pueden ser encontrados en el bosque, y por tanto la gente tendrá más oportunidades de experimentar y aprender usos de ellos que de taxa con escasa aparición o raros. Las pal-

mas son la familia de plantas más usada por los indígenas y la población colona de la Amazonia (Pinedo-Vásquez *et al.* 1990, Bernal 1992; Paniagua-Zambrana *et al.* 2007), pero en el caso particular del presente muestreo ocupó el segundo lugar. Esta familia se registra frecuentemente para bosques tanto de tierra firme como de zonas inundadas, donde tienen asentamiento diversas comunidades (Stagegaard *et al.* 2002), siendo un factor clave en las estrategias de subsistencia de las mismas. Es así como se presentan especies de palmas importantes, con una frecuencia de uso bastante alta, debido a su versatilidad y condición multipropósito (Vormisto 1992). Asimismo, Phillips (1993), afirma que a pesar de una impresionante diversidad taxonómica de los frutos comestibles que existen, unas pocas especies de palmas claramente dominan en términos de producción la extracción intensiva de frutas, predominando los de *M. flexuosa* y *O. bataua*.

En general, el potencial de productos no maderables que ofrece el cananguchal para las poblaciones locales es muy diverso, pudiendo cubrirse con él un buen número de necesidades básicas como puede derivarse del patrón de uso establecido. Este, podría ser considerado como la base para el desarrollo de modelos de aprovechamiento de recursos, pensados en primera instancia para una implementación a escala local. Posteriormente y mediante el establecimiento de programas de investigación con los modelos básicos, que pueden arrojar información sobre sostenibilidad y también con base en las experiencias de las comunidades, podrían ser implementados en otras regiones a una mayor escala. Se debe tener en cuenta que un patrón de uso es producto de un conjunto de condiciones particulares, regidas por factores



A. Guzmán

ambientales y sociales propios que operan al interior de las etnias o grupos humanos considerados en cada estudio y que para extrapolación o implementación en otros sitios, se debería adaptar a las condiciones propias de cada lugar.

El conocimiento local o tradicional del uso de recursos naturales debe ser visto con respeto, y ante unos intentos fallidos de aprovechamiento de esos mismos recursos por parte de culturas ajenas, que han resultado en la mayoría de los casos en la sobre-explotación y alteración del ecosistema, surge la necesidad de incluir en futuros desarrollos a esas poblaciones locales sino como elementos activos en el desarrollo intelectual de propuestas alternativas.

## Bibliografía

- Absy, M. L., A. M. Cleef, M. Fournier, L. Martin, M. Servant, A. Sfeddine, M. F. Ferreira da Silva, F. Soubies, K. Suguio, B. Turq y T. van der Hammen. 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60.000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *Comptes Rendus Academic Scientifique Paris* 313: 673-678.
- Albernaz, A. L., R. L. Pressey, L. R. F. Costa, M. P. Moreira, J. F. Ramos, P. A. Assunção y C. H. Franciscon. 2012. Tree species compositional change and conservation implications in the white-water flooded forests of the Brazilian Amazon. *Journal of Biogeography* 39: 869-883.
- Alexiades, M. N. y P. Shanley (Eds). 2004. Productos forestales, medios de subsistencia y conservación. Estudios de caso sobre sistemas de manejo de productos forestales no maderables. Volumen 3 - América Latina. CIFOR, Bogor, Indonesia. xv, 499 pp.
- Alcorn, J. B. 1981. Factors influencing botanical resource perception among the Huastec: Suggestions for future ethnobotanical inquiry. *Journal of Ethnobiology* 1 (2): 221-230.
- Assis, R. L. y F. Wittmann. 2011. Forest structure and tree species composition of the understorey of two central Amazonian varzea forests of contrasting flood heights. *Flora* 206: 251-260.
- Balick, M. 1979. Amazonian oil palms of promise: A survey. *Economic Botany* 33 (1): 11-28.
- Bates, D. M. 1988. Utilization pools: A framework for comparing and evaluating the economic importance of palms. *Advances in Economic Botany* 6: 56-64.
- Bennett, B. C. 1992. Plants and people of the Amazonian Rainforests. *BioScience* 42 (8): 599-607.
- Behling, H. y H. Hooghiemstra. 1998. Late Quaternary palaeoecology and palaeoclimatology from pollen records of the savannas of Llanos Orientales in Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 139: 251 - 267.
- Behling, H. y H. Hooghiemstra. 1999. Environmental history of the Colombian savannas of the Llanos Orientales since the Last Glacial Maximum from lake records El Piñal and Carimagua. *Journal of Paleolimnology* 21: 461- 476.
- Behling, H. y H. Hooghiemstra. 2000. Holocene Amazon rainforest-savanna dynamics and climatic implications: high-resolution pollen record Loma Linda in eastern Colombia. *Journal of Quaternary Science* 15: 687-695.
- Behling, H., J. C. Berrío y H. Hooghiemstra. 1999. Late Quaternary pollen records from the middle Caquetá river basin in central Colombian Amazonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145: 193 - 213.
- Benz, B. F., M. F. Santana, L. R. Pineda, E. J. Cevallos, H. L. Robles y L. D. Niz De. 1994. Characterization of mestizo plant use in The Sierra de Manatlán, Jalisco-Colima, México. *Journal of Ethnobiology* 14 (1): 23-41.
- Benz, B. F., E. J. Cevallos, M. F. Santana, A. J. Rosales, y M. S. de Graf. 2000. Losing knowledge about plant use in the Sierra de

## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

- Manatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Economic Botany* 54 (2): 183-191.
- Bernal, R. G. 1992. Colombian palm products. *En*: M. Plotkin, L. Famolare (Eds.) Sustainable harvest and marketing of rain forest products. Washington: Island Press. Conservation International. 325 pp.
  - Berrío, J. C. 2002. Lateglacial and Holocene vegetation and climatic change in lowland Colombia. Ph.D Thesis. University of Amsterdam. 240 pp.
  - Berrío, J. C., H. Hooghiemstra, H. Behling, P. Botero, y K. van der Borg. 2002. Late Quaternary savanna history of the Colombian Llanos Orientales from Lagunas Chenevo and Mozambique: a transect synthesis. *The Holocene* 12: 35-48.
  - Bispo, P. C., M. de M. Valeriano y J. R. Dos Santos. 2012. Effects of the geomorphometric characteristics of the local terrain on floristic composition in the central Brazilian Amazon. *Ecology* 37: 491-499.
  - 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.
  - Caniago, I. y S. F. Siebert. 1998. Medicinal plant ecology, knowledge and conservation in Kalimantan, Indonesia. *Economic Botany* 52 (3): 229-250.
  - Colinvaux, P. A. 1998. A new vicariance model for Amazonian endemics. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7 (2): 95-96.
  - 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.
  - Coomes, O. T. y G. J. Burt. 2001. Peasant charcoal production in the Peruvian Amazon: rainforest use and economic reliance. *Forest Ecology and Management* 140: 39-50.
  - Correa-Metrio, A., M. B. Bush, L. Pérez, A. Schwalb y K. R. Cabrera. 2011. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene* 21: 681-692.
  - De Boer, N. P., T. van der Hammen y T. A. Wymstra. 1965. A palynological study on the age of some Borehole samples from the Amazonas delta area, NW Brazil. *Geologie en Mijnbouw* 44e: 254-258.
  - 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* Mart. (Palmae). Généralisation au système respiratoire racinaire d'autres palmiers. *Biologie* 23: 3-22.
  - Freitas, L. 1996. Caracterización florística y estructural de cuatro comunidades boscosas de la llanura aluvial inundable en la zona de Jenaro Herrera Amazonia Peruana. Pp. 20-27. Documento técnico N° 21 Instituto de investigaciones de la Amazonia peruana. IIAP. Iquitos, Perú.
  - Galeano, G. 2000. Forest use at the Pacific Coast of Chocó, Colombia: A quantitative approach. *Economic Botany* 54 (3): 358-376.
  - Gentry, A. 1990. Floristic similarities and differences between southern Central America and upper and central Amazonia. Pp. 141-157. *En*: Gentry, A. H. (Ed.). Four neotropical rain forests. Yale University Press, New Haven.
  - González-B., V. 1987. Los morichales de los llanos orientales, un enfoque ecológico. Ediciones Corpoven. Caracas. 56 pp.
  - González-B., V. 2011. Los bosques del Delta del Orinoco. *BioLlania Edición Especial* 10: 197-240.
  - Hart, T. B., J. A. Hart y P. G. Murphy. 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *American Naturalist* 133: 613-633.
  - Holm, J. A., C. J. Millar 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.
  - Hooghiemstra, H., V. M. Wijnninga y A. Cleef. 2006. The paleobotanical record of Colombia: Implications for biogeography and biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 297-324.
  - Hoorn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern



A. Guzmán

- Amazonia: Results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 105: 267-309.
- Hoorn, C. 1994. Miocene palynostratigraphy and paleoenvironments of northwestern Amazonia: Evidence for marine incursions and the influence of Andean tectonics. Ph.D Thesis. University of Amsterdam. 156 pp.
  - Hoorn, C., F. P. Wesselingh, H. ter Steege, M. A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. San Martín, A. Sánchez-Meseguer, C. L. Anderson, J. P. Figueredo, C. Jaramillo, D. Riff, F. R. Negri, H. Hooghiemstra, J. Lundberg, T. Sandler, T. Sarkin y A. Antonelli. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution and biodiversity. *Science* 330: 927 - 931.
  - Izko, X., y D. Burneo. 2003. Herramientas para la valoración y manejo forestal sostenible de los bosques sudamericanos. UICN-Sur. Imprenta Mariscal, Ecuador. 171 pp.
  - Jiménez, E. M., F. H. Moreno, M. Peñuela, S. Patiño y J. Lloyd. 2009. Fine root dynamics for forests on contrasting soils in the Colombian Amazon. *Biogeosciences* 6: 2809-2827.
  - Johns, T., J. O. Kokwaro y E. K. Kimanani. 1990. Herbal remedies of the Luo of Siaya District, Kenya: Establishing quantitative criteria for consensus. *Economic Botany* 44: 369-381.
  - Kalliola, R., M. Puhakka, J. Salo, H. Tuomisto y K. Ruokolainen. 1991. The dynamics, distribution and classification of swamp vegetation in Peruvian Amazonia. *Annales Botanici Fennici* 28: 225-239.
  - Kvist, L. P., M. K. Andersen, J. Stagegaard, M. Hesselsùe y C. Llapapasca. 2001. Extraction from woody forest plants in flood plain communities in Amazonian Peru: use, choice, evaluation and conservation status of resources. *Forest Ecology and Management* 150: 147-174.
  - Ladio, A. H. y M. Lozada. 2003. Comparison of wild edible plant diversity and foraging strategies in two aboriginal communities of northwestern Patagonia. *Biodiversity and Conservation* 12: 937-951.
  - Lüttge, U. 2008. Capítulo 3. Pp. 60-65. Tropical Forests I. Physiognomy and Functional Structure. *En: Physiological Ecology of Tropical Plants*.
  - Mahli, Y., J. T. Roberts, R. A. Betts, T. J. Killeen, W. Li y C. A. Nobre. 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319: 169-172.
  - Marín-Corba, C., D. Cárdenas-López y S. Suárez-Suárez. 2005. Utilidad del valor de uso en etnobotánica. Estudio en el departamento de Putumayo (Colombia). *Caldasia* 27 (1): 89-101.
  - Milliken, W. 1997. Traditional anti-malarial medicine in Roraima, Brazil. *Economic Botany* 51 (3): 212-237.
  - Milliken, W. y B. Albert. 1996. The use of medicinal plants by the Yanomami Indians of Brazil. *Economic Botany* 50 (1): 10-25.
  - Milliken, W. y B. Albert 1997. The use of medicinal plants by the Yanomami Indians of Brazil, Part II. *Economic Botany* 51 (3): 264-278.
  - Müller, J., 1959. Palynology of recent Orinoco delta and shelf sediments. *Micropalaeontology* 5: 1-32.
  - Muller, J. 1970. Palynological evidence on early differentiation of angiosperms. *Biological Reviews* 45: 417-450.
  - Mutchnick, P.A. y B. C. McCarthy. 1997. An ethnobotanical analysis of the tree species common to the subtropical moist forests of the Petén, Guatemala. *Economic Botany* 51 (2): 158-183.
  - Oliveira, W. A., M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart y P. Parolin. 2007. Patterns of structure and seedling diversity along a flooding and successional gradient in Amazonian floodplain forests. *Pesquisas Botânica* 58: 119-138.
  - Padoch, C. 1988. Aguaje (*Mauritia flexuosa*) in the Economy of Iquitos, Peru. *Advances in Economic Botany* 6: 214-224.
  - Paniagua-Zambrana, N., A. Byg, J. C. Svenning, M. Moraes, C. Grandez, y H. Balslev. 2007. Diversity of palm uses in the western Amazon. *Biodiversity and Conservation* 16: 2771-2787.
  - Paz y Miño, C. G., H. Balslev y R. Valencia. 1995. Useful lianas of the Siona-Secoya Indians from amazonian Ecuador. *Economic Botany* 49: 269-275.



## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

- Peters, C. M., M. J. Balick, F. Kahn y A. B. Anderson. 1989. Oligarchic forests of economic plants in Amazonia: Utilization and conservation of an important tropical resource. *Conservation Biology* 3: 341-349.
- Phillips, O. 1993. The potential for harvesting fruits in tropical rainforests: new data from Amazonian Peru. *Biodiversity and Conservation* 2: 18-38.
- Phillips, O. y A. H. Gentry. 1993 a. The useful plants of Tambopata, Perú: I. Statistical hypotheses test with a new quantitative technique. *Economic Botany* 47 (1): 15-32.
- Phillips, O., y A. H. Gentry. 1993 b. The useful plants of Tambopata, Perú: II. Additional hypothesis testing in quantitative ethnobotany. *Economic Botany* 47 (1): 33-43.
- Phillips, O., A. H. Gentry, C. Reynel, P. Wilkin y C. Gálvez-Durand. 1994. Quantitative ethnobotany and Amazonian conservation. *Conservation Biology* 8 (1): 225-248.
- Pinedo-Vásquez, M., D. Zarin, P. Jipp, y J. Chota-Inuma. 1990. Use-values of tree species in a communal forest reserve in Northeast Perú. *Conservation Biology* 4 (4): 405-416.
- Pires, J. T. y G. T. Prance. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. Pp: 109-145. En: G. T. Prance y T. E. Lovejoy (Eds.) Amazonia. Key Environment Series, Pergamon Press, Oxford, England.
- Pitman, N. C. A., J. W. Terborh, M. R. Silman, V. P. Núñez, D. A. Neill, C. E. Cerón, W. A. Palacios y M. Aulestia. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian tierra firme forest. *Ecology* 82 (8): 2101-2117.
- Poff, N. L. 2002. Ecological response to and management of increased flooding caused by climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 360: 1497-1510.
- Prance, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31 (1): 26-38.
- Revilla, J. D. 1990. Aspectos florísticos e Estruturais da floresta Inundável (Várzea) do Baixo Solomoes, Amazonas-Brasil. Tesis Doctoral. Instituto Nacional de pesquisas Da Amazonia-Inpa. Fundação Universidade do Amazonas. 151 pp.
- Rull, V. 1996. Late Pleistocene and Holocene climates of Venezuela. *Quaternary International* 31: 85-94.
- Rull, V. 1998. Biogeographical and evolutionary considerations of *Mauritia* (Arecaceae), based on palynological evidence. *Review of Palaeobotany and Palynology* 100: 109-122.
- Rull, V. 2004. Biogeografía histórica de las Tierras Altas de Guayana y origen de la biodiversidad neotropical. *Orsis* 19: 37-48.
- Sánchez, M. y P. Miraña. 1991. Utilización de la vegetación arbórea en el Medio Caqueotá: 1. El árbol dentro de las unidades de la tierra, un recurso para la Comunidad Miraña. *Colombia Amazónica* 5: 69-98.
- Sánchez, M., J. F. Duivenvoorden, A. Duque, P. Miraña y J. Cavelier. 2005. A stem-based ethnobotanical quantification of potential rain forest use by mirañas in NW Amazonia. *Ethnobotany Research and Applications* 3: 215-230.
- Shackleton, S. E., C. M. Shackleton, T. R. Netshiluvhi, B. S. Geach, A. Balance y D. H. K. Fairbanks. 2002. Use patterns and value of savanna resources in three rural villages in South Africa. *Economic Botany* 56 (2): 130-146.
- Sioli, H. 1975. River Ecology. *Whitton Ecology Studies* 2: 461-468.
- Stagegaard, J., M. Sørensen y L. P. Kvist. 2002. Estimations of the importance of plant resources extracted by inhabitants of the Peruvian Amazon flood plains. *Systematics* 5: 103-122.
- Stepp, J. R. y D. E. Moerman. 2001. The importance of weeds in ethnopharmacology. *Journal of Ethnopharmacology* 75: 19-23.
- Strudwick, J. y L. G. Sobel. 1988. Uses of *Euterpe oleracea* Mart. in the Amazon estuary, Brazil. *Advances in Economic Botany* 6: 225-253.
- Ter Steege, H., D. Sabatier, H. Castellanos, T. Van Andel, J. Duivenvoorden, A. De Oliveira, R. Ek, R. Lilwah, P. Maas, y S. Mori. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 16: 801-828.



A. Guzmán

- Trujillo, G. J. M., M. M. A. Torres y C. E. Santana. 2011. La palma de moriche (*Mauritia flexuosa* L.f.) un ecosistema estratégico. *Orinoquia* 15 (1): 62-70.
- Urrego, L. E. 1987. Estudio preliminar de la fenología de la canangucha (*Mauritia flexuosa* L.f.). *Colombia Amazonica* 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 y M. Sánchez. 1997. Apuntes a la utilización y productividad potencial de la biodiversidad de los bosques inundables del medio Caquetá. Pp. 257-271. En: Urrego, L. E (Ed.). Los bosques inundables en el Medio Caquetá: caracterización y sucesión. Serie estudios en la Amazonia colombiana, Fundación Tropenbos Colombia Volumen XIV.
- van der Hammen, T. 1957. Climatic periodicity and evolution of South American Maestrichtian and Tertiary floras. *Boletín Geológico* 5 (2): 49-91.
- van der Hammen, T., J. Duivenvoorden, H. Lips, L..E. Urrego y N. Espejo. 1991. El Cuaternario tardío del área del medio Caquetá (Amazonia Colombiana). *Colombia Amazonica* 5: 63 -90.
- Vásquez, R. y A. H. Gentry. 1989. Use and misuse of forest-harvested fruits in the Iquitos area. *Conservation Biology* 3 (4): 350-361.
- Vélez, M. I., M. Wille, H. Hooghiemstra y S. Metcalfe. 2005. Integrated diatom-pollen based Holocene environmental reconstruction of lake Las Margaritas, eastern savannas of Colombia. *The Holocene* 15: 1184-1198.
- Vormisto, J. 1992. Palms as rainforest resources: how evenly are they distributed in Peruvian Amazonia?. *Biodiversity and Conservation* 11: 1025-1045.
- Wijninja, V. M. 1996. Paleobotany and palynology of neogene sediments from the high plain of Bogotá. Ph.D Thesis. University of Amsterdam. 370 pp.
- Wittmann, F. y W. J. Junk. 2003. Sampling communities in Amazonian white-water forests. *Journal of Biogeography* 30: 1533-1544.
- Wittmann, F., W. J. Junk y M. T. F. Piedade. 2004. The várzea forests in Amazonia: Flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest Ecology and Management* 196: 199-212.
- Wittmann, F. y P. Parolin. 2005. Above-ground roots in Amazonian floodplain Trees. *Biotropica* 37 (4): 609-619.
- 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: 1334-1347.

## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

**Anexo 1.** Listado de familias y especies presentes en los bosques de cananguchal del medio Caquetá, con sus respectivos usos por parte de las etnias Miraña y Huitoto. Las abreviaturas de las categorías son las mismas utilizadas a lo largo del texto (Ah= alimentación humana, Aa= alimentación para animales de caza y pesca, C= materiales para construcción, Cp= utensilios y herramientas de caza y pesca, D= utensilios de uso doméstico, M= medicinales, Cu= culturales y O= otros).

Familia	Especie	Usos	Nº indiv
Anacardiaceae	<i>Camposperma gummiferum</i> (Benth) Marchand	Aa, C.	6
	<i>Tapirira guianensis</i> Aublet	Ah, Aa, C, Cp, Cu.	16
Annonaceae	<i>Bocageopsis multiflora</i> (Martius) R.E. Fries	C.	1
	<i>Guatteria atabapensis</i> Aristeg. ex D.M.Johnson & N.A.Murray	C, D.	3
	<i>Guatteria decurrens</i> R.E. Fries	C, D, M.	2
	<i>Guatteria insculpta</i> R.E. Fries	C.	2
	<i>Guatteria kuhlmannii</i> R.E. Fries	Aa, C.	11
	<i>Oxandra polyantha</i> R.E. Fries	Aa, C, Cp.	582
	<i>Pseudoxandra leiophylla</i> (Diels) R.E. Fries	Aa, C, Cp.	5
	<i>Unonopsis floribunda</i> Diels	C.	5
	<i>Unonopsis guatterioides</i> (A.DC.) R.E. Fries	Aa, C, D.	2
	<i>Unonopsis mathewsii</i> (Benth) R. E. Fries	Aa, C, D.	4
	<i>Xylopia calophylla</i> R.E. Fries	C.	14
	<i>Xylopia nervosa</i> (R.E. Fries) Maas	C, D.	9
	<i>Xylopia spruceana</i> Benth. ex Spruce	C, D.	9
Apocynaceae	<i>Aspidosperma excelsum</i> Benth	C, D.	11
	<i>Aspidosperma</i> MS3230	C, D.	2
	<i>Aspidosperma</i> sp.	M.	6
	<i>Couma catinae</i> Ducke	Ah, Aa.	3
	<i>Couma utilis</i> (Martius) Muell.Arg.	Aa, Cp.	2
	<i>Himatanthus tarapotensis</i> (K.Schum. ex Markgr.) Plumel		4
	<i>Malouetia tamaquarina</i> (Aublet) A.DC.	Ah.	6
	<i>Parahancornia oblonga</i> (Benth. ex Muell.Arg.) Monachino	Ah.	2
Aquifoliaceae	<i>Ilex guayusa</i> Loesener		1
Arecaceae	<i>Euterpe precatoria</i> Martius	Ah, C.	79
	<i>Manicaria saccifera</i> Gaertner	Ah, C.	7
	<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.	Ah, Aa, C, Cu	147
	<i>Mauritiella aculeata</i> (Kunth) Barret	C.	1
Arecaceae	<i>Oenocarpus bataua</i> Martius	Ah, C, Cu.	9
Bignoniaceae	<i>Tabebuia insignis</i> (Miquel) Sandwith var. <i>monophylla</i> Sandwith	Cp, D.	63



A. Guzmán

**Anexo 1.** Continuación.

Familia	Especie	Usos	N° indiv
Burseraceae	<i>Protium</i> MS982		2
Calophyllaceae	<i>Calophyllum longifolium</i> Kunth	C.	5
	<i>Caraipa grandifolia</i> Martius	Aa.	5
	<i>Caraipa punctulata</i> Ducke	Aa.	3
Caryocaraceae- Chrysobalanaceae	<i>Caryocar glabrum</i> (Aublet) Persoon	Ah, Cp.	2
	<i>Caryocar gracile</i> Wittmack	Ah, Cp.	1
	<i>Couepia elata</i> Ducke		1
	<i>Licania harlingii</i> Prance	D.	1
	<i>Licania longistyla</i> (Hooker f.) Fritsch	D.	1
	<i>Licania octandra</i> (Hoff. ex Roem & Schult.) Kuntze	D.	1
	<i>Licania parviflora</i> Benth.	D.	5
	<i>Licania triandra</i> Mart. ex Hook.f.	Ah, D.	1
	<i>Parinari klugii</i> Prance	Ah, D.	9
	<i>Parinari parilis</i> J.F. Macbride	Ah	2
	<i>Parinari rodolphii</i> Huber		2
<i>Licania hypoleuca</i> Bentham	D.	1	
Clusiaceae	<i>Chrysochlamys membranacea</i> Planchon & Triana		1
	<i>Clusia spathulifolia</i> Engler		35
	<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	O.	37
	<i>Tovomita schomburgkii</i> Planchon & Triana		1
Combretaceae	<i>Buchenavia macrophylla</i> Spruce ex Eichler	Ah, C.	8
	<i>Buchenavia parvifolia</i> Ducke	C.	5
	<i>Buchenavia tetraphylla</i> (Aublet) R.A. Howard	C.	1
	<i>Buchenavia viridiflora</i> Ducke	C.	2
	<i>Buchenavia</i> MS6219	Ah.	1
	<i>Buchenavia</i> sp	C.	15
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea laxiflora</i> Spruce ex Bentham		1
	<i>Sloanea grandiflora</i> Smith		1
	<i>Sloanea</i> MS6990		1
Euphorbiaceae	<i>Conceveiba guianensis</i> Aublet		2
	<i>Conceveiba martiana</i> Baillon	Cu.	3
	<i>Croton bilocularis</i> Murillo		1
Euphorbiaceae	<i>Croton cuneatus</i> Klotzsch	Cu.	2
	<i>Hevea guianensis</i> Aublet	Ah, Aa, O.	5
	<i>Hevea nitida</i> Muell.Arg.	Aa, O.	5
	<i>Hevea pauciflora</i> (Spruce ex Bentham) Muell.Arg.	Ah, Aa, D, O.	4
	<i>Micrandra siphonioides</i> Bentham	Ah, Aa, C.	<b>74</b>
	<i>Alchornea schomburgkii</i> Klotzsch	Aa.	1

## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

## Anexo 1. Continuación.

Familia	Especie	Usos	N° indiv
Fabaceae	<i>Brownea longipedicelata</i> Huber		1
	<i>Cynometra marginata</i> Bentham	Ah.	20
	<i>Diploptropis martiusii</i> Bentham	Ah, Aa, M.	11
	<i>Diploptropis</i> MS3034		1
	<i>Inga acreana</i> Harms		1
	<i>Inga brachyrhachis</i> Harms	Ah	11
	<i>Inga brachystachys</i> (Ducke) Ducke	Ah.	3
	<i>Inga marginata</i> Willdenow		1
	<i>Inga umbellifera</i> (Vahl) Stendl.	Ah.	2
	<i>Inga</i> MS1189	Ah.	3
	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Cu.	3
	<i>Macrobium acaciifolium</i> (Bentham) Bentham	Aa, Cu.	4
	<i>Macrobium limbatum</i> Spruce ex Bentham		19
	<i>Macrobium multijugum</i> (DC.) Bentham		2
	<i>Macrobium</i> sp.	Aa.	4
	<i>Parkia panurensis</i> Bentham & Hopkins		3
	<i>Peltogyne altissima</i> Ducke	Aa, M.	2
	<i>Peltogyne venosa</i> (Vahl) Bentham	Ah.	1
	<i>Pithecellobium cauliflorum</i> (Willdenow) Martius		6
	<i>Pterocarpus amazonum</i> (Benth.) Amsh.	Ah.	1
	<i>Pterocarpus</i> sp.	Ah.	1
	<i>Swartzia argentea</i> Spruce ex Benth.		5
	<i>Swartzia laurifolia</i> Bentham		4
	<i>Swartzia</i> MS6228		1
	<i>Swartzia</i> MS977		1
	<i>Swartzia</i> MS992		1
<i>Tachigali chrysophylla</i> (Poepp) Zarucchi & Herad		5	
<i>Tachigali colombiana</i> Dwyer	C.	2	
Fabaceae	<i>Tachigali formicarum</i> Harms	C.	1
	<i>Taralea oppositifolia</i> Aubl.		7
	<i>Vatairea guianensis</i> Aublet	C, Cu, O.	20
	<i>Zygia inaequalis</i> (Willd.) Pittier		12
Fabaceae	<i>Sacoglottis guianensis</i> Bentham	C.	2
	<i>Sacoglottis ceratocarpa</i> Ducke	C.	19
	<i>Vantanea</i> MS3304	Aa.	4
Hypericaceae	<i>Vismia macrophylla</i> H.B.K.	M, Cu.	2



A. Guzmán

**Anexo 1.** Continuación.

Familia	Especie	Usos	N° indiv
Lauraceae	<i>Endlicheria</i> MS6908	C.	1
	<i>Ocotea neblinae</i> C.K. Allen	C, O.	4
Lecythidaceae	<i>Couratari oligantha</i> A.C. Smith	Cp, D.	24
	<i>Eschweilera coriaceae</i> (A.DC.) S.A. Mori	D.	1
	<i>Eschweilera itayensis</i> R. Knuth	D, M.	2
	<i>Eschweilera</i> MS1208	D.	3
Linaceae	<i>Roucheria calophylla</i> Planchon		3
Malvaceae	<i>Catostemma commune</i> Sandwith	Ah, C, O.	2
	<i>Eriotheca</i> MS6204	Cp.	2
	<i>Lueheopsis schultesii</i> Cuatrecasas	Ah, Aa, C.	3
	<i>Mollia lepidota</i> Spruce ex Bentham		1
	<i>Pachira nitida</i> H.B.K.	Ah, Cp.	26
	<i>Sterculia aerisperma</i> Cuatrecasas	Aa.	4
	<i>Sterculia rugosa</i> R. Br.		1
	<i>Theobroma grandiflorum</i> (Willd. ex Spreng.) Schum	Ah.	2
Melastomataceae	<i>Henriettea stellaris</i> Berg ex Triana		6
	<i>Miconia appendiculata</i> Triana		2
	<i>Mouriri</i> 7034	D.	1
	<i>Miconia splendens</i> (Swartz) Grisebach		1
Meliaceae	<i>Carapa guianensis</i> Aublet	C.	2
	<i>Trichilia obovata</i> W. Palacios	C, Cu.	9
	<i>Trichilia</i> MS2932	Cu.	1
Moraceae	<i>Brosimum utile</i> (H.B.K.) Pittier	Ah, C, Cu.	9
	<i>Ficus insipida</i> Willd.	M, Cu.	8
	<i>Ficus piresiana</i> Vazquez Avila et Berg	Cu.	11
	<i>Ficus</i> MS6193		1
	<i>Ficus</i> MS6224		1
	<i>Ficus</i> MS6264		2
	<i>Maquira coriacea</i> (Karst.) Berg	Ah, Aa.	3
Myristicaceae	<i>Virola elongata</i> (Bentham) Warburg	Ah, Aa, C, Cu.	24
	<i>Virola pavonis</i> (A.DC.) A.C. Smith	Ah, Aa, C.	7
	<i>Virola surinamensis</i> (Rolander) Warburg	Aa, M.	43
Myrtaceae	<i>Eugenia chrysophyllum</i> Poirlet	Ah.	1
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> MS1219	Ah.	1
	<i>Plinia</i> MS1187	Ah.	1
Ochnaceae	<i>Ouratea chiribiquetensis</i> Sastre		5
	<i>Ouratea pendula</i> (P & E) Engl.		1

## PALEOECOLOGÍA, ECOLOGÍA Y ETNOBOTÁNICA

## Anexo 1. Continuación.

Familia	Especie	Usos	N° indiv
Picrodendraceae	<i>Podocalyx loranthoides</i> Klotzsch		1
Polygonaceae	<i>Triplaris americana</i> L.	M.	1
	<i>Triplaris weigeltiana</i> (Rchb.) Kuntze	M.	25
Proteaceae	<i>Panopsis rubescens</i> (Pohl) Pittier		2
Rubiaceae	<i>Duroia bolivarensis</i> Steyermark		2
	<i>Duroia micrantha</i> (Ladbrook) Zarucchi & Kirkbride		1
	<i>Platycarpum duckei</i> Steyermark		3
	<i>Platycarpum orinocense</i> H & B	C.	11
	<i>Simira</i> sp.	M.	1
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	Ah, Aa, O.	2
	<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	Ah, C.	4
	<i>Pouteria cuspidata</i> (A. de Candolle) Baehni	Ah, C.	4
	<i>Pouteria hispida</i> Eyma	Ah.	1
	<i>Pouteria rostrata</i> (Huber) Baehni		1
Simaroubaceae	<i>Simaba polyphylla</i> (Cavalcante) W. Thomas	C.	1
Urticaceae	<i>Cecropia latiloba</i> Miq.		2
Vochysiaceae	<i>Qualea acuminata</i> Spruce ex Warming	Ah, C.	9
	<i>Qualea ingens</i> Warming	C.	28
	<i>Vochysia</i> MS6230	Aa, C.	5
			1772



# 13. Manejo actual de *Mauritia flexuosa* para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana

Carolina Isaza, Gloria Galeano y Rodrigo Bernal

## Resumen

Los frutos de *Mauritia flexuosa* (canangucho, canangucha, cananguche o aguaje) constituyen un recurso alimenticio muy importante para los pobladores amazónicos y su cosecha representa un potencial de desarrollo para la cuenca amazónica. Con el fin de documentar en los años 2011-2012 el comercio del fruto, el manejo de la especie para la cosecha de frutos, la productividad y la estructura poblacional en el municipio de Leticia donde se desarrolla la actividad económica más importante relacionada con el fruto en el Trapecio Amazónico, se realizaron entrevistas semi-estructuradas tanto en Leticia como en la comunidad Ticuna de San Martín de Amacayacu, y se establecieron parcelas para la toma de datos biológicos de las palmas. Los resultados indican que en la región del Trapecio Amazónico la cosecha de los frutos de *M. flexuosa* se ha realizado tradicionalmente para autoconsumo, que en San Martín de Amacayacu se estimó en 2,5-5 ton anuales, mientras la demanda comercial en Leticia ha aumentado a 201-435 ton/año, lo que representa ganancias

económicas nada despreciables y empleo para varios cientos de personas en la región. Aunque en Leticia los productos de canangucho son todavía poco elaborados y su comercio es muy pequeño en comparación con otras ciudades amazónicas, hay un potencial grandísimo de crecimiento para el mercado. Alrededor de San Martín se estimó la densidad promedio en 74 palmas adultas/ha, que corresponde a cananguchales mixtos. La mayor cosecha se da entre mayo y agosto y se estimó una producción promedio de 1339 frutos/palma, que equivalieron en promedio a 71 kg/palma/año y 1,46 ton/ha (antes provenientes de 19-23 palmas hembra/ha). La especie contribuye a la seguridad alimentaria y tiene potencial para aumentar el comercio en la región. Sin embargo, en la zona predomina el método de cosecha destructivo, y se talan las palmas hembra para cosechar los frutos, lo cual puede llevar a la degradación de los palmares como ya ha sucedido en las áreas más cercanas a Leticia, donde la presión por el comercio ha sido mayor. Se estimó que para cubrir la demanda en la ciudad de Leticia en el año 2012, empleando la práctica destructiva,



## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

se derribaron 464-1.015 palmas hembra/mes, durante los cerca de seis meses al año que duró la cosecha. Los impactos de esta práctica ya se evidencian en el menor número de hembras en los palmares. Así, los métodos de cosecha son un obstáculo de primer orden para la conservación de la especie y para potenciar la productividad y escalarla a nivel comercial. Se sugiere aprender de los errores y aciertos ocurridos en la ciudad peruana de Iquitos, el mayor centro de comercialización de aguaje en la Amazonia, donde se están recuperando los palmares con la implementación de técnicas de ascenso a las palmas y otras prácticas de manejo, incluyendo la promoción de la especie en cultivo y en sistemas agroforestales. Es urgente el compromiso de las comunidades y del gobierno nacional para implementar y masificar el uso de técnicas de ascenso a las palmas y erradicar de manera definitiva la práctica de tala de hembras para la cosecha de frutos.

### Introducción

El canangucho, cananguche, canangucha o aguaje como se conoce a *Mauritia flexuosa* en el sur de la Amazonia colombiana, es una especie clave en el paisaje amazónico y un recurso de enorme versatilidad que ha sido empleado por los pobladores de esta región desde tiempos precolombinos (Morcote y Bernal 2001). Esta estrecha relación de los pueblos con la palma, ha llamado la atención de diferentes investigadores en cuyos trabajos se mencionan los frutos de *M. flexuosa* como un recurso importante para diferentes grupos étnicos, debido a sus excepcionales propiedades alimenticias -es la fuente conocida, más rica en vitamina A según Pacheco (2005)-, a su abundante disponibilidad y a su protagonismo en diversas expresiones culturales (Wallace 1853, Spruce 1908 Lévi-Strauss 1952,

Wilbert 1969, Vickers 1976, Schultes 1977, Padoch 1988, Kahn *et al.* 1993, Ruiz-Murrieta y Levistre-Ruiz 1993, Ponce *et al.* 1996, Hiraoka 1999, Delgado *et al.* 2007, Manzi y Coomes 2009, Galeano y Bernal 2010, Hada 2010, González-B. y Rial 2011, Macía *et al.* 2011). Actualmente, los frutos de canangucho son un recurso fundamental en la alimentación de muchos pueblos indígenas amazónicos, y aunque “invisible” para los mercados masivos, constituyen una fuente de ingresos económicos sustancial para diversos grupos que habitan el Amazonas, cuya demanda y consecuente extracción se ha incrementado en los últimos 24 años (Padoch 1988, Ramírez 1998, Rojas *et al.* 2001a, García y Pinto 2002, Gilmore *et al.* 2013). La oportunidad de aprovechar los frutos del canangucho es grande, ya que de acuerdo a lo señalado en el Capítulo 4, los palmares de *M. flexuosa* dominan el paisaje cubriendo grandes extensiones en ciertas áreas del Amazonas y la Orinoquia de Colombia (González-B. y Rial 2013).

Otro incentivo para el aprovechamiento de los frutos radica en que la cosecha se puede realizar utilizando métodos no destructivos, a diferencia de otros recursos derivados de palmas como el palmito, lo cual permitiría la permanencia de las poblaciones y el suministro constante del producto (Bernal *et al.* 2011). Desafortunadamente, en el sur de la Amazonia colombiana, predomina actualmente la cosecha destructiva, que consiste en la tala de las hembras para conseguir los racimos de frutos (Isaza obs. pers.). Este comportamiento también se ha observado en toda la cuenca amazónica y corresponde a una visión de la selva como terreno baldío, improductivo e inagotable (Padoch 1988, Dove 2006, Gilmore *et al.* 2013). Aunque actualmente la especie no se considera



F. Castro-Lima

amenazada según los parámetros de la UICN (Galeano y Bernal 2005), varios trabajos han señalado poblaciones en declive a causa de la cosecha destructiva, especialmente en áreas cercanas a poblados, generándose el ambiente propicio para el desarrollo de una economía de auge y quiebra, agotando el recurso y desplazando el mercado (Bernal *et al.* 2011).

El mercado más dinámico para los frutos de *M. flexuosa* en Colombia se encuentra en la ciudad de Leticia, lugar de encuentro regional para el comercio e intercambio de saberes tradicionales entre las diferentes etnias que habitan el sur de la Amazonia colombiana. El mercado de los frutos se abastece de los bosques cercanos a su zona de influencia, actividad extractiva que carece de regulación y que por lo tanto plantea un reto para su uso sostenible si se realiza a mayores escalas (Ortiz 1994, Pulido y Cavelier 2001). Para afrontar este reto, es necesario conocer aspectos básicos de su manejo, ecología y comercio, los cuales brindan elementos para el desarrollo de alternativas de manejo y conservación de las poblaciones, la integración del conocimiento tradicional asociado a su uso y el acceso a mercados más grandes.

En este estudio se documentan las prácticas de manejo, la estructura a nivel poblacional y la productividad y mercadeo de los frutos de *M. flexuosa* en el sur de la Amazonia colombiana. Se analiza la sostenibilidad de su manejo con miras a identificar los potenciales efectos y perspectivas de la extracción comercial de frutos sobre el mantenimiento de las poblaciones cosechadas. Esta información permite establecer tendencias en la relación oferta y demanda de los frutos e identificar prácticas de manejo sostenibles que permitan la cosecha de frutos y su promoción en mercados masivos.

## Material y métodos

### Área de estudio

La investigación se llevó a cabo en el municipio de Leticia, departamento de Amazonas, Colombia (Figura 1). Desde enero de 2011 hasta junio de 2012 se estudiaron dos localidades. La primera en la comunidad indígena Tikuna de San Martín de Amacayacu a los 03°46'39" S-70°18'09" O, a 100 m s.n.m., con una temperatura promedio de 26°C (mínima de 25°C en junio y máxima de 26,3°C en octubre) y una precipitación promedio anual de 2.174 mm (mínima de 127,4 mm en julio y máxima de 367 en abril), de régimen anual bimodal (IDEAM 2011). La comunidad hace parte de la zona de amortiguación del Parque Nacional Natural Amacayacu y del resguardo indígena Ticoya, zona de jurisdicción especial, con un área 135.846 ha. Su población la conforman 467 personas agrupadas en 84 familias, quienes se desempeñan principalmente en labores de agricultura, caza, pesca y recolección de productos forestales maderables y no maderables. Según los registros arqueológicos hallados en el área (Morcote y Bernal 2001, Morcote 2005), los Tikuna son moradores y conocedores ancestrales del territorio, toda vez que la ocupación del Trapecio Amazónico (entre los ríos Amazonas y Putumayo) por esta etnia, data al menos desde el 880 D.P.

La segunda localidad es Leticia, capital del departamento del Amazonas, ubicada a 04° 09' S - 70° 03' O y 82 m s.n.m., en un punto fronterizo con Brasil y Perú. Según cifras del DANE de 2005 (<http://www.dane.gov.co>) es la ciudad amazónica más poblada de Colombia, con alrededor de 68.000 personas en su casco urbano y 9.300 más en el área rural, agrupando al 50% de la población del departamen-

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS



**Figura 1.** Ubicación geográfica de los sitios de estudio: San Martín de Amacayacu y Leticia, departamento de Amazonas, Colombia.

to. Debido a su importancia geográfica y social, su comercio regional es muy activo y tiene como centro de acción al río Amazonas. Allí se comercian productos del bosque provenientes de diversos puntos del Amazonas, abarcando las áreas de influencia de Iquitos (Perú) y Manaus (Brasil). Las principales actividades económicas del municipio de Leticia son la pesca, la agricultura, la explotación maderera, el turismo y la comercialización de productos del bosque.

En la localidad de San Martín de Amacayacu se estudió el manejo de la especie para la cosecha de frutos, la productividad y la estructura poblacional. En Leticia se regis-

traron aspectos relacionados con la comercialización de los frutos y sus productos.

### Entrevistas

Para conocer los aspectos de manejo se llevaron a cabo entrevistas semi-estructuradas a 12 cosechadores, en las que se indagó sobre el ciclo productivo, las áreas de distribución y cosecha, la percepción de abundancia del recurso, las expresiones culturales ligadas al uso y algunos aspectos de su comercialización. Así mismo, se desarrollaron sesiones de observación con tres cosechadores y sus familias (una sesión con cada uno), para registrar detalles de cosecha y preparación de productos derivados de los frutos.



F. Castro-Lima

### Estructura poblacional y productividad

Para estudiar la estructura de la población y la productividad por unidad de área se estableció un muestreo aleatorio estratificado en bosques donde la especie es dominante y cosechada tradicionalmente. Se ubicaron cuatro parcelas de 40 x 100 m (1,6 ha en total), cada una dividida en cuatro subparcelas de 20 x 50 m para facilitar la toma y manejo de los datos. Se censaron todos los individuos de la especie en las parcelas y se les asignó una clase de tamaño de acuerdo a su estado de desarrollo (plántula, juvenil, subadulto y adulto) (Tabla 1). Las clases de tamaño fueron asignadas con base en el tamaño (longitud del tallo), la aparición de características morfológicas (tallo aéreo, estructuras reproductivas) y medidas morfométricas (número de segmentos o divisiones de la hoja), de cada uno de los individuos. En los adultos también se registró el sexo, número de estructuras reproductivas y fenofase. Adicionalmente, se contaron los individuos talados dentro de las áreas de muestreo como un estimativo de cosecha.

Las plántulas se censaron en cuatro subparcelas anidadas de 5 x 20 m, elegidas al azar, una por cada sub-parcela.

Con el fin de estimar la productividad del recurso, se midió la producción de frutos de 10 individuos, durante dos períodos de máxima fructificación (2011 y 2012), definida como la época en que por lo menos el 50% de los individuos presentan frutos simultáneamente. Los individuos elegidos debían presentar frutos maduros y con ninguno o pocos frutos caídos en la base del tallo; de cada uno se muestreó únicamente un racimo. Para cada individuo se registró: 1) la fecha de cosecha, 2) el número de estructuras reproductivas, 3) el número de frutos de una infrutescencia y 4) el peso de los frutos de una infrutescencia. Los valores de producción de frutos obtenidos en los muestreos de productividad individual se extrapolaron al número de individuos que presentaron racimos con frutos en las áreas de muestreo de estructura poblacional, asignando los valores respectivos en cada período de medición (2011 y 2012). De esta forma se obtuvo

**Tabla 1.** Definición de las clases de tamaño de la población de *Mauritia flexuosa*. \*Número de segmentos en la mitad derecha de la lámina más joven.

Clase	Número de segmentos *	Longitud del tallo (m)	Aparición estructuras
Plántula	≤ 7	-	-
Juvenil 1	8 a 30	-	-
Juvenil 2	≥31	-	-
Subadulto 1	-	≤ 4	Tallo
Subadulto 2	-	≥ 4,1	
Adulto 1	-	≤ 18	Inflorescencia
Adulto 2	-	18,1 - 21	
Adulto 3	-	≥ 21,1	

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

información sobre la productividad por unidad de área y de la población en dos períodos de fructificación, así como una estimación de la oferta potencial del recurso en el territorio estudiado.

En Leticia se aplicaron entrevistas estructuradas a 15 comercializadores de frutos ubicados en diferentes puntos de la ciudad (plaza de mercado, calle de las frutas y puntos de venta en los barrios), para conocer los productos y volúmenes comercializados, las épocas de venta, los precios, el origen del recurso, el procesamiento de los productos y la cadena de mercado de los frutos y productos de *M. flexuosa*.

### Resultados

#### Cosecha de los frutos

La cosecha de los frutos se realiza en los individuos que tengan mayor número de racimos (preferiblemente más de cuatro racimos) y con frutos sanos y carnosos (Figura 2a). Los Tikuna de San Martín de Amacayacu distinguen un tipo especial de fruto, llamado *Dauri*, que se reconoce por su gran tamaño (comparado con otros frutos), forma ovalada, escamas rojas, mesocarpio dulce, carnoso y de color naranja (Figura 2b), el cual concuerda con la descripción en otros estudios de la variedad llamada *Shambo* en Perú (Padoch 1988, Rojas *et al* 2001a, Delgado *et al.* 2007), la cual es también reconocida, por sus características más no por el nombre, por otras

etnias o grupos del Trapecio Amazónico. Es usual que primero se prueben los frutos caídos para evitar la cosecha de aquellas palmas que tengan frutos poco carnosos, inmaduros, o que se presente lo que localmente se denomina como “verrugas”, que son agallas duras y blancas que se localizan en el endocarpio y que producen sabor ácido y consistencia grumosa en el mesocarpio (Bohórquez 1972). Estas agallas, llamadas en Perú “piojos del agujaje” pueden afectar a todos los frutos de un racimo y son producidas según Vásquez *et al.* (2008), por larvas de moscas de la subfamilia Cecidomyiidea, probablemente del género *Clinodiplosis*, las cuales aparentemente no dañan la viabilidad de la semilla pero sí disminuyen la calidad de los frutos. Para la comercialización, se cosechan solo los frutos sanos, ligeramente verdes, es decir cuando tienen color rojo oscuro y su consistencia es aún dura, y usualmente se empacan en bultos de 50 kg (Figura 2c y d). Si su destino es el autoconsumo se cosechan maduros, cuando los frutos tienen color vino tinto y las escamas se empiezan a desprender al contacto. En este caso los frutos se preparan inmediatamente después de cosechados para evitar la fermentación del mesocarpio.

La cosecha se realiza usualmente talando los individuos seleccionados con hacha o eventualmente con un machete; este método se considera seguro, fácil y rápido (Figura 2e). Algunas personas reportan

**Figura 2.** A) Palma de canangucho ideal para cosechar por la abundancia de racimos y de frutos en buen estado; B) fruto tipo *Dauri*, reconocido como el de mejor calidad por los Tikuna de San Martín de Amacayacu, Leticia, Colombia; C) frutos recién cosechados, todavía inmaduros, listos para ser empacados y comercializados; D) selección y empaque de los frutos en bultos para transportarlos a los poblados para su comercialización; E) palma de canangucho recién talada con hacha para cosechar sus frutos. Fotos: C. Isaza.



F. Castro-Lima



A.



B.



C.



D.



E.

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

que si los individuos no son muy altos (< de 8 m de altura) elaboran rampas a partir de troncos de la vegetación circundante para alcanzar los racimos y cortarlos directamente. Sin embargo, la mayoría de la gente en la comunidad no sabe cosechar escalando, de modo que esta técnica de cosecha alternativa y no destructiva es la menos común.

De cada palma se cosecha en promedio 71 kg de frutos (36-106, n= 66). Durante una jornada de cosecha se talan, para autoconsumo, 1-2 palmas, que equivalen en promedio a 71-142 kg. Si el objetivo es la comercialización, se cosechan de 2-6 palmas, de las que resultan 142-426 kg. La cosecha de los frutos toma unos 60 minutos entre talar una palma, desprender los frutos de los racimos y empacarlos; esta tarea la realizan usualmente entre tres y cinco personas, generalmente del núcleo familiar. En cada temporada de cosecha, aproximadamente 35 de las 84 familias de la comunidad de San Martín de Amacayacu cosechan frutos, y de esas, ocho familias lo hacen con fines comerciales. En los alrededores del poblado la fructificación de *M. flexuosa* es anual y ocurre entre los meses de mayo y agosto. Durante esta época se cosecha una vez para autoconsumo, con un estimado de 35 a 70 palmas en cada temporada (lo que equivale a 2,5-5 ton de frutos). Cuando los frutos van a ser comercializados se realizan entre una y tres jornadas de cosecha, en las que se talan entre 40 y 180 palmas, y se cosechan 2,8-12,8 ton de frutos, dependiendo del precio, la necesidad de percibir ingresos económicos adicionales y de los pedidos que realicen los comercializadores de los frutos. En resumen, de acuerdo a la información suministrada en la zona de Amacayacu, para surtir la demanda del mercado y de los hogares, se cosecharon anualmente (entre

2011-2012) entre 5,3 y 17,8 toneladas de frutos y se derribaron entre 75 y 250 palmas hembra de *M. flexuosa*.

De acuerdo a la clasificación de Goulding y Smith (2007), las formaciones de *M. flexuosa* habitan predominantemente los pantanos en toda la cuenca amazónica y son llamados comúnmente en Colombia *aguajales* o *cananguchales*. También ocurren en la cuenca del Orinoco en donde se conocen como morichales (González-B. y Rial 2011, 2013, Capítulo 4). En San Martín de Amacayacu se observa dominancia de estos palmares (Figura 3), aunque también hay individuos dispersos, en bosques de planicies estacionalmente inundables. De acuerdo con los entrevistados de esta comunidad el recurso es abundante en todo el resguardo, hay varias zonas de *cananguchales* conectadas entre sí y paralelas a la margen derecha del río Amacayacu, y no se percibe disminución poblacional causada por la extracción. Sin embargo, durante el trabajo de campo se observaron varios individuos adultos talados al borde del río y en las áreas de muestreo. La cosecha para el autoconsumo es más frecuente en áreas cerca de chagras y en las riberas de los ríos y quebradas, mientras que las zonas preferidas para cosechar los frutos para comercialización son los sitios conocidos como Valencia, ubicado a 2,5 km de la comunidad, Agua Roja (a 3,4 km) y el camino a Puerto Nariño (a 2-8 km), que tienen cananguchales más densos. El desplazamiento toma entre media hora y tres horas a pie desde el poblado hasta el punto de cosecha. Se requieren de tres a cinco personas para esta labor, que incluye, además de la derribada de las palmas y el empaque de los frutos, la cargada de los bultos a través de terrenos pantanosos hasta la comunidad o la orilla del río, desde donde se transporta por el río, en



F. Castro-Lima



**Figura 3.** Interior del bosque cerca a San Martín de Amacayacu, donde predomina el canangucho, mostrando varios individuos juveniles y un tallo adulto (al fondo a la derecha). Fotos: C. Isaza.

peque-peque o canoa con motor, hasta la vivienda o al punto de venta.

### Procesamiento

El mesocarpio o pulpa es la parte comestible del fruto y el uso más habitual en el Trapecio Amazónico es el consumo directo del fruto maduro fresco (Figuras 4a y b). Sin embargo, con la pulpa (Figura 4c) también se prepara jugo (conocido con el nombre de aguajina) (Figura 4d), helados (Figura 4e), puriche (aguajina congelada), postres y aceite. La preparación consiste en dejar al aire libre los frutos todavía inmaduros en el bulto en el que se cosecharon o en una canasta plástica, durante uno a cuatro días, dependiendo de que tan duros estén los frutos. Cuando ya están maduros, se dejan ablandando durante

unas horas hasta un día, en un recipiente con agua bajo el sol, práctica que se conoce como “maduración” y que se observa frecuentemente en los puestos de mercado donde se ofrece el fruto (Figura 4f). Sin embargo, si se requieren los frutos maduros de inmediato, se dejan remojando en agua tibia por una a dos horas, luego de lo cual se consumen o se empacan en bolsas para su venta. Cuando se trata de obtener la masa, una vez pasado el proceso de maduración, se dejan secar los frutos al sol durante un día para lograr que la pulpa se ablande y se puedan remover las escamas fácilmente; los frutos se deben secar para evitar el contacto de la pulpa con el agua del remojo ya que el agua acelera el proceso de oxidación y fermentación. Una vez los frutos están blandos se retiran las es-



## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

camas (el exocarpio) (Figura 4g) y se raspa el mesocarpio con una cuchara o cuchillo; la masa resultante se empaca en bolsas de plástico transparente para su comercialización (Figuras 4h y 4i). Para elaborar la agüajina o los helados se siguen los mismos pasos que para extraer la masa, pero al final ésta se mezcla con agua y azúcar al gusto, se cierne y se envasa. Los frutos en bolsa y la masa se pueden conservar hasta dos días sin congelar, y hasta cinco días si se congela la masa o los productos derivados. Los frutos no se refrigeran porque pierden su frescura y consistencia. En San Martín de Amacayacu pocos hogares cuentan con una nevera, por lo que el consumo de los frutos es casi inmediato después del proceso de maduración. La masa también se mezcla con harina de yuca o fariña, para elaborar un potaje, llamado *Chibé*, que alternativamente se prepara con la pulpa

de los frutos de asaí (*Euterpe precatoria* Mart.) y se consume como desayuno o refrigerio. Usualmente, cuando se está en el bosque se recolectan unos cuantos frutos maduros caídos, y se consumen sin preparación previa, removiendo únicamente las escamas con las yemas de los dedos o con un cuchillo para consumir la pulpa a manera de tentempié muy nutritivo, ideal en las largas jornadas de trabajo.

## Prácticas agroforestales

No se evidenció ni se tuvo noticia de ninguna práctica de manejo agroforestal en las poblaciones silvestres. Por lo general, la especie no es cultivada de manera activa por los integrantes de la comunidad, porque se considera abundante en el bosque y se regenera espontáneamente cerca de plantas madre en áreas intervenidas, tolerando perfectamente la exposición directa



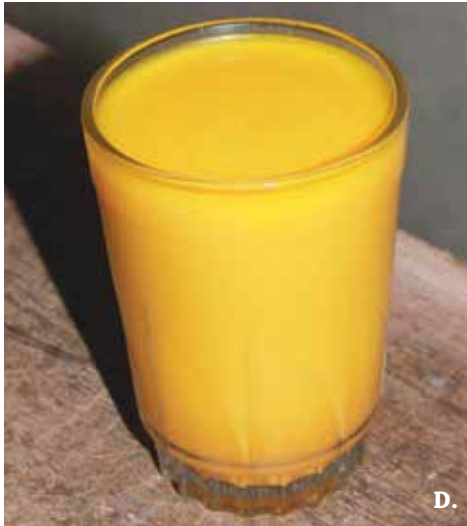
**Figura 4.** A) frutos de canangucho en venta en el mercado de Leticia; B) frutos de canangucho pelados y listos para el consumo; C) pulpa o masa de canangucho, empacada para su venta; D) jugo (agüajina) de canangucho; E) helado (paleta) de canangucho; F) frutos de canangucho en el mercado, terminando su proceso de maduración, próximos a su comercialización;



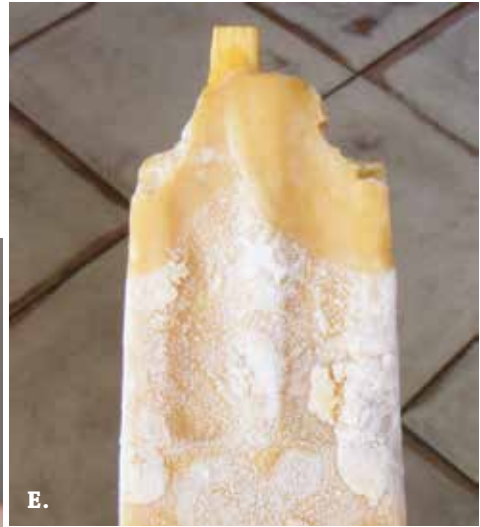


F. Castro-Lima

G) proceso de pelado (retirada de escamas) del fruto de canangucho; H) empacada de pulpa (masa) de canangucho en bolsa para su comercialización; I) bolsas de pulpa (masa) de canangucho dispuestas para su venta en el mercado de Leticia. Fotos: G. Galeno y C. Isaza.



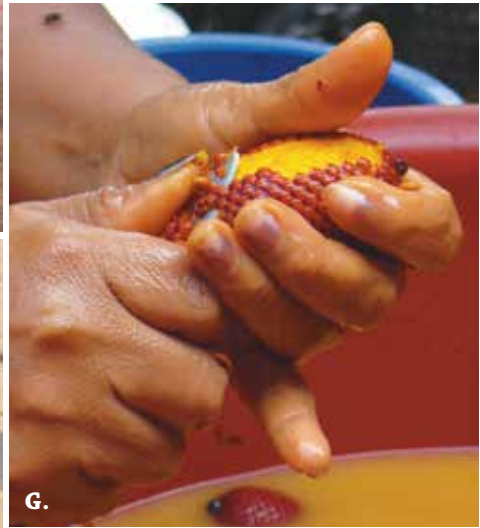
D.



E.



F.



G.



H.



I.

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

al sol. Sin embargo, se tiene la costumbre de arrojar a las chagras y solares las semillas de los frutos ya consumidos, dejando crecer algunos de los individuos hasta alcanzar la madurez (Figura 5). El 50% de los entrevistados manifestó que han sembrado las semillas o trasplantado las plántulas en la chagra o en el solar, escogiendo material de propagación de palmas productoras de la variedad *Dauri*. Cuando las semillas son sembradas a libre exposición, el tiempo de germinación tarda entre 2 y 6 meses. Sin embargo, cuando germinan en zonas de menor iluminación, como en el sotobosque, se pueden tardar entre 8 y 12 meses (Isaza datos sin publicar). La mayoría de las personas que manifestaron haber sembrado semillas de *M. flexuosa* también anotaron que el porcentaje de germinación era muy bajo y que después

del primer año la mayoría de las plántulas que lograban germinar o eran transplantadas, morían y sólo quedaban pocos individuos. En concordancia con esta información, nuestros datos de dos años obtenidos en las parcelas de medición en el bosque, nos permitieron estimar una supervivencia del 4% en la fase de plántulas. El cuidado de los individuos sembrados o promovidos es poco y consiste en desherbar alrededor de las plantas elegidas para cosechar a futuro. Las palmas hembra se dejan creciendo y se cosechan usando el método de la rampa, pues según la gente de la comunidad es usual que estas palmas cultivadas fructifiquen a una altura menor ( $\pm 5$  m) y en un tiempo más corto, entre 10 a 15 años, en comparación con aquellos que crecen en el bosque, que fructifican a mayor altura ( $\pm 14$  m), después de 30 a



**Figura 5.** Palma de canangucho creciendo en una chagra en San Martín de Amacayacu, Amazonas, Colombia, junto con plátano, otros frutales y maderables. Foto: C. Isaza.



F. Castro-Lima

40 años (Isaza datos sin publicar). Los machos, por el contrario, son talados en la mayoría de los casos. De acuerdo con los entrevistados, la tala de hembras en chagras o solares se pospone hasta que alcanzan alturas de más de 15 m, cuando la cosecha de los racimos se hace muy difícil aún escalando árboles vecinos. Las palmas sembradas pertenecen a la familia que los sembró y cuidó durante su crecimiento, y ellos tienen el privilegio de cosechar estos individuos cuando fructifican. No obstante, es posible que otra persona de la comunidad pueda aprovechar el recurso con el permiso previo de los dueños. Alrededor de toda la comunidad, en los jardines, solares y chagras, se encuentran individuos en diferentes estadios que son cuidados por el conjunto de la comunidad, a través de *mingas* o jornadas de trabajo voluntario de servicio comunitario; en estas jornadas se deshierba y limpia la vegetación que adorna y sirve al poblado y a sus habitantes. En áreas de uso común como rastrojos y bosques, no hay pertenencia individual o familiar de las palmas, de manera que pueden ser cosechadas libremente por cualquier miembro de la comunidad, sin veda o restricción alguna. A pesar de la carencia de límites de extracción, varias personas expresaron que se cosecha justo lo que se consume o vende, porque de otro modo se desperdician tanto el trabajo como los recursos para su futuro.

### **Estructura poblacional y productividad**

En las áreas de muestreo de San Martín de Amacayacu - bosques con dominancia de *M. flexuosa*, - se encontró una densidad promedio de 2.736 individuos/ha, de los cuales 74 fueron adultos y de estos, 28 hembras. Es decir, que la proporción de machos a hembras en la población fue cer-

cana a 2:1 ( $\chi^2 = 19.657$ ,  $gl = 4$ ,  $p = 0,0005$ ). La intervención del bosque muestreado es media y se confirma con la evidencia de cosecha de cuatro individuos talados recientemente (menos de dos años), en las cuatro parcelas muestreadas (1, 6 ha), indicando una cosecha del recurso disponible menor del 15%.

La estructura de la población se analizó de acuerdo a los parámetros de definición de clases de edad que se muestran en la tabla 1, pues se observó que estas características definen diferentes etapas de desarrollo y proporcionan información sobre el crecimiento de los individuos y la población.

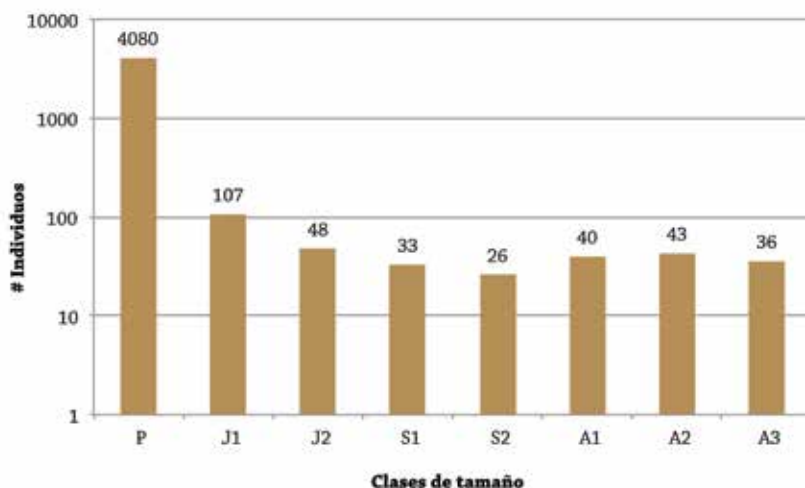
No hubo diferencias estadísticamente significativas en el número de individuos en cada clase de tamaño entre parcelas ( $H = 4,185$ ;  $p = 0,2421$ , Tabla 2), por esta razón los individuos en las áreas muestreadas se trataron como una población homogénea. La población de *M. flexuosa* presenta una estructura cercana al tipo III con muchas plántulas y una larga permanencia de los individuos como adultos, que es un indicio de actividad de regeneración continua y futura (Figura 6).

La estructura mostró pocos individuos en las clases de tamaño subadultos (Tabla 2), lo cual se puede explicar porque los individuos experimentan un crecimiento acelerado, a una tasa promedio de 1 m por año, en esta etapa. Una vez que alcanzan la madurez reproductiva, el crecimiento disminuye, en promedio, a 8 cm de tallo por cada hoja producida (Isaza datos sin publicar). En el período observado las plántulas tuvieron la mayor tasa de mortalidad. En promedio, la tasa de reclutamiento de plántulas fue de 1,8% y la probabilidad de supervivencia de las plántulas es de cerca de cuatro. Sin embargo,

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

**Tabla 2.** Número de individuos de *Mauritia flexuosa* en cada área de muestreo de parcelas (0,4 ha) y en el área total en la comunidad de San Martín de Amacayacu, Amazonas (área total: 1,6 ha). \* Número de pinnas en la mitad derecha de la lámina más joven.

Parámetro	Clase	Parcela				Total	Hembras	Machos
		1	2	3	4			
≥ 7 segmentos	P	1040	1720	1020	300	4080		
8 a 30 segmentos	J1	30	29	40	8	107		
Sin tallo y hoja ≥ 31 segmentos	J2	9	14	24	1	48		
Tallo ≤ 4 m	S1	13	11	8	1	32		
Tallo ≥ 4.1 m	S2	9	11	2	4	27		
Tallo ≤ 18 m	A1	11	10	7	12	40	14	26
Tallo 18.1 - 21 m	A2	9	8	12	14	43	17	26
Tallo ≥ 21.1	A3	6	7	20	3	36	11	26
	Total	1121	1803	1133	340	4377	42	78



**Figura 6.** Distribución de los individuos en las clases de tamaño de la población de *Mauritia flexuosa*, en la comunidad de San Martín de Amacayacu, Amazonas.



F. Castro-Lima

una vez los individuos desarrollan un tallo aéreo tienen casi 100% de probabilidad de sobrevivir a la etapa adulta.

Con base en el estudio demográfico se estima que en las condiciones de los bosques muestreados, cerca a San Martín de Amacayacu, un individuo puede alcanzar la madurez sexual en 30 a 40 años (Isaza datos sin publicar). Los individuos fértiles censados tuvieron, en promedio, un diámetro de 36 cm y una altura del fuste de 18,6 m ( $\pm 3,16$ ), dimensión en la que se calcula está el rango de plenitud reproductiva de la población, debido a que en el rango de altura de 17 a 18 m el 100% de los individuos alcanzaron la madurez sexual. El ciclo reproductivo de la especie en el área de estudio duró entre 11 y 12 meses, inicián-

do con la etapa de yema que se extiende un mes, hasta la floración que dura también un mes (Figura 7), la cual se observó que ocurrió en los meses de septiembre a octubre, posteriormente los frutos inmaduros se desarrollaron en un período de seis meses. Una vez que los frutos alcanzaron su tamaño final, duraron dos o tres meses madurando, y permanecieron en esa condición hasta un mes, entre junio a agosto. Se observó una sincronía reproductiva poblacional en la que el 85% y el 68% de las hembras presentaron frutos maduros en 2011 y 2012, respectivamente. A pesar de esta concordancia en la población, a nivel de los individuos hubo asincronía en la reproducción, de tal forma que un individuo puede producir frutos varios años seguidos, producirlos en años alternos o



**Figura 7.** Flores femeninas de canangucho en antesis. Foto: C. Isaza.

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

no producirlos durante varios períodos seguidos. Un individuo en una temporada de fructificación produjo en promedio 1339 frutos ( $\pm 636,4$   $n= 66$ ), con un peso total de 71 kg ( $\pm 35$   $n= 66$ ). El número promedio de racimos con fruto por palma fue de 3,26 (rango de 1 a 6 racimos). Con estos datos, la productividad promedio anual en la población de *Mauritia* en San Martín de Amacayacu se calculó en 1,45 ton/ha, proveniente de 19 a 23 palmas por hectárea que se estimó se encontrarían fértiles en la misma época (Tabla 3).

**Comercialización**

La ciudad de Leticia es el mercado nacional más grande de frutos de *M. flexuosa*, seguido de lejos por el mercado de Puerto Nariño, perteneciente también al municipio de Leticia, ubicado a 87 km por vía fluvial al occidente de la cabecera municipal. En otras áreas de Colombia donde se distribuye la especie, aún no se ha desarrollado este mercado y los frutos son cosechados principalmente para satisfacer el autoconsumo de familias indígenas.

**Tabla 3.** Productividad de frutos de *Mauritia flexuosa* en dos períodos de fructificación, en bosques de San Martín de Amacayacu, Amazonas ( $n = 10$ ).

Año de medición	Número frutos/racimo <sup>1</sup>	Peso (kg)/racimo <sup>1</sup>	Número racimos/individuo <sup>1</sup>	Producción (ton)/ ha <sup>2</sup>	Número individuos fértiles en cada época (1,6 ha) <sup>2</sup>
2011	392,3 $\pm$ 110,90	19,7 $\pm$ 7,71	3,22 $\pm$ 1,66	1,42	37
2012	432,9 $\pm$ 141,6	24,2 $\pm$ 7,97	3,3 $\pm$ 1,77	1,49	30

Las áreas de mayor cosecha para el mercado de Leticia se encuentran en los bosques aledaños a la carretera en construcción entre Leticia y Tarapacá (2-6 horas de viaje a pie y luego en carro o moto) y en las cercanías del río Amazonas en Colombia (3-10 horas a pie y embarcación o peque-peque), Perú y Brasil. Sin embargo, en épocas de escasez en la zona, se registró canangucho proveniente de la ciudad de Iquitos (Perú) (2 días por barco). Según información de los habitantes de las comunidades asentadas sobre la carretera a Tarapacá, se ha observado una disminución notable en el número de individuos cosechables (1 hembra/ha) y ahora es necesario caminar mayores distancias (3-4 horas) para llegar a los bosques de canangucho, cuando an-

teriormente estaban mucho más cerca (30 minutos o menos). Los cosechadores ofrecen los frutos en el puerto de Leticia, que es el principal punto de comercialización de frutos al por mayor. Allí, los compradores, que por lo general son los vendedores finales del producto, les compran los bultos de frutos verdes (maduros pero aún de consistencia dura). Algunos comerciantes compran los frutos a cosechadores fijos y se acuerdan pedidos por anticipado, con el fin de evitar la competencia de precios en el puerto, disminuir el precio de compra y tener un suministro constante del producto.

La venta de frutos de *M. flexuosa* es un evento estacional y responde a la cosecha anual de frutos, que en el Trapecio Amazo-

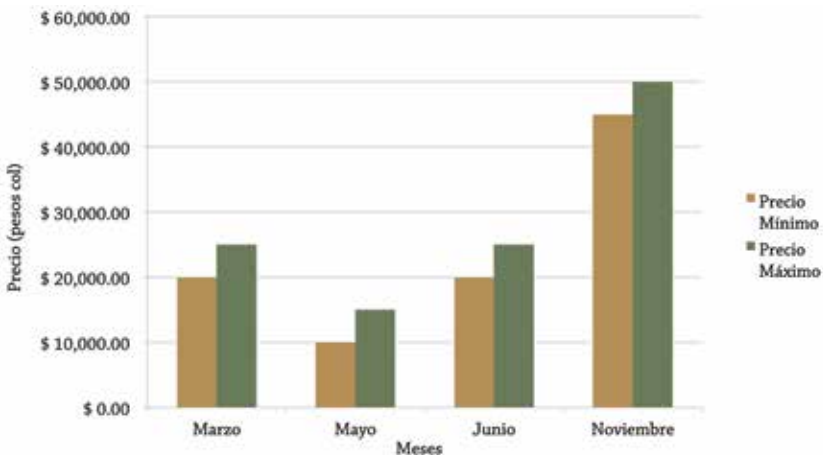


F. Castro-Lima

nico ocurre durante los meses de marzo a agosto, pero tiene su pico de producción de mayo a junio. Son estos ritmos de producción los que determinan el volumen y los precios de los productos comercializados (Figura 8). La cantidad de frutos comprada por un comerciante se acuerda en una negociación con el cosechador de acuerdo a la oferta; es decir, en época de plena cosecha (mayo) el precio de un bulto de 50 kg puede ser de COP 10.000, mientras que en periodos de escasez (noviembre-diciembre) se pagan hasta COP 50.000 pesos por un bulto, ya que no proviene de la región, sino de sitios tan lejanos como Iquitos, Perú. Por otro lado, aquellos bultos con frutos que presenten imperfecciones (verrugas, por ejemplo) se venden por tan solo COP 5.000-10.000. Los frutos con defectos y aquellos demasiado maduros, que no se venden frescos, se usan para obtener masa, mientras que los frutos de buena calidad se venden como frutos frescos. El fruto tipo *Dauri* no es reconocido por otras

etnias con ese nombre, pero los frutos que tienen características que definen esta variedad sí se reconocen y son preferidos por los consumidores para su consumo como frutos frescos. El precio de los productos al por menor (bolsa de frutos frescos, aguajina o jugo del mesocarpio, helado y puriche o jugo congelado), no es tan variable como el de los bultos. Sin embargo, la estrategia utilizada para sortear las diferencias de precios de la materia prima, es reducir las cantidades en cada producto e incrementar el precio (Tabla 4). De esta forma, cuando hay cosecha, una bolsa de frutos frescos contiene 15 frutos, pero en época de escasez contiene apenas ocho y su precio se incrementa en COP 1000.

Durante los meses de marzo, mayo y junio de 2012 se registraron en la zona comercial de Leticia diez puestos de venta de frutas y hortalizas en los que se ofertaron frutos y productos de *M. flexuosa*. Además de estos puntos diferentes, en barrios de



**Figura 8.** Variación mensual de precios de bulto de frutos (50 kg) de *Mauritia flexuosa* en el mercado de Leticia.



## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

**Tabla 4.** Productos de los frutos de *Mauritia flexuosa* comercializados en Leticia durante el 2012.

Producto	Presentación	Cantidad-peso	Rango de precios (COP)
Frutos inmaduros	Bulto	50 kg	10.000-50.000
Frutos frescos	Bolsa	1 kg	1.000-2.000
Masa	Bolsa	1,5 kg	2.000-4.000
Jugo (aguajina)	Botella	1 l	3.000 - 5.000
	Vaso	200 ml	700-1.000
Puriche	Bolsa	250 ml	\$500
Helado	Paleta	1 unidad	\$500

la ciudad, se observaron 15 casetas temporales y diez vendedores ambulantes (la mayoría de estos sólo vende los fines de semana en la carretera a Tarapacá), quienes venden principalmente los frutos frescos y la aguajina. Los comerciantes que tienen puestos fijos en la zona comercial y los de las casetas temporales, compran los bultos de frutos directamente a los cosechadores en el puerto. No obstante, los vendedores ambulantes son cosechadores también. En estos puntos de venta usualmente trabajan dos personas de la misma familia que se encargan de la compra de la materia prima o de su cosecha, del procesamiento y de la venta. La mayoría de estos comerciantes son mujeres (66%). En síntesis, en Leticia, aproximadamente 123 personas pertenecientes a 30 familias obtienen su ingreso de esta actividad, vendiendo varios productos de *M. flexuosa* y frutos de otras especies, dedicándose a esta labor todo el año o gran parte de él.

Se ofrecen cinco productos derivados del fruto, además de los frutos inmaduros, pero los más comercializados son la bolsa

de frutos frescos de 1 kg y la bolsa de pulpa o masa (mesocarpio) de 1,5 kg (Figura 9).

La aguajina se envasa en botellas plásticas de un litro o en vasos plásticos de 200 ml, mientras el puriche se empaca en bolsas de 250 ml (Tabla 4). La venta de un día varía entre 20 y 60 bolsas de frutos frescos y 15 y 35 bolsas de masa, lo que equivale a revender un bulto en el lapso de 1,5-4 días para frutos y entre 0,5-1,5 días para masa. El rendimiento que se obtiene de un bulto de *M. flexuosa* es de unas 70 bolsas (cada una con un contenido de aproximadamente 15 frutos), o de 26 bolsas de masa de un kilo, generándose una ganancia bruta de COP 70.000 a 140.000 por bulto de frutos y de COP 52.000 a 104.000 pesos por las bolsas de masa, dependiendo de la época. Sin embargo, debido a la estacionalidad en la producción de frutos el ingreso neto varía. En tiempo de cosecha la utilidad o ganancia neta es de COP 40.000 y COP 50.000 pesos por bulto vendido para masa y frutos, respectivamente; por fuera del tiempo de cosecha esa ganancia puede ser de COP 100.000/bulto, pero esta cifra es



F. Castro-Lima



**Figura 9.** Bolsas de frutos frescos y de pulpa (masa) comunes en el mercado de Leticia.  
Foto: C. Isaza.

variable y depende de la llegada de frutos desde localidades remotas donde los frutos están en cosecha. Por otro lado, el ingreso para el cosechador en una temporada, por ejemplo desplazándose desde San Martín de Amacayacu, puede oscilar entre COP 60.000 y 260.000, cuando la oferta es alta y el precio es bajo, mientras que cuando la oferta es baja, puede ganar entre COP 160.000 y COP 560.000 por la comercialización de 5 a 15 bultos en una sola venta.

En cada puesto de frutos (mayoristas y temporales) se adquirió mensualmente 1,3-2,9 ton de frutos de *M. flexuosa* durante los seis meses de cosecha de las regiones cercanas a Leticia. Según estos cálculos y el comportamiento observado del mercado durante seis meses (marzo-agosto de 2012), incluyendo los datos de ventas mensuales de vendedores, se estimó que en Leticia se comercializaron 33,6-72,5 ton de frutos de *M. flexuosa* cada mes y

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

201,5-435 ton anuales (teniendo en cuenta solo los seis meses de cosecha regional). La venta de frutos entonces se valoró entre COP 43,5 y 94,3 millones de pesos mensuales (asumiendo un valor promedio de comercio de COP 65.000 por bulto). Si bien esta cifra no se equipara con los valores de frutales comerciales, constituye una fuente importante de ingreso económico para cosechadores y vendedores del canangucho que también comercian con otros productos forestales no maderables (PFNM), actividad de la cual perciben ganancias económicas, que emplea a más de 130 personas en Leticia y a cientos de otras provenientes de diferentes localidades del Trapecio Amazónico de las que no se tiene un número estimado.

### Otros usos locales

Aunque el uso del fruto del aguaje como alimento es el predominante en la Amazonia colombiana, en la comunidad Tikuna de San Martín de Amacayacu se registraron otros usos importantes: tradicionalmente. Del canangucho se usa el tallo para la cría de larvas de mojojoy (*Rynchophorus palmarum*), las cuales se consideran un manjar y cuya cosecha se hace simultáneamente con la de los frutos. Para esta labor se selecciona un individuo con abundantes racimos de frutos verdes, al cual se le hace un corte en el tallo de tal manera que se exponga la parte interna, para facilitar la infestación de este coleóptero; dos meses después, se tala para cosechar, tanto los frutos ya maduros, como las larvas que están creciendo en el tallo. Por otro lado, los Tikuna y otras etnias emplean los peciolas de *Mauritia* para fabricar persianas o cerramientos temporales en las viviendas; con la lámina se elaboran “maletas de la selva” o capillejos usados

para cargar los frutos cosechados o los animales atrapados en una faena de caza. Antiguamente el tallo era utilizado para hacer el piso de la casa, pero esta práctica está en desuso y ahora prefieren la madera de cedro (*Cedrela odorata*) o lagartocaspi (*Calophyllum brasiliense*).

En la cultura Tikuna existen historias de tradición oral que reflejan la importancia de esta especie en su cultura. Estos relatos incluyen el mito sobre la creación de los cananguchales, de cómo el canangucho (*Teema* en lengua Tikuna) se volvió la “madre del bosque” hogar de la boa y refugio de animales del bosque y seres mitológicos. Entre los Tikuna los peciolas son utilizados para elaborar el cuarto o *Turi* (en Tikuna) de las mujeres durante la menarquía y por la cual se realiza el ritual de la *pelazón*. Durante este ritual la niña es encerrada en el *Turi* y aislada por varios meses, durante los cuales perfecciona la tejeduría de la chambira (*Astrocaryum chambira*); el ritual culmina con una fiesta en la que se brindan bebidas y alimentos a toda la comunidad. Así mismo, durante el festejo se remueve parte de la cabellera de la homenajeadada y se realizan bailes tradicionales. Para estos bailes se elaboran trajes, llamados *micos*; cuya falda o *Champa* se teje a partir de las fibras del cogollo de *Mauritia*, mientras las máscaras se elaboran con *yanchama* (fibra que se obtiene de cinco especies diferentes de moráceas).

### Discusión

#### Uso actual y potencial

Sin lugar a dudas, *Mauritia flexuosa* es parte importante del acervo de recursos del bosque que utilizan las comunidades indígenas del Trapecio Amazónico (Tikunas, Uitotos, Yaguas, Cocamas, Yukunas



F. Castro-Lima

y Bora, entre otros), a tal punto que hace parte integral de su cultura material y espiritual (Urrego 1987, Galeano y Bernal 2010), y en esta parte de la Amazonia, los frutos son su recurso más apreciado. Las formas de uso de la especie en la Amazonia colombiana son similares a las documentadas en Perú (Padoch 1988, del Castillo *et al.* 2006) y difieren de las registradas en Brasil, donde la especie es usada principalmente como fuente de fibra para usos tecnológicos y artesanales, afín a los usos observados en la Orinoquia colombiana (Hiraoka 1999, Torres-Mora *et al.* 2011), y de los registrados en Venezuela, donde los Warao emplean la médula de tallo como fuente de almidón (Heinen y Ruddle 1974). A pesar de las diferencias en la preferencia de uso, en toda la zona de distribución de la especie los frutos son un componente fundamental en la seguridad alimentaria de los pueblos aborígenes (Ruíz-Murrieta y Levistre-Ruíz 1993), basada en la rotación de recursos según su disponibilidad en épocas de cosecha. La importancia del fruto se manifiesta en la frecuencia y cantidad de la cosecha para fines de autoconsumo, tema en el cual no hay información suficiente, pues las investigaciones que abordan el consumo del fruto de *M. flexuosa* se centran principalmente en su comercio y los ingresos que éste representa (Rojas *et al.* 2001a). Con base en los resultados de este estudio, se estima que, más allá de cualquier prospecto comercial, cerca de las 50 comunidades de esta región del sur de la Amazonia colombiana, cosechan para su autoconsumo un estimado de 125 a 250 toneladas anuales de frutos, asumiendo que las características demográficas y los patrones de consumo entre las comunidades son similares a las observadas en San Martín de Amacayacu, donde se cosechan 2,5-5 toneladas anuales de frutos para autoconsumo.

No es de extrañar la preferencia por este alimento por parte de los pobladores amazónicos, si se considera que los Uitoto en Colombia llaman a la época de fructificación de *M. flexuosa* “temporada de dantas gordas”, debido al aporte nutricional que brindan los frutos a los humanos y también a la fauna, especialmente a grandes mamíferos y aves (Goulding y Smith 2007). Según estudios de composición nutricional, los frutos del canangucho tienen alto contenido de grasa, específicamente de ácidos oleicos y palmíticos, de proteínas, fibras, vitamina A y calcio (Pacheco 2005, Darnet *et al.* 2011). Tradicionalmente, en la región del Trapecio Amazónico la cosecha de los frutos de *M. flexuosa* se ha realizado para abastecer el autoconsumo, pero debido a la rápida expansión de la zona urbana de Leticia, los niveles de demanda comercial han aumentado, pasando de 3,3 ton/mes en 1995 (Pulido y Cavelier 2001) a 33-72 ton/mes, para un total en 2012 de 201-435 ton/año, que involucran ganancias económicas nada despreciables y empleo para varios cientos de personas en la región. Es de esperar que la demanda continúe creciendo a medida que el producto sea más conocido, como sucedió en Iquitos, donde el comercio de frutos de aguaje es extremadamente importante en la economía, como lo muestra la cifra de 148,8 ton mensuales de demanda en el año 2012 (Gilmore *et al.* 2013). En esta ciudad amazónica y en otras áreas de la Amazonia peruana y brasileña se ha ampliado el número de productos desarrollados a partir de la pulpa, que cada vez es más popular, de tal forma que se elaboran mermeladas, jugos envasados, paletas, helados y aceites para la industria alimenticia y cosmética, los cuales alcanzan los mercados nacionales (França *et al.* 1999, Rojas *et al.* 2001b, del Castillo *et al.* 2006, Silva *et al.* 2009, Mejía e Hidalgo com. pers). Esta

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

situación contrasta con la de Leticia, donde los frutos se consumen habitualmente frescos o en jugo, se procesan de forma básica y artesanal y no son exportados a otras regiones del país. En Leticia se podría replicar la experiencia de Iquitos para incluir otros productos derivados de la pulpa dentro del repertorio gastronómico nacional, abriendo un mercado interesante para este excepcional recurso. Con todo, se requieren otros estudios que permitan incorporar procesos o conservantes naturales para extender el tiempo en el que se puede emplear la pulpa (García y Reátegui 2002), un gran limitante para su consumo durante todo el año, ya que como lo reportan Rojas *et al.* (2001b) y los vendedores en Leticia, sólo se puede mantener la pulpa congelada por cinco días sin que se deterioren sus cualidades.

### Productividad y oferta del recurso

La duración y características del ciclo fenológico fueron similares a las que registraron Urrego (1987) y Vélez (1992) en Colombia, aunque se identificaron variaciones en las épocas del año en las que ocurre cada fenómeno reproductivo, y que se ajustan a las variables climáticas de precipitación y brillo solar. Las épocas de fructificación encontradas en 2011 y 2012 en el Trapecio Amazónico coinciden con las de las poblaciones ubicadas en el río Maraón, que van de mayo a julio (González y Noriega 2005) o mayo a agosto en el río Yanayacu en la Amazonia peruana (Gilmore *et al.* 2013). Por otro lado, la producción promedio anual de frutos en San Martín (71 kg/palma, 1,45 ton/ha) durante los años 2011-2012, fue menor a los valores reportados en Araracuara (río Caquetá), con 152 kg/palma, 9 ton/ha, en bosques caracterizados por su alta densidad y poca intervención; pero se encuentra en el intervalo de otros sitios intervenidos o de

menor densidad que producen 60-120 kg/individuo y 0,9 a 1,5 ton/ha (Ojeda 1994, Pinedo-Vásquez *et al.* 2000, Castaño *et al.* 2007, Manzi y Coomes 2009). La amplitud de los intervalos de productividad responde a la gran variabilidad que presentan los individuos en el número y peso de los frutos, la cual puede deberse a diferencias en el hábitat y la genética, al tiempo de maduración de los frutos, a la presencia de abortos, a las fuertes lluvias o vientos o a fenómenos de depredación pre-dispersión (Ojeda de Hayum 1994).

Por su parte, la densidad poblacional observada en San Martín de Amacayacu (74 adultos/ha) es semejante a la registrada en otros puntos de la Amazonia, en donde *M. flexuosa* crece en formaciones mixtas (Peters *et al.* 1989, Castaño *et al.* 2007, Holm *et al.* 2008, Manzi y Coomes 2009), aunque en otros palmares, denominados aguajales o cananguchales puros, se encuentran densidades aún mayores, especialmente de adultos, que varía entre 138 y 275 adultos/ha (Urrego 1987, Kahn y de Granville 1992). La proporción de sexos entre los adultos en el área de estudio fue de 35% hembras contra 65% de machos, cifras menos favorables demográficamente que las registradas en otros bosques poco intervenidos, con 40% a 45% de hembras contra 55% a 60% de machos (González y Noriega 2005, Penn *et al.* 2008). Sin embargo, si se tiene en cuenta que en áreas fuertemente cosechadas de manera destructiva de la Amazonia peruana, la dominancia de individuos macho ha llegado a ser mayor de 75%, y en consecuencia la densidad de hembras por hectárea ha disminuido considerablemente (Penn *et al.* 2008), es evidente que las poblaciones de San Martín de Amacayacu, con esta relación entre sexos, comienzan ya a ser afectadas por la cosecha destructiva de las hembras, efecto



F. Castro-Lima

que se intensifica por ser un tipo de bosque mixto, en donde la densidad de adultos es menor que la encontrada en bosques oligárquicos (donde la canangucha es la especie dominante). Por esta razón, aunque los datos de la dinámica poblacional de las parcelas estudiadas en San Martín de Amacayacu muestran que la población está en crecimiento, es necesario que las palmas hembra no disminuyan en los cananguchales.

### Manejo actual y perspectivas futuras

La cosecha de frutos de *M. flexuosa* para fines comerciales en diversos puntos de la Amazonia se basa en el aprovechamiento de poblaciones naturales, en el cual históricamente ha prevalecido la tala de las palmas hembra (Hiraoka 1999, Holm *et al.* 2008, Penn *et al.* 2008, Bernal *et al.* 2011). Aunque Castaño *et al.* (2007) mencionan que los habitantes del Trapecio Amazónico en Colombia dicen preferir subir a las palmas en vez de talarlas, no encontramos apoyo a esta percepción, y tanto en San Martín de Amacayacu como en las áreas aledañas a Leticia, es práctica generalizada tumbar las cananguchas para cosechar los frutos. La tala de hembras adultas tiene graves repercusiones en el crecimiento de la población debido a que la estrategia de crecimiento de la especie se basa en generar gran cantidad de progenie que experimenta una alta competencia intraespecífica y una baja supervivencia para alcanzar la madurez, aunque una vez han alcanzado su estado adulto, las hembras permanecen por largos períodos de tiempo suministrando un pulso constante de semillas (Urrego 1987, Kahn 1988, Cardoso *et al.* 2002). Otro hecho que pone en evidencia el riesgo de la cosecha destructiva se basa en el análisis de la dinámica poblacional de la especie. Este indica que en la permanen-

cia de las hembras adultas recae el mayor aporte para el crecimiento de la población, y que las lentas tasas de crecimiento de los individuos para alcanzar la madurez (aproximadamente 30 a 40 años para iniciar la etapa reproductiva) hacen insostenible la extracción de adultos, dado que se limita la recuperación de la población (Zea 1997, Holm *et al.* 2008, Isaza datos sin publicar). Es por esto que aunque se observen grandes densidades de individuos adultos, 90-150 /ha en cananguchales “puros” (Urrego 1987, Peters *et al.* 1989, Ojeda 1994, Holm *et al.* 2008), cubriendo vastas extensiones de bosque, es importante detener la cosecha destructiva de los adultos, eliminando la visión de la especie como un recurso inagotable, ya que las poblaciones son sensibles a la cosecha destructiva, aún en estas altas densidades.

Por esto, a pesar de la importancia actual y potencial de los frutos, y del potencial de explotación de la especie, los métodos de cosecha actual en el Trapecio Amazónico son un obstáculo de primer orden para potenciar la productividad de la especie y escalarla a nivel comercial mayor. Para suplir la demanda de frutos de *M. flexuosa* en Leticia en el año 2012, empleando la práctica destructiva, se derribaron 464-1.015 palmas hembra/mes, durante los cerca de seis meses al año que dura la cosecha. Los impactos de esta práctica ya se evidencian en el menor número de hembras en los palmares, especialmente en los más cercanos a Leticia.

La experiencia en la Amazonia peruana, concretamente en el área de influencia de la ciudad amazónica de Iquitos, nos puede servir de espejo educativo: hacia la década de 1990 se cambió de manera significativa el uso de los frutos y pasó de ser un producto de subsistencia a un producto

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

de gran comercialización. Dado que no se previó una extracción de grandes cantidades y se practicó la cosecha destructiva de las hembras, a pesar de contar con miles de hectáreas de aguajales puros se produjo escasez de las palmas hembra, sobreexplotación de los palmares y en consecuencia, declinación de la producción comercial para la década del 2000, en contraste con una demanda de los frutos cada vez mayor. Además de la caída del mercado se produjo también la degradación de los aguajales y disminución de fauna silvestre que era una fuente importante de proteína derivada de cacería para los pobladores de la región. Por eso, desde finales de la década de 1990 hasta el presente ha sido necesaria la implementación de planes de manejo para detener el deterioro de las poblaciones cosechadas, incluyendo la adopción de técnicas de cosecha no destructivas (González *et al.* 2007), que afortunadamente son las predominantes actualmente, por lo menos en gran parte de los resguardos indígenas (Guerra-Tanchiva *com. pers.*). Para lograr su implementación, se diseñaron -en conjunto con las comunidades usuarias-, equipos de escalada económicos, sencillos de usar y seguros, como la marota o triángulo (Figura 10a) y los cinchos o estrobo (Figuras 10 b y c) (Goulding y Smith 2007, Bernal *et al.* 2011), los cuales aunque parecen requerir de más de esfuerzo físico que la tala, evitan el engorroso trabajo de recoger las semillas dispersas por la caída del tallo y permiten cosechar la totalidad de frutos del racimo (González y Noriega 2005, Manzi y Coomes 2009). Como resultado del cambio del método de cosecha de tala a escalada se han recuperado varios aguajales de la Reserva Natural Pacaya Samiria, en Perú, donde actualmente ya no se talan las palmas para cosecharlas. En áreas en las que en 1995 se encontraron 1-8 hembras/ha, en la actualidad se regis-

tran 44 hembras/ha con un potencial de cosecha de muchos años (Valdivia 1995, Guerra-Tanchiva *com. pers.*, Isaza datos sin publicar). Es necesario aprender de la experiencia peruana y desarrollar programas de extensión para popularizar entre las comunidades del Trapecio Amazónico el uso de estas técnicas para subir a las palmas y cosechar el racimo sin afectar todo el individuo, como se realiza con otros frutales de especies perennes como el chontaduro. En este sentido, se inició el proceso en San Martín de Amacayacu en 2012 con un taller y se está trabajando en una cartilla promocionando estos métodos. Sin embargo, se recomienda una campaña masiva para implementar estas técnicas, no solo con el canangucho, sino también con otras palmas promisorias que se cosechan de manera innecesariamente destructiva.

Otras medidas que se han planteado en Perú para la recuperación de los cananguchales es la rotación de las áreas de cosecha para fraccionar la presión de uso, y la realización de prácticas silviculturales (apertura del dosel, limpieza del sotobosque, entre otras) que mejoren el crecimiento de los individuos (González *et al.* 2007). En otro estudio realizado en Perú (van Sledright 2008), se recalca que debido a la intensa y extensa cosecha realizada en el pasado, especialmente en individuos del tipo *Shambo*, ha ocurrido un empobrecimiento genético y demográfico de las poblaciones de aguaje. En estas áreas (con menos de una hembra por hectárea) las medidas de cosecha no destructiva parecen no ser suficientes; se recomienda entonces el enriquecimiento con plántulas de los tipos deseados, para repoblar las áreas degradadas. Estas iniciativas se deberían también propiciar en Colombia para áreas de cananguchales que ya han sido degradadas, como ha ocurrido en poblaciones ubicadas



F. Castro-Lima



A.



B.

**Figura 10.** A) Uso de la marota o triángulo para subir a cosechar los frutos del aguaje en la Reserva Pacaya Samiria (Amazonia peruana); B) cinchos o estrobo usados para subir las aguajes en la Reserva Pacaya Samiria (Amazonia peruana); C) uso de los cinchos o estrobo, el método preferido para subir a cosechar los frutos del aguaje, en la Reserva Pacaya Samiria, Amazonia peruana. Foto: C. Isaza.



C.



## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

a lo largo de la vía Leticia-Tarapacá, donde se encuentran solamente 1-2 hembras por hectárea (Isaza obs. pers.).

Otro aspecto importante relacionado con el manejo del canangucho y que ha sido mencionado reiteradamente, es su potencial para ser incluido en sistemas agroforestales (Borgtoft Pedersen y Balslev 1990, Delgado *et al.* 2007, Galeano y Bernal 2010). Dentro de este contexto, las prácticas que se registraron en San Martín de Amacayacu y que son conocidas también en toda la Amazonia (siembra en las chagras de semillas de los frutos de canangucho más apetecidos, transplante de plántulas, deshierbe de hembras), indican que hay un proceso incipiente de manejo, que debería ser incentivado y promocionado. No obstante, la propagación de la especie se plantea como un reto, pues en comunidades peruanas en donde se están implementando programas de siembra de la especie, se ha obtenido una baja supervivencia en las etapas de germinación a plántula (Holm *et al.* 2008, Penn *et al.* 2008), lo cual coincide con las observaciones de Ponce *et al.* (1996), quienes encontraron también que la germinación y establecimiento de las plántulas son fases críticas del ciclo de vida de estas palmas en condiciones naturales. En este sentido, González-B. y Rial (2011) encontraron que la luz estimula la germinación y su ausencia limita el crecimiento de los juveniles de esta especie en su medio natural. Para desarrollar un plan de manejo agroforestal se requieren mayores esfuerzos de investigación, incluyendo la evaluación de la propuesta novedosa promovida en Perú, de cultivar aguaje enano, del cual se dice que fructifica después de cinco años de su germinación a alturas menores de un metro en áreas de tierra firme o periódicamente

inundables y de libre exposición (Delgado *et al.* 2007).

Considerando todos los temas anteriormente mencionados, sería ideal el trabajo conjunto de los países de la cuenca amazónica a través de equipos multidisciplinarios, con el fin de hacer transferencia tecnológica y unir esfuerzos investigativos para los numerosos aspectos que todavía es necesario conocer para tener un manejo ideal de *Mauritia flexuosa*. Perú, por ejemplo, tiene un camino recorrido muy valioso, que no solo es muy ilustrativo sobre los peligros que puede tener la explotación de un producto sin un debido manejo, sino también sobre las experiencias exitosas de recuperación y manejo de los aguajales (Delgado *et al.* 2007).

En síntesis, el canangucho representa una gran oportunidad para la conservación y el desarrollo de la cuenca amazónica: es un alimento apreciado, una excelente pieza para apoyar la seguridad alimentaria en la región, y si se maneja de manera sostenible, permite asegurar los servicios ambientales del bosque, todos de incalculable valor. Es un recurso que se puede manejar de manera sostenible, otro más de los que aplican para el concepto de "Conservar a través del uso" (Coomes 2004), donde las cantidades de frutos que se pueden extraer, tanto para el autoconsumo como para la producción comercial, dependerán exclusivamente del estado de la oferta. Pero el reto de su conservación y manejo requiere de comunidades organizadas y empoderadas, apoyadas por políticas de gobierno, que utilicen los resultados de la investigación para aplicar las técnicas de cosecha no destructivas e incorporar la información en un manejo adecuado del recurso.



F. Castro-Lima

## Bibliografía

- Bernal, R., M. C. Torres, N. García, C. Isaza, J. Navarro, M. I. Vallejo, G. Galeano y H. Balslev. 2011. Palm management in South America. *Botanical Review* 77: 607-646.
- Bohórquez, J. A. 1972. Monografía sobre *Mauritia flexuosa* L. f. Pp. 233-245. En: C. Villegas (Ed.). Simposio Internacional sobre Plantas de Interés Económico de la Flora Amazónica. IICA-TROPICOS, Turrialba.
- Borgtoft Pedersen, H. y H. Balslev. 1990. Ecuadorean palms for agroforestry. *AAU Reports* 23: 1-122.
- Cardoso, G. de L., G. M. de Araujo y S. A. da Silva. 2002. Structure and dynamics of a *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) population in a palm swamp of Estação Ecologia do Panga, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. *Boletim Herbário Ezechias Paulo Heringer*. 9: 34-48.
- Castaño, N., D. Cárdenas y E. Otavo. 2007. Ecología, aprovechamiento y manejo de 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 Sostenibles del sur de la Amazonía, CORPOAMAZONIA, Bogotá. 266 pp.
- 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.
- del Castillo, D., E. Otárola y L. Freitas. 2006. Aguaje: la maravillosa palmera de la Amazonia. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana (IIAP). Wust Ediciones. 54 pp.
- Darnet, S. H., L. H. Meller-da Silva, A. M. Da Cruz-Rodrigues y R. T. Lins. 2011. Nutritional composition, fatty acid and tocopherol contents of buriti (*Mauritia flexuosa*) and patawa (*Oenocarpus bataua*) fruit pulp from the Amazon region. *Ciência Tecnologia de Alimentos* 31: 488-491.
- Delgado, C., G. Couturier y K. Mejía. 2007. *Mauritia flexuosa* (Arecaceae: Calamoideae), an Amazonian palm with cultivation purposes in Peru. *Fruits* 62: 157-169.
- Dove, M. R. 2006. Indigenous people and Environmental politics. *Annual Review of Anthropology* 35:191-208.
- França L. F., G. Reber, M. A. A. Meireles, N. T. Machado y G. Brunner. 1999. Supercritical extraction of carotenoids and lipids from buriti (*Mauritia flexuosa*), a fruit from the Amazon region. *Journal Supercritical Fluids* 14:247-256.
- Galeano, G. y R. Bernal. 2005. Palmas. Pp. 59-224. En: Calderon, E., G. Galeano y N. Garcia (Eds.), Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen II: Palmas, frailejones y zamias. Instituto Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia.
- Galeano, G. y R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia. Guía de campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 688 pp.
- García, A. M. y J. J. Pinto. 2002. Diagnóstico de la demanda de *Mauritia flexuosa* L.f. “aguaje” en la ciudad de Iquitos. Informe de trabajo. Instituto de Investigación de la Amazonía Peruana (IIAP), Iquitos.
- García, R. y M. Réategui. 2002. Conservación de la pulpa de *Mauritia flexuosa* L.f. “aguaje” con aplicación de métodos de factores combinados. *Revista Amazónica de Investigación* 2: 59-68.
- 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* 9:29 doi:10.1186/1746-4269-9.
- González, D. E. y P. R. Noriega. 2005. Plan de manejo forestal de *Mauritia flexuosa* “aguaje”. Reserva Nacional Pacaya Samiria. Fundación Pronaturaleza. 37 pp. (también disponible en internet: <http://www.ibcpe-peru.org/doc/isis/7132.pdf>).
- González, D. E., P. r. Noriega, D. L. Llanos, J. Z. Paredes, J. M. Paredes. 2007. Plan de manejo forestal de *Mauritia flexuosa* en la

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

- comunidad Veinte de Enero, cuenca Yanayacu Pucate – Reserva Nacional Pacaya Samiria 2005 – 2007. Fundación ProNaturaleza-Agencia de Desarrollo Internacional de los Estados Unidos-The Nature Conservancy, Iquitos. 58 pp.
- 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 116-139. *En*: Lasso, C. A., A. Rial, C. Mattallana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz, G. Corzo, A. Machado-Allison (Eds.). Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II Areas prioritarias para la conservación y usos sostenible de la biodiversidad. Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá D.F. Colombia.
  - Goulding, M. y N. Smith. 2007. Palms: Sentinels for Amazon Conservation. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, MO. 356 pp.
  - Hada, A. R. 2010. O Buriti (*Mauritia flexuosa* L.f.) na terra indígena Araçá, Roraima: usos tradicionais, manejo e potencial produtivo. Mestre em Ciências de Florestas Tropicais. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
  - Heinen, H. D. y K. Ruddle. 1974. Ecology, ritual, and economic organization in the distribution of palm starch among the Warao of the Orinoco delta. *Journal of Anthropological Research* 30: 116-138.
  - Hiraoka, M. 1999. Miriti (*Mauritia flexuosa*) palms and their uses and management among the ribeirinhos of the Amazon estuary. Pp. 169-186. *En*: Padoch, C., M. Ayres, M. Pinedo-Vasquez and A. Henderson (Eds.), *Várzea: diversity, development, and conservation of Amazonia's whitewater floodplains*. New York: The New York Botanical Garden Press.
  - Holm, J. A., C. Miller y W. P. Cropper Jr. 2008. Population dynamics of the dioecious Amazonian palm *Mauritia flexuosa*: Simulation analysis of sustainable harvesting. *Biotropica* 40: 550-558.
  - IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales). 2011. Promedio histórico mensual de precipitaciones (mm) en la zona de Leticia. Boletín annual, Bogotá.
  - Kahn, F. 1988. Ecology of economically important palms in Peruvian Amazon. *Advances in Economic Botany* 6: 42-49.
  - Kahn, F. y J. J. de Granville. 1992. Palms in forest ecosystems of Amazonia. Springer-Verlag, Berlin. 226 pp.
  - Kahn, F., K. Mejía, F. Moussa y D. Gómez. 1993. *Mauritia flexuosa*, 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.
  - Lévis-Strauss, C. 1952. The use of wild plants in tropical South America. *Economic Botany* 6: 252-270.
  - Macía, M., P. Armesilla, R. Cámara-Leret, N. Paniagua-Zambrana, S. Villalba y H. Balslev. 2011. Palm uses in Northwestern South America: A quantitative review. *Botanical Review* 77: 462-570.
  - 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* 257: 510-517
  - Morcote, G. 2005. Subsistencia y manejo de ecosistemas a través del estudio de fitolitos, polen y semillas en grupos humanos precolombinos del área interfluvial de los ríos Amazonas (Solimões) y Putumayo (Içá) (Colombia-Brasil). Tesis de Maestría en estudios Amazónicos. Universidad Nacional de Colombia - sede Amazonia, Leticia.
  - Morcote, G. y R. Bernal. 2001. Remains of palms (Palmae) at archaeological sites in the New World –A review. *Botanical Review* 67: 309-350.
  - Ojeda, S. P. 1994. Efecto de la intervención en la floración y fructificación de *Mauritia flexuosa* L.f. (morete) en el Parque Nacional Yasuní y notas sobre la comercialización



F. Castro-Lima

- del fruto. Tesis de Biología. Pontificia Universidad del Ecuador, Quito.
- Ojeda de Hayum, P. 1994. Diagnóstico etnobotánico 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.
  - Ortiz, R. 1994. Uso, conocimiento y manejo de algunos recursos naturales en el mundo Yucuna (Mirití-Paraná, Amazonas, Colombia). *Hombre y Ambiente* 32. Número Monográfico. Ediciones Abya-Yala, Quito.
  - Pacheco, S. M. L. 2005. Nutritional and ecological aspects of buriti or aguaje (*Mauritia flexuosa* Linnaeus filius): A carotene-rich palm fruit 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* 3: 214-224.
  - Penn, J., M. Van Sledright, G. Bertiz Torres y 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.
  - Peters, C. H., M. Balick, F. Kahn y A. B. Anderson. 1989. Oligarchic forests of economic plants in Amazonia: Utilization and conservation of an important tropical resource. *Conservation Biology* 3: 341-349.
  - Pinedo-Vásquez, M., J. Layne, M. Pinedo Panduro, J. Barletti Psaqualle. 2000. Métodos etnobotánicos 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., J. Brandín, V. González-B. y M. 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.
  - Pulido, M. T. y J. Cavalier. 2001. Comercialización de productos vegetales no maderables en los mercados de Leticia y Florencia, Amazonía Colombiana. Pp. 265-310. *En: Duivenvoorden, J., H. Balslev, J. Cavalier, C. Grandez, H. Tuomisto y R. Valencia* (Eds.). Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. IDEB, University van Amsterdam, Amsterdam.
  - Ramírez, L. E. 1998. Programa Integral de Desarrollo y Conservación "Pacaya y Samiria", Estudio de Mercado del Aguaje en el ámbito de la ciudad de Iquitos. Informe de trabajo. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana (IIAP), Iquitos.
  - Rojas, R., G. Ruiz, P. Ramírez, C. F. 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. R. López y F. M. Pandúro. 2001a. Comercialización de masa y "fruto verde" de aguaje (*Mauritia flexuosa* L. f.) en Iquitos (Perú). *Folia Amazonica* 12: 15-38.
  - Rojas, R., C. F. Salazar, C. Llerena, C. Rengifo, J. Ojanama, V. Muñoz, H. Luque, J. Solignac, D. Torres y F. M. Pandúro. 2001b. Industrialización primaria del aguaje (*Mauritia flexuosa* L. f.) en Iquitos (Perú). *Folia Amazonica* 12: 107-121.
  - Ruiz-Murrieta, J. y J. Levistre-Ruiz. 1993. Aguajales: forest fruit extraction in the Peruvian Amazon. Pp. 797-804. *En: Hladik, C., A. Hladik, O. F. Linares, H. Pagezy, A. Semple y M. Hadley* (Eds.), Tropical forests, people and food: Biocultural interactions and applications to development. *Man in the Biosphere (MAB) Series*, Vol. 13: UNESCO.
  - Schultes, R. E. 1977. Promising structural fiber palms of the Colombian Amazon. *Principes* 21: 72-82.
  - Silva, S. M., K. A. Sampaio, T. Taham, S. A. Rocco, R. Ceriane y A. J. Meirelles. 2009. Characterization of oil extracted from buriti fruit (*Mauritia flexuosa*) grown in the Brazilian Amazon Region. *Journal of American Oil Chemist Society* 86: 611-616.
  - Spruce, R. 1908. Notes of a botanist on the Amazon and Andes. Macmillan and Co. 2 Vol. 518 pp.

## MANEJO Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS

- Torres-Mora, M. A., J. M. Trujillo-González y E. Santana. 2011. La palma de moriche (*Mauritia flexuosa* L. f.) un ecosistema estratégico. *Colombia Orinoquia* 15: 62-70.
- Urrego, L. E. 1987. Estudio preliminar de la fenología de la canangucha (*Mauritia flexuosa* L. f.). *Colombia Amazónica* 2: 57-81.
- Valdivia, G. 1995. Variación de la densidad poblacional de *Mauritia flexuosa* L. f. "aguaje" según asociaciones florísticas en la quebrada Yanayacu – río Marañón, Tesis de biología. Universidad de la Amazonía peruana, Iquitos.
- Van Sledright, M. 2008. Documenting aguaje (*Mauritia flexuosa*) palm swamp area and conditions in the Peruvian Amazon. Master of Science Thesis, Western Michigan University, Kalamazoo.
- Vásquez, J., C. Delgado, G. Couturier, K. Mejía, L. Freitas y D. Castillo. 2008. Pest insects of the palm tree *Mauritia flexuosa* L.f., dwarf form, in Peruvian Amazonia. *Fruits* 63: 227-238.
- Vélez, G. A. 1992. Estudio Fenológico de diecinueve frutales silvestres utilizados por las comunidades indígenas de la Región de Araracuara, Amazonía Colombiana. *Colombia Amazónica* 6: 135-186.
- Vickers, W. T. 1976. Cultural adaptation to Amazonian habitats: The Siona-Secoya of Easter Ecuador. Doctor of Philosophy Thesis. University of Florida, Gainesville (USA).
- Wallace, A. R. 1853. Palm trees of the Amazon and their uses. Coronado press, London. 130 pp.
- Wilbert, J. 1969. Textos folclóricos de los indios Warao. Los Angeles: Latin American Center. University of California. Latin American Studies, Vol. 12.
- 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 de Biología. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C.



# 14. Los cananguchales, el mundo de la boa y los peces: visión Upichía (Matapí) de las áreas inundables en la Amazonia colombiana y su conservación

Uldarico Matapí, Carlos Rodríguez y María Clara van der Hammen

## Resumen

El artículo presenta aspectos del conocimiento y visión local de los indígenas Upichía o Matapí sobre las áreas inundables, entre las cuales se destacan los cananguchales, áreas que cuentan con una presencia de canangucho (*Mauritia flexuosa*). Se hace mención a la mitología de origen asociada al mundo de la gran anaconda (*Eunectes murinus*) y los peces como las especies y poblaciones más emblemáticas de esta unidad de paisaje, que combina lo terrestre y lo acuático en un mismo lugar. Se presentan aspectos de los peces que tienen allí parte de sus ciclos de vida, migraciones y hábitos alimenticios. También se hace mención a manchales de palmas como yavarí (*Astrocaryum jauari*) y chontadurillo (*Bactris riparia*) que crecen también en áreas inundables y que presentan estrechas relaciones con los peces. Finalmente, se hace mención a toda una serie de normas tradicionales que regulan tanto el uso de los recursos allí presentes, como el acceso y tránsito por estos lugares con el fin de asegurar la conservación y el uso de sostenible de estas áreas estratégicas.

## Introducción

Las áreas inundables y en especial los cananguchales tienen gran importancia para los indígenas amazónicos. En su extensa cobertura a lo largo de los ríos principales y secundarios, los rebalses presentan una serie de interacciones ecológicas, en especial con los peces (ciclos de alimentación y reproducción) y especies emblemáticas como la boa de agua o anaconda (*Eunectes murinus*), considerada como uno de los “dueños espirituales” de estas áreas, que conjugan el mundo terrestre y el acuático, por lo que en el plano simbólico se trata de áreas de suma importancia para el manejo chamánico.

En las áreas inundables habitan diversas comunidades de palmas o manchales, la más notable, el canaguchal, con predominancia de palmas canangucho (*Mauritia flexuosa*), pero también se encuentran agrupaciones de yavarí (*Astrocaryum jauari*), conocidas como yavarisales y manchales de chontadurillo (*Bactris riparia*), especie conocida como chontaduro de los peces, que también forma agrupaciones a lo largo del curso de ríos y caños de aguas negras.

## VISIÓN UPICHÍA CANANGUNCHALES

En términos de la ecología del paisaje la mayor parte de estos manchales se forman en el plano de inundación y en las terrazas bajas, tanto de los ríos de aguas blancas de origen andino como en el Caquetá, como en las márgenes de los ríos de aguas negras de origen amazónico (Duivenvoorden y Lips 1993, Urrego 1997). El cananguchal puede ocupar extensiones enormes, de varios kilómetros desde la orilla, mientras que los yavarisales y chontadurillales tienen una cobertura mucho menor. El cananguchal acumula gran cantidad de nutrientes, así que durante la época de fructificación produce una enorme cantidad de frutos que son consumidos por una extensa lista de animales, desde los peces pasando por un buen número de aves, hasta mamíferos de gran tamaño como puercos y dantas.

A continuación se precisan y amplían algunos conceptos desarrollados en años anteriores por van der Hammen y Rodríguez (1992), como resultado de la compilación iniciada por el conocedor tradicional Uldarico Matapí en torno a la visión de la etnia Upichia sobre el bosque, el bosque inundado y sus unidades del paisaje. En este caso se recogen algunos aspectos de la visión simbólica de los cananguchales y describe con precisión su ubicación en el noroccidente amazónico, así como las relaciones ecológicas que se presentan entre ellos.

Como parte especial de esta compilación, se mencionan las normas tradicionales de manejo basadas en los dictados de los “dueños espirituales”, un poderoso concepto ético que da los lineamientos para el cuidado y uso de todos los recursos existentes en la naturaleza. Los referentes simbólicos diferencian los niveles de “elementales”, seres creadores y “dueños”, con quienes debe interactuar el chamán para mantener el orden en el uso de los recur-

sos y prevenir el abuso, el cual es castigado con el envío de enfermedades a quienes incumplen las normas. Estas referencias a las normas ancestrales nos muestran que el ejercicio local de la autoridad ambiental no es nada nuevo y que posee sólidas bases culturales y espirituales, gracias a lo cual los cananguchales, aun hoy día, se mantienen en excelente estado de conservación en los territorios étnicos.

Esperamos que este artículo contribuya al reconocimiento de los saberes locales y tradicionales y que permita un diálogo más fluido con la academia y la institucionalidad pública para definir medidas de manejo y conservación de estos ecosistemas en el largo plazo.

### El mundo de los cananguchales y otros manchales de palmas

La etnia Upichía, mal nombrada como Matapí, conoce bien el mundo de las palmas, en especial de los cananguchales. La palma de canangucho *Itewi* es una de las más representativas en su tradición, su representación es simbólica y hace parte de la cultura material de esta tribu. Esta palma corresponde a dos dueños sobrenaturales y a varios dueños naturales, en primer lugar depende del ancestro de la palma que se llama *Lairu*. *Lairu* es un dueño espiritual del espacio, viene siendo un ancestro de la boa y eso lo relaciona con el mundo acuático y con los frutos que sustentan a los peces para la época de cosecha.

En el conocimiento Upichía, se distribuyen tres sectores principales de cananguchos, cada uno con sus normas de manejo. El ancestro *Camari* distribuyó el manejo de esta manera. Sobre el sector del río Amazonas son grupos organizados y pertenece a la naturaleza, por eso las palmas de



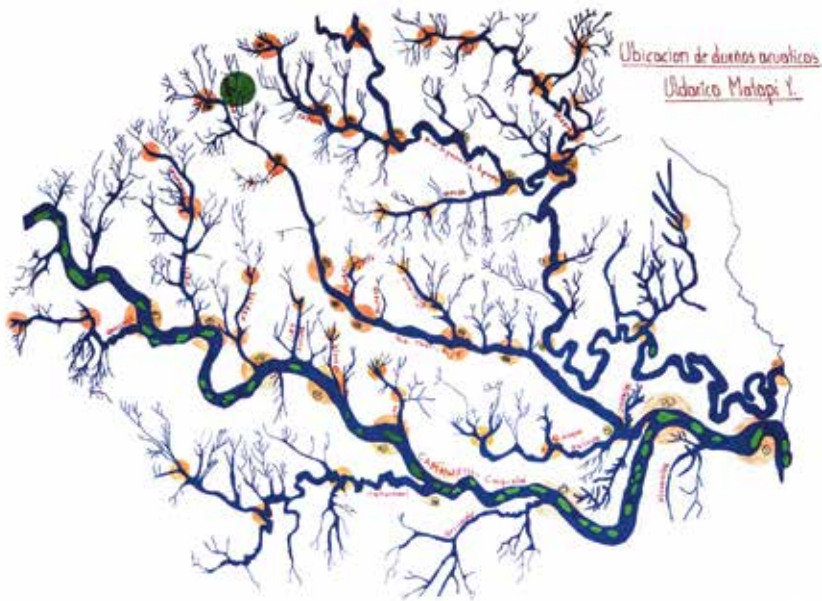
C. Isaza

canangucho se extienden por toda la selva de esa zona, luego los organizó en el sector del Apaporis, que corresponde a manchales más organizados y lo manejan los indígenas de este territorio, mientras que el último se organizó sobre el río Mirití-Paraná. Estos cananguchales son manejados por los Upichía quienes los comparten con otra tribu.

Dichos manchales pertenecen al mundo acuático y se relacionan con los peces y el humano. Sobre el río Mirití-Paraná existen 26 manchales reconocidos y valorados por los Upichía (Figura 1). Los 26 manchales tienen nombres que le identifican como cananguchales de gran respeto por su relación con el mundo acuático a partir de su cosecha en la época de la creciente, entre abril y agosto.

Muchos cananguchales crecen en la orilla de los ríos, otros en el centro o sobre los linderos de las terrazas bajas con las altas. Los manchales se encuentran muy bien ubicados, en zonas donde se encuentran con energías acuáticas. Se distribuyen de manera organizada, la época de producción comienza a finales de julio, durante los fuertes y cortos aguaceros del invierno. El aguacero permite que los frutos se maduren para alimentar a los peces, lo que corresponde con el momento de cerrar la fase de la creciente.

Los peces se alimentan de las semillas de los cananguchos de manera organizada, comienzan con los manchales ubicados cerca de los montes firmes, luego, como viene mermando el agua, regresan de manchal en manchal hacia los ríos. La di-



**Figura 1.** Mapa de territorio Matapí con la ubicación de los dueños acuáticos. Autor: Uldarico Matapí.



## VISIÓN UPICHÍA CANANGUNCHALES

versidad de especies de peces que comen esta clase de frutos se ubican perfectamente por la inmensidad del rebalse, ya que en ellos existen canales naturales que en la creciente se vuelven canales de circulación o senderos que los conducen de cananguchal en cananguchal.

Cada río está organizado por sectores, estos sectores corresponden a un dueño espiritual y a cada “dueño” le corresponden determinados grupos de peces. En tiempo de la creciente cada grupo aprovechan los frutos y comidas de sus sectores. En cada sector están ubicados cananguchales que benefician a los animales terrestres en la época de verano y en invierno a los peces. La tradición Upichía dice que los peces de cada zona recorren únicamente sus sectores, sin invadir los espacios que no le corresponden.

Cada zona bajo control de los “dueños” naturales está organizada como un mundo específico, un mundo que existe con toda la diversidad biológica que lo caracteriza y es a la vez, la vida de ellos. Es decir, es un mundo de los “dueños” y estos lo manejan a su modo, tal como les fue asignado. Es igual que el mundo de los humanos, la diferencia es que nosotros somos hombres y ellos peces. En los territorios de los animales existen cananguchales. Estas especies de palma comienzan a madurar en la desembocadura y terminan en las cabeceras de los ríos.

Para la época del canangucho existen otras especies de palmas que tienen un significado similar a esta palma. La temporada no solo está sujeta a la alimentación de los peces, en el sentido de la cosmovisión, representa una acción que realizan algunos peces para fortalecer su salud. No todas las especies consumen el canangucho,

aunque representa el espíritu de la boa, que es fuente de vida de los peces porque emite energía o vida al agua donde ella existe. En muchos casos decimos que la mayoría de los lagos no son aguas muertas porque contienen oxígeno suficiente para generar vida a los peces. Pero la mayoría de los lagos son hábitat de boas y donde existen boas, existe vida para los peces y hasta abundan los peces pequeños.

Muchas lagunas no son hábitat de las boas, son de aguas muertas. Sin embargo, algunas especies no corresponden al mundo acuático sino a la tierra, por eso no les afecta la falta de oxígeno del agua. En la historia de origen del canangucho se explica que el conocimiento es una palma en representación de la boa, por lo tanto sus frutos mantienen una energía de purificación de vida de los peces. No es un alimento, fortalece los huesos y las escamas de los que los consumen.

En los cananguchales también viven las boas de ríos o del monte, permanecen enterradas hacia los lados de los cananguchales, son inseparables de estos ambientes. Esta información sobre los cananguchales se relaciona con conceptos históricos del mundo acuático, por otro lado representa relaciones con el mundo animal.

Pocas especies animales consumen las frutas de estas palmas durante la cosecha, la cual viene acompañada de la fructificación de otras especies de palmas como el yavari y el chontadurillo. La cosecha ocurre durante el final de la creciente, es como la última cosecha del invierno, poco después comienza a mermar el nivel del río.

Muchas especies de peces quedan encebadas o amañadas en los manchales de



C. Isaza

canangucho, de yavarizales y chontadurillos. Muchos individuos quedan estancados esperando que caigan los frutos para comérselos, se juntan con otras porque desde el comienzo se ordenó un grupo de especies para andar juntas, aunque en el verano no comparten de igual manera; unos grupos quedan en el yavarisal, otros en el cananguchal y por último los que permanecen en el chontadurillal.

### **Yavarizal**

Estos manchales de palma *Yavarí* (Figura 2) están ubicados a orillas del río Caquetá, brazuelos (caños) y lagunas. Las especies de peces que se reúnen para alimentarse de estos frutos son: gamitanas, sábalo y bacú. Son los únicos que comen esta clase de pepas de yavarisal.

### **Chontadurillal**

Estas agrupaciones de palma se encuentran por manchales en las entradas de

los lagos o en las cabeceras. Muchas veces en las lagunas o en madre viejas y en brazuelos. Se les llama chontaduro de peces porque es apetitoso para la mayoría de las especies. Los peces que permanecen a su alrededor son los conocidos localmente como gamitana, sábalo, pacú, sabaletas, palometa y omimas, allí pasan el resto de la época de la creciente.

### **Cananguchal**

Se encuentran distribuidos por manchales en diferentes unidades de tierra, estos pueden estar desde las áreas inundables hasta en los límites con la terraza alta, los peces suelen permanecer más tiempo en los cananguchales retirados. Cuando comienza a mermar el agua ellos retornan de nuevo al río. También permanecen en los cananguchos de la restinga o islas que sobresalen en la zona inundable. Por último, al final de la creciente los sábalo, sabaletas, omimas, sardinas, tolombo y



**Figura 2.** Yavarizal. Foto: Banco de imágenes Tropenbos Internacional Colombia.

## VISIÓN UPICHÍA CANANGUNCHALES

picalones, quedan en los cananguchales cerca del río, consumiendo la fruta (Figuras 3, 4a y b).

En muchas zonas también se encuentran manchales de canangucho que no corres-

ponden a los “dueños” de los sectores, sin embargo existen, porque provienen de un orden natural de la naturaleza. Porque todo recurso biológico de una zona con “dueño” o sin “dueño” no es de la zona, sino de la naturaleza que es superior en



**Figura 3.** Manchal de cananguchillo. Foto: Banco de imágenes Tropenbos Internacional Colombia.



**Figura 4.** A y B) Fruto de canangucho. Foto: Banco de imágenes Tropenbos Internacional Colombia.



C. Isaza

todos los espacios del universo. Pero cuando un manchal es de la naturaleza, ni la palma ni sus frutos son de buena calidad. Más aún, cuando este manchal de la naturaleza, está ubicado en una terraza baja, ni los animales terrestres, ni los peces, le prestan atención durante la cosecha.

Poco a poco, cuando se agota la época de la creciente y comienzan a bajar las malas energías, las aguas pierden su fuerza y sus colores, se tornan turbias, inevitablemente pierden la calidad y se vuelven enemigas, generando enfermedades tropicales como el paludismo, vómitos y brotes corporales (alergias). En esta turbidez proliferan los zancudos que también generan paludismo y comienza a cambiar el ambiente hacia fines del mes de julio. En agosto, comienzan a surgir muchas cosas porque es el mes de las enfermedades y muchos problemas más, en esta época comienza nuevamente el año para los indígenas.

Por último organizamos las épocas de las semillas (pepas), que se cosecharán en el invierno, estas son consumidas por muchas especies de animales acuáticos y también por los Upichía. Las semillas que no caen fácilmente, son tumbadas por los micos y a su vez aprovechadas por los peces. Esto puede pasar de igual forma con las aves. En la terraza baja la época de abundancia coincide para casi todos los árboles, en su mayoría de frutos que alimentan a muchas especies de aves y micos. La ventaja es que los frutos de los distintos árboles no maduran a la vez, lo hacen de “manera ordenada” para que ningún animal se quede sin alimento durante esta época.

En este periodo solo existe una amenaza que atenta contra las cosechas y puede hacer desaparecer los peces, animales y aves. Se trata de una temporada de corta dura-

ción conocida como el friaje o heladas del Brasil. Tiene una duración de 5 a 10 días y puede acabar con todos los productos de la época, en cuyo caso todo se suspende, pues se asume que está programado por la naturaleza y entonces es inevitable. Luego de esto, el tiempo y la vida siguen su curso.

### **Manejo tradicional de los cananguchales por la etnia Upichia**

Los cananguchales fueron originados por los seres creadores a partir de un orden específico de aparición desde la boca del gran río Amazonas hasta la parte alta del río Mirití, área de nacimiento y ocupación de las étnicas Yucuna y Matapí. Los chamanes son los encargados de manejar y controlar los cananguchales a partir de su conocimiento heredado y del territorio de control asignado, deben además hacer cumplir la obligación de manejo ante sus comunidades (Figura 5).

### **Yécuri e iyécuri gente boa**

Cuando el mundo comenzó a funcionar entre los grupos de creadores acuáticos, existía una especie de boa, ellos eran del agua.

Pero para la tierra no era suficiente la sola presencia de las especies del agua, sino que tendrían que existir también las especies terrestres. Las palmas tampoco existían. La boa de agua ya tenía la visión de las palmas, porque la boa quería que el cananguchal fuera su hábitat natural, por eso donde existen los cananguchales, las boas se encuentran también allí. El relato cuenta que en el tiempo de la creación una boa tenía características humanas. Meditaba de forma permanente para encontrar la manera de extenderse sobre la tierra. Entonces cayó en cuenta de que todos los manchales de los cananguchos podrían tener

## VISIÓN UPICHÍA CANANGUNCHALES



**Figura 5.** Canangucho, ilustración. Autor: Diego Román.

historias. Yékuri, el dueño de esta idea era tan inteligente que logró el asentamiento de los cananguchos de manera perfecta, la mayoría de ellos en las riberas de los ríos, caños y quebradones. Él decidió quedarse con estos manchales de las orillas, aunque pertenecen a las boas del agua.

Después de organizar esto, Yékuri, comentó a su hermano Iyékuri, todo lo que había hecho. Se encontraba muy contento por disfrutar de todo esto le dijo: “¡hermano! Necesito que se ocupe de los manchales que existirán sobre la tierra, pero no en las orillas de los ríos. Estos cananguchales



C. Isaza

tendrán que extenderse por todo el centro de la selva, y no tienen que ver nada con los manchales que me corresponden. Será mejor que se encargue de manejarlos porque los míos serán de las aguas, y los suyos serán de la tierra, así organizaremos nuestro mundo para luego ser manejado en conjunto con todo lo que el mundo tiene”.

El hermano aceptó la propuesta y comenzó a organizar los grupos donde tenía que asentarse, se encargó de todos los manchales que se extenderían a lo largo y ancho del territorio. Estos dos hermanos Yécuri e Iyécuri manejan los manchales que les correspondieron, ocuparon sus respectivos espacios, nombraron un “dueño” de cada sector para que cuidara y manejara totalmente el manchal y fueron muy claros en que no podrían ser “dueños” de todos los cananguchales ubicados en espacios no importantes, es decir manchales ordinarios, tanto en las orillas de los ríos como de la tierra firme; dejaron muchos manchales a nombre de la naturaleza, los restos para que otros grupos étnicos se ocuparan de ellos. Así comenzaron a ordenar el manejo del mundo de las palmas.

En primer lugar los chamanes poseen un símbolo e imagen de los cananguchales en relación con la boa, o gran anaconda del agua (*Eunectes murinus*), especie que le da vida a estos manchales y sus animales asociados. El manejo de los cananguchales implica el cumplimiento de ciertas normas por parte de los indígenas, las cuales han tenido una serie de adaptaciones y ajustes desde los primeros grandes chamanes espiritistas -quienes eran muy estrictos- hasta los chamanes herederos actuales quienes han definido la posibilidad de uso del cananguchal en general y de las frutas y fibras que producen estas palmas con sus respectivos controles.

Las estrictas normas de los elementales y chamanes antiguos incluían:

- Queda prohibido el paso por medio de los sectores de cananguchales importantes. Aquellos que desobedecieran esta orden, el poder del mundo causará una enfermedad en los pies, que será de difícil curación.
- Por esta razón nuestros antepasados entendían y respetaban cabalmente, para que existiera una mejor convivencia entre la tribu y la naturaleza.
- Queda prohibido el paso para aquellas mujeres con niños de brazos, pues existen visiones de las palmas que los pueden hacer enloquecer e inclusive causarles la muerte.
- Las mujeres respetaban esta norma, pues valoraban los mandatos de su chamán.
- Queda prohibido todo tipo de abusos en el área de los cananguchales porque pueden causar enfermedades tales como diarrea severa o brotes, quemaduras que hacen sufrir varios días a la persona, mas grave cuando afectaban a menores de edad.
- Por eso nuestros abuelos creían en esto y lo respetaban constantemente. En otras ocasiones participaban también elementales de las majiñas, los que producen escalofrío y fiebre leve.
- Queda prohibido totalmente el paso dentro de los manchales a las mujeres con la menstruación y después de los partos, los hombres luego de los partos también deberán de cumplir estas órdenes.
- Los niños desde temprana edad comenzaban a respetar la naturaleza, por ejemplo: cuando llegaban a la orilla de un manchal los niños decían a sus padres: *“cuidado que las ordenes de este manchal las tenemos que respetar”*.

## VISIÓN UPICHÍA CANANGUNCHALES

- Debido al manejo y control chamánico, debe acudirse a los conocedores para cualquier arreglo de los permisos que permitan sacar alguna cosa de estos sectores. Se reglamenta así el uso a partir de otras normas como:
- Se ordena respetar los cananguchos y sacar alguna cosa del sector. Esto es como la primera fase de una visión espiritual, que era únicamente para los brujos espiritistas.

Luego se redujo la visión para los brujos herederos y la etnia así:

- No tumbar cananguchos ni golpearlos duro según orden del chamán heredero.
- Los frutos serán comestibles, pero con precaución según orden chamánica. Los cananguchales importantes quedaron totalmente prohibidos para el uso.
- La naturaleza obligará decir al chamán a decidir cuales cananguches si y cuales no dependiendo de su cercanía a la maloca.
- Se prohíbe tumbar las palmas, pues los dueños podrán cobrar venganza instantáneamente. No se podrán utilizar para ningún tipo de beneficio. La raquila o raquis tampoco podrá ser utilizada.

### Acuerdos y soluciones tradicionales para el uso de los cananguchales

Los creadores observaron las complicaciones que representaría el manejo del mundo para sus nietos futuros, así que buscaron soluciones y definieron nuevas normas:

- Los elementales de cada cosa creada son los dueños máximos y por obligación se debe tener respeto a todas las

normas establecidas por ellos. Nadie podrá quitarles el poder, el manejo sólo lo harán los chamanes, mientras tengan conexiones chamánicas.

Los creadores analizaron las normas estrictas establecidas por los dueños y elementales y definieron las formas posibles de uso, con restricciones y obligaciones:

- Respetar los manchales que desde un principio fueron creados según orden étnico.
- En los cananguchales cercanos y los de la maloca, se podrán consumir los frutos sin inconveniente, los niños tendrán que ser curados contra las consecuencias de estas palmas.
- Para recoger la cosecha se debe desgranar cada fruto de manera respetuosa sin perjudicar a los árboles, se deberán recoger los frutos únicamente de aquellas matas que dan frutos buenos y respetar todas las matas que no sirven, incluyendo los árboles machos y otros que producen frutos malos.
- Los conocedores de la vida de las palmas, tendrán en cuenta cuáles serán los manchales escogidos especialmente para los rituales, porque los rituales de ninguna manera podrían ser ejecutados sin relacionarse con el dueño “espiritual” de las semillas (pepas).

Finalmente *Camari*, el gran chamán Upichía, aceptó el manejo de los cananguchales y dio orden a su personal para el cumplimiento de las normas de la siguiente manera:

- El canangucho es una palma que no está para tumbarla, tampoco se puede andar en medio de los manchales



C. Isaza

sin razón alguna. Los adultos pueden atravesarlos con justa razón, para los menores de edad está prohibido andar en los manchales

- Conjuntamente recogerán los frutos sin perjudicar la palma. Se prohíbe la sacada de frutos a escondidas. Luego de la autorización del chamán podrán consumirse.
- Los cogollos harán parte de la chambira o fibras para tejer que se utilizará para la elaboración de los objetos y adornos de la maloca y de la gente.
- Las embarazadas jamás podrán andar sobre los manchales.
- Las mujeres con menstruación tampoco lo harán.
- Luego de los partos tampoco será admitido, hasta cumplir la fecha fijada por su chamán.
- Los jóvenes recién incluidos en el ritual yurupari tampoco podrán andar sobre ellos o consumir los frutos de esta palma.
- Las jóvenes en dietas cotidianas en los momentos de su preparación maloquera tampoco podrá consumirlas, queda prohibido.
- Nuestros abuelos conocieron el origen y el símbolo, es decir, el conocimiento de la vida de las palmas. Por esta justa razón nuestro ancestro ha asentado

su manejo, del mismo modo que quedaron asentadas las consecuencias de manejarlos mal, los daños que pueden causarnos.

Esto se cumplió en los tiempos de *Camari* y los hermanos herederos. Fue manejado hasta los últimos días de su hijo menor llamado *Papucuá* y así se paso de generación en generación hasta nuestros días, a partir de los chamanes reconocidos y respetados por su etnia. Actualmente, el manejo del cananguchal se respeta en general, pero los planes de manejo deben siempre acordarse de la visión chamánica y las autorizaciones tradicionales de uso para asegurar su conservación.

### Bibliografía

- Duivenvoorden, J. y J. Lips. 1993. Ecología del paisaje del medio Caquetá. Serie Estudios en la Amazonia colombiana Vol. III, Tropenbos Colombia. Bogotá.
- Urrego, L. 1997. Los bosques inundables del Medio Caquetá. Serie Estudios en la Amazonia colombiana Vol. XIV, Tropenbos Colombia. Bogotá.
- van der Hammen, M. C. y C. A. Rodríguez. 1992. La palma-boa y los peces: creación y manejo de las áreas inundables por los Yukuna en la Amazonia colombiana. *Revista Javeriana* 584: 280-86.





Quinta parte:  
ICTIOFAUNA DE LOS  
MORICHALES Y  
CANANGUNCHALES



# 15. Peces de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia colombo-venezolana: una aproximación a su conocimiento, uso y conservación

Antonio Machado-Allison, Lina M. Mesa S. y Carlos A. Lasso

## Resumen

Los ecosistemas de morichal/cananguchal están ampliamente reconocidos en la Orinoquia y la Amazonia colombo-venezolana, como ecosistemas muy frágiles e importantes desde el punto de vista ecológico. Son sistemas que cuentan con una riqueza íctica elevada, aunque no suficientemente documentada, ni caracterizada hasta ahora. En el presente capítulo se intenta describir la ictiofauna de los ríos y lagunas de morichal, para los cuales se reconocen al menos 394 especies que habitan estos ecosistemas. La representación taxonómica presenta la tendencia de otros ecosistemas neotropicales. Así, en primer lugar se encuentran los Characiformes (208 sp.), luego los Siluriformes (102 sp.), seguidos de Perciformes (48 sp.) y Gymnotiformes (23 sp). Otros grupos menos diversos incluyen a los órdenes Cyprinodontiformes, Pleuronectiformes, Myliobatiformes, Clupeiformes, Synbranchiformes y Beloniformes. Adicionalmente se brindan notas de la historia natural de los principales grupos, incluyendo microhábitats y hábi-

tos alimenticios, además de documentar usos económicos potenciales como especies ornamentales y de consumo.

## Introducción

### Los ecosistemas de morichal: características generales

Tanto en Colombia como en Venezuela el término “morichal” se ha usado para definir una comunidad mixta (terrestre-acuática), generalmente dominada por la presencia de la palma arbórea *Mauritia flexuosa* y áreas inundadas permanentemente, las cuales son independientes de los ciclos hidrológicos de los ríos circundantes, pero dependientes del nivel freático y la capacidad de acumulación de agua lluvia de los terrenos donde se encuentran, asociados muchas veces a los ejes de drenaje o cursos de agua permanentes de caños y ríos (Galvis *et al.* 2007 a, b, Marrero 2011, González-B. 2009). Por esta razón, estas comunidades pueden ser descritas como un sistema ecológico con poca variación inter-estacional, constituido por poblaciones vegetales y animales (terrestres y acuáticas), que interactúan a través

## ICTIOFAUNA

de cadenas tróficas complejas e intercambiando materiales y energía. Aunque no en todos los casos el moriche está presente en el bosque, estos sistemas presentan de igual manera, las características aguas oligotróficas de los morichales, las cuales deben la coloración, los valores de conductividad y de acidez, al área geográfica donde se encuentran y a las sucesiones y asociaciones vegetales que se construyen en ellas (Mesa 2012).

En la cuenca del Amazonas colombiano estos sistemas se encuentran desde la cuña guayanesa de la Serranía de la Macarena, hasta el piedemonte caqueteño, donde reciben el nombre de cananguchales. Desde ahí se extienden a Ecuador, Perú y Brasil donde los llaman moretales, aguajales y buritiales, respectivamente.

Los sistemas de morichal en el piedemonte caqueteño en la región de Belén de los Andaquíes, tienen aguas rojizas de poca transparencia y fondos arcillosos. En general los ríos Caquetá y Putumayo a pesar de provenir del piedemonte andino, no se ajustan a las características de ríos blancos, ya que son de conductividad baja y su carga de material en suspensión depende de arcillas rojas y ácidas, pobres en nutrientes, provenientes del lomerío amazónico (Galvis *et al.* 2007 b). El río Putumayo (el cual recorre una planicie de desborde más amplia con numerosas lagunas y madrevejas, lo que indica un río de gran madurez), es similar a la región de Leticia (Amazonas, Colombia) en cuanto a los ambientes de cananguchales y caños de aguas negras. Aquí los afluentes en el curso medio y bajo del río Putumayo son de aguas negras típicamente amazónicas, muy similares a las que se encuentran en el Parque Nacional Amacayacu (Mesa 2012).

Las quebradas en los alrededores de Leticia nacen en sistemas de cananguchal-varillal; estos sistemas ocupan vastos sectores de la cuenca del río Purité al oriente y de las quebradas Jiménez y Brasilerero, afluentes del río Cotuhé al norte (Celis *s/f*). Un caso particular y bien estudiado en esta zona, es el de un río de morichal, quebrada del Kilometro 8, la cual nace en una depresión mal drenada y con gran acumulación de materia orgánica, localmente llamada también “chucua” o “cananguchal”. En su recorrido, esta quebrada recibe las aguas de la quebrada de Yahuaraca (quebrada del Km 11) (Prieto 2000), ambas con condiciones fisicoquímicas similares.

En el Orinoco los morichales responden a este nombre dentro de la idiosincrasia local. En territorio colombiano existen en dos tipos de formación geológica, la altillanura y los llanos inundables, estos últimos adentrándose en Venezuela, país que cuenta también con abundantes sistemas de morichal en los Llanos altos u orientales y en el Escudo Guayanés. Estos sistemas son de aguas transparentes y oligotróficas, con abundante material vegetal disuelto en forma de sustancias húmicas, las cuales colorean el agua desde el negro, el ocre o el verde oliva (Vegas-Vilarrúbia *et al.* 1988), tienen en general los valores físico químicos de los sistemas de aguas negras. De esta forma, vemos estos ecosistemas caracterizados por la acidez del agua, la pobreza en nutrientes, una temperatura relativamente más fría que la del ambiente circundante, saturación de oxígeno disuelto variable (40 - 80%), además de presentar canales con riberas y fondos arenosos, abundante vegetación terrestre y acuática, flotante, semi o completamente sumergida (Figura 1 a-f) (Machado-Allison 2005, Marrero *et al.* 1997, Nakamura 2000, Pérez 1984).



L. Blanco-B.



A.



B.



C.



D.



E.



F.

**Figura 1.** Algunos tipos de ríos y lagunas de morichal-canangunchal. A) Río de Morichal, Cravo Norte. Foto: F. Mijares; B) laguna de morichal, Arauca. Foto: F. Mijares; C) río Morichal Largo, Venezuela. Foto: Archivo Río Verde; D) morichal La Paragua, Guayana venezolana. Foto: L. Pérez; E) morichal río Atabapo. Foto: I. Mikolji; F) canangunchal, Amazonia colombiana. Foto: A. Galeano.

## ICTIOFAUNA

Estos ecosistemas presentan una gran diversidad faunística, además de asociaciones vegetales que cambian de acuerdo al terreno donde se encuentren. Dada la pobreza de nutrientes en el sistema acuático, la producción primaria (fitoplancton) es escasa y sólo es significativo el crecimiento de perifiton sobre objetos sumergidos (troncos y raíces) y/o algas filamentosas en los remansos. Igual sucede con el zooplancton, el cual está restringido a zonas de remansos o lagunas asociadas al morichal. Sin embargo, y a pesar de esta pobreza de nutrientes autóctonos en el sistema acuático, los morichales poseen una inmensa riqueza y singularidad biótica, la cual se debe principalmente al aporte alóctono, en forma de insectos, frutos, semillas y hojas que caen permanentemente al agua (Antonio y Lasso 2003, Machado-Allison 2005, Machado-Allison *et al.* 1987, Marrero *et al.* 1997, Nakamura 2000, Pérez 1984), además de un aporte por el lavado de turberas y sabanas en el período lluvioso.

La ictiofauna que vive en estos cuerpos de agua es particularmente interesante debido a las condiciones fisicoquímicas especiales de estos ambientes, ya que utiliza el recurso al máximo, aprovechando un sinnúmero de microhábitats creados por la vegetación sumergida y flotante, los cuales funcionan como refugios para alimentación y reproducción de las especies. Los morichales representan ecosistemas muy importantes desde el punto de vista biológico en general y particularmente el componente íctico los definen muy bien. Sin embargo, son pocos los estudios integrales que se han realizado. Estos, generalmente se han restringido a la composición (listas taxonómicas), abundancia relativa y algunos aspectos de la importancia de las especies (Antonio y Lasso 2003, Machado-

Allison *et al.* 1987, Machado-Allison 1987, 2002, 2005, Marrero *et al.* 1997, Nakamura 2000, Pérez 1984). Así en Venezuela, Pérez (1984) realizó el primer estudio (río Uracoa), en el cual hizo una clasificación de los diferentes microhábitats presentes para los peces. Machado-Allison *et al.* (1987) estudiaron de la ictiofauna presente en los ríos Caris y Pao como parte de un programa de conservación, en respuesta a los impactos producidos por el desarrollo petrolero. Antonio *et al.* (1989) describen una nueva especie de *Apistogramma* proveniente del río Morichal Largo. Posteriormente Marrero *et al.* (1997) profundizan estos estudios haciendo una discusión integral de la composición de la comunidad y de la importancia de la contribución orgánica alóctona al soporte de las comunidades de peces. Nakamura (2000) hizo un estudio sobre la diversidad íctica en morichales con diferentes niveles de intervención humana. Herrera (2001), Herrera *et al.* (2012) y Nakamura *et al.* (2004), presentan una comparación de la ictiofauna entre diferentes tipos de ríos (morichales y llaneros) contiguos en la región oriental de Venezuela y evaluaron la metodología de las observaciones subacuáticas como estimadora de los parámetros de las comunidades ícticas y como método complementario para la caracterización de los microhábitats fluviales en morichales de la cuenca del río Caura. Lasso y Meri (2003) evaluaron la estructura comunitaria en diferentes hábitats del bajo río Guanipa, cuenca del golfo de Paria, incluyendo los morichales y posteriormente Lasso *et al.* (2004), estudiaron las comunidades de peces en el delta del Orinoco (caños Pederuales y Cocuina), incluyendo los hábitats de morichal. Por otro lado, Antonio y Lasso (2003) realizan un estudio taxonómico en detalle de los peces que habitan el río



L. Blanco-B.

Morichal Largo (estado Monagas), en el cual indican la presencia de más de un centenar de especies. Finalmente, Marcano *et al.* (2007), presentan una lista de los peces (más de 300 especies) habitantes del sistema de los ríos Aguaro y Guariquito en el estado Guárico, y un análisis de la importancia de los morichales para su conservación.

Para la Orinoquia colombiana, no se cuenta con trabajos ictiológicos exclusivos para los ecosistemas de morichal. Sin embargo, estos ambientes están inmersos en algunas investigaciones para el área del Puerto Carreño en el departamento del Vichada, como la de Maldonado-Ocampo (2001), que estudió los peces de la confluencia de los ríos Meta, Bitá y Orinoco y Ortega-Lara (2005), que caracterizó la biodiversidad ictiológica en la Reserva Bjonawi. Para el Parque Nacional Natural El Tuparro, Maldonado-Ocampo y Bogotá-Gregory (2007), realizaron inventarios ictiológicos. A su vez Lugo-Rugeles *et al.* (2007) evaluaron los peces ornamentales comerciales del departamento de Arauca. En el trabajo de Galvis *et al.* (2007 a), hay información de estos ambientes para el conjunto de la Orinoquia colombiana, presentando un aproximado sobre la riqueza de especies y su uso como ornamentales. Para el caso de la Amazonia colombiana el conocimiento de la ictiofauna es prácticamente inexistente, con apenas tres trabajos conocidos, el de Galvis *et al.* (2006), donde se documentan todas las especies presentes en el área de Leticia y el trabajo de Prieto (2000), que estudió la composición de un río de morichal o cananguchal en los alrededores de Leticia. El aporte más reciente corresponde a los cananguchales de la sección alta de los ríos Caquetá y Putumayo (Galvis *et al.* 2007 b).

## La ictiofauna

### II.1. Riqueza de especies en los morichales orinoquenses y los cananguchales amazónicos

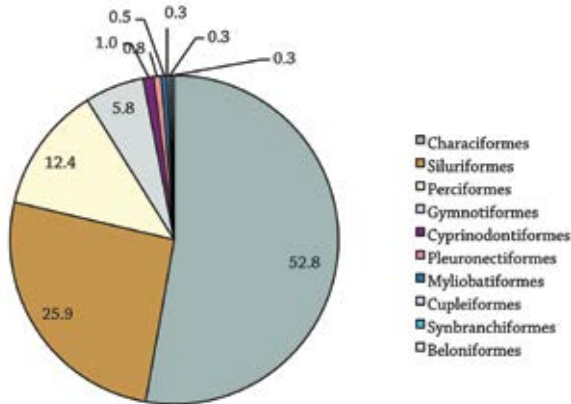
Una revisión detallada, basada en los trabajos publicados para los morichales y/o cananguchales de la Orinoquia colombiano-venezolana y la Amazonia colombiana, así como el análisis de las colecciones realizadas en ellos y depositadas en diferentes museos de Venezuela (en Colombia no están discretizadas por ecosistemas), indican la presencia de 394 especies de peces distribuidas en diez órdenes, 39 familias y 204 géneros (Anexo 1). La información de Venezuela proviene de colecciones de las cuencas de los ríos Orinoco, incluyendo sus afluentes como el Atabapo, Ventuari y Caura, al sur y oeste del país en la región guayanesa; y de los ríos Aguaro-Guariquito, Caris, Morichal Largo, Tabasca, Yabo y muchos otros en la región centro norte y este de Venezuela, lo que corresponde a los Llanos Altos y Llanos Orientales, incluyendo el Delta. La información de Colombia se extrajo de lo reportado para diferentes morichales presentes en la altillanura, el piedemonte orinoquense y de los cananguchales de la región de Leticia, Belén de los Andaquíes en Caquetá y Puerto Leguizamo en Putumayo (Anexo 1).

Al igual que lo reportado en otros estudios del Neotrópico, la ictiofauna más diversa corresponde a los Characiformes con 208 especies (52,8%), sigue en importancia el orden Siluriformes con 102 especies (25,9%) y con una diferencia considerable en la riqueza, se encuentra el orden Perciformes con 49 especies (12,4%). Finalmente están los Gymnotiformes con 23 especies (5,8%). Los demás órdenes de peces

## ICTIOFAUNA

aportan muy poco a la riqueza específica, Cyprinodontiformes y Pleuronectiformes con 3 y 4 especies c/u, Myliobatiformes

con 2 especies, y con una sola especie, los órdenes Clupeiformes, Synbranchiformes y Beloniformes (Figura 2).



**Figura 2.** Distribución porcentual (%) de las especies por órdenes, en morichales y cananguchales. Datos para la Orinoquia colombo-venezolana y Amazonia colombiana.

## II.2. Características generales y notas de la historia natural de los órdenes de peces presentes en morichales

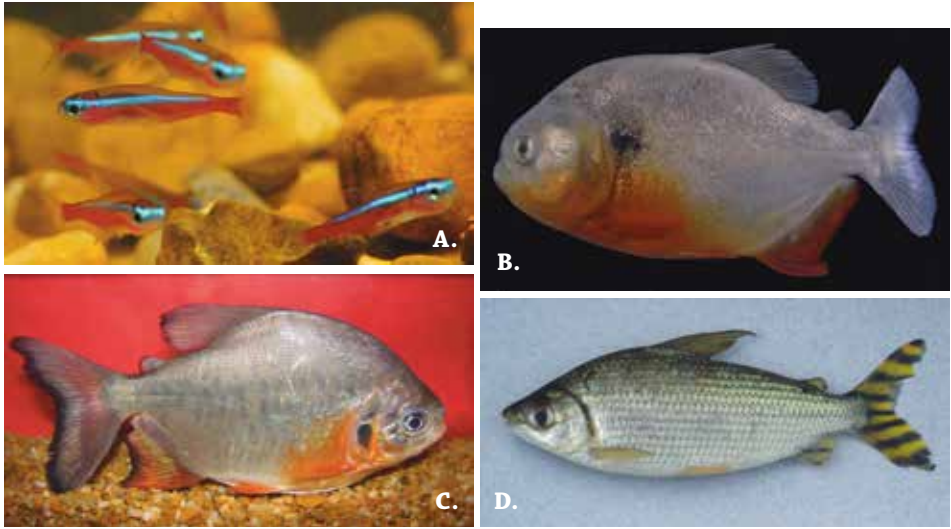
**II.2.1. Orden Characiformes** (Figura 3). Incluye peces denominados comúnmente sardinitas, bocachicos, coporos, palometas, cachamas, morocotos, tuzas, arencas. Son especies habitantes generalmente de la superficie o de la parte media de la columna de agua, con una gran variedad de hábitos alimenticios y alimentarios, reproductivos y etológicos. Algunos de ellos como los cachamas y/o morocotos (*Colossoma macropomum*, *Piaractus brachypomum*), bocachicos y coporos (*Prochilodus spp*), saipoaras (*Semaprochilodus spp*) y palometas

(*Metynnis spp*), son de hábitos migratorios y forman cardúmenes que migran aguas arriba para su reproducción. De ellas, un gran número tiene importancia económica tanto por consumo humano como por ser especies con valor ornamental.

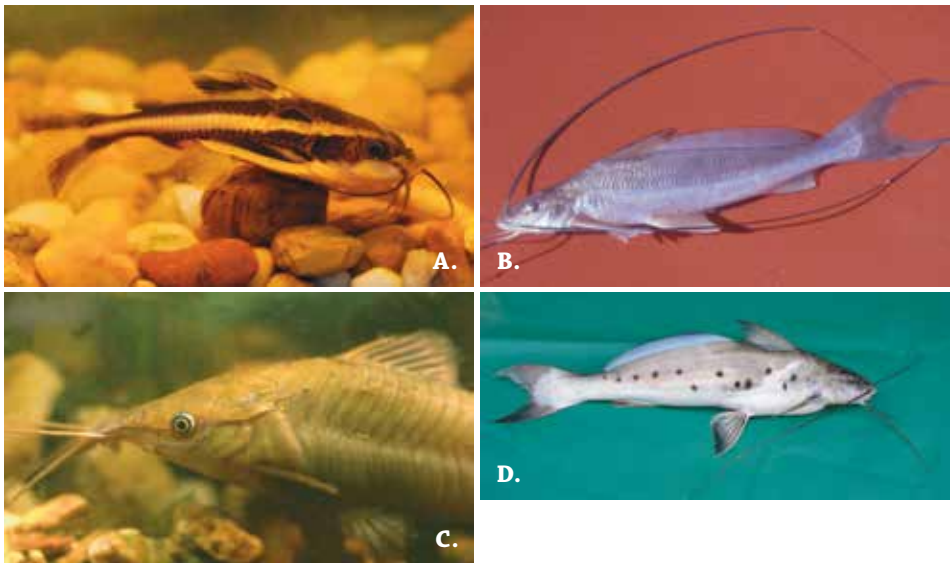
**II.2.2. Orden Siluriformes** (Figura 4). Incluye peces denominados comúnmente bagres, corronchos, cholas, tongos, torunos, rayaos, valentones y sierras. Son especies generalmente habitantes del fondo o áreas de remansos. Algunos como los corronchos y cholas (familia Loricariidae) son muy abundantes en “carameras” (troncos y ramas sumergidas). Presentan una gran variedad de formas y tamaños; algunos con estructuras óseas que cubren el cuer-



L. Blanco-B.



**Figura 3.** Characiformes representativos. A) *Paracheirodon axelrodi*. Foto: F. Trujillo; B) *Pygocentrus cariba*. Foto: N. Milani; C) *Piaractus brachipomus*. Foto: J. Hernández; D) *Semaprochilodus kneri*. Foto: O. Castillo.



**Figura 4.** Siluriformes representativos. A) *Platydoras costatus*. Foto: F. Trujillo; B) *Pimelodina flavipinnis*. Foto: O. Lasso-Alcalá; C) *Hoplosternum littorale*. Foto: O. Lasso-Alcalá; D) *Callophysus macropterus*. Foto: H. Samudio.



## ICTIOFAUNA

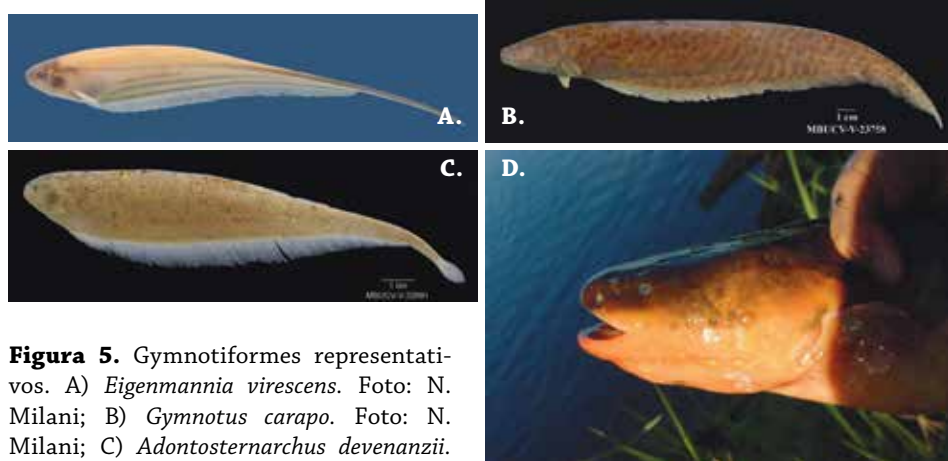
po a manera de placas y otros desnudos, cubriendo el cuerpo una piel engrosada y fuerte. Además, el grupo muestra una gran variedad de hábitos alimentarios, reproductivos y etológicos; algunos muy especializados como los “bagres parásitos” del género *Vandellia*. Los rayaos, tongos, torunos, valentones y laolaos son de hábitos migratorios en periodos reproductivos, moviéndose hacia los cauces principales de los grandes ríos donde desovan. Las larvas y juveniles (p.e. rayaos, género *Pseudoplatystoma spp*) son arrastrados y entran a las sabanas inundables, morichales o lagunas marginales para completar su ciclo de crecimiento. Varias especies de este grupo tienen importancia económica tanto por consumo humano como por ser de valor ornamental.

**II.2.3. Orden Gymnotiformes** (Figura 5). Se refiere a los peces denominados comúnmente cuchillos, machetes, peces eléctricos y tembladores. Aunque el número de especies es menor que el de los Characiformes y

Siluriformes, aun así, son especies de hábitos muy particulares y especializados desde el punto de vista biológico y ecológico.

Este grupo forma parte importante de la dieta de los grandes bagres comerciales. Son especies generalmente habitantes del fondo y áreas litorales de remansos. Se encuentran en fondos asociados con hojarasca o entre troncos y ramas sumergidas.

Tienen hábitos alimenticios planctófagos e insectívoros. La mayoría están adaptadas a aguas someras y tienen reproducción parcial, desovando varias veces al año (Provenzano 1984). Algunas especies tienen importancia económica desde el punto de vista ornamental como por ejemplo el “pez fantasma” (*Apteronotus albifrons*) y el “temblador” (*Electrophorus electricus*). En Colombia, está prohibida la captura, transporte y comercialización de esta última especie (Resolución 3532 de 2007). Gran parte de estas especies son de hábitos nocturnos.



**Figura 5.** Gymnotiformes representativos. A) *Eigenmannia virescens*. Foto: N. Milani; B) *Gymnotus carapo*. Foto: N. Milani; C) *Adontosternarchus devenanzii*. Foto: N. Milani; D) Cabeza de *Electrophorus electricus*. Foto: O. Lasso-Alcalá.



L. Blanco-B.

II.2.4. Orden Perciformes (Figura 6). Este grupo incluye peces denominados comúnmente mochorocas, mojarras, festivos, viejas, matagueros y pavones, pertenecientes a la familia Cichlidae; y las curbinas y curbinatas incluidas en la familia Sciaenidae. Son especies que en general habitan remansos y zonas lénticas, las cuales en los morichales pueden ser profundas o someras. Son generalmente omnívoros incluyendo en sus dietas vegetales, insectos y peces. Dos grupos son reconocidos ictiófagos: los matagueros (*Crenicichla spp*) y los pavones (*Cichla spp*), estos últimos muy apetecidos por la calidad de su carne y muy valorados en la

pesca deportiva, principalmente las especies *Cichla orinocensis* y *Cichla temensis*. Los hábitos reproductivos de este grupo son complejos, la mayoría exhiben cortejo prenupcial, cuidado parental de las crías y territorialidad extrema, además de un marcado dimorfismo sexual en algunos géneros (p.e. *Apistogramma*). Hacen nidos aprovechando cavidades en la arena, rocas, restos vegetales sumergidos y plantas acuáticas. Uno o ambos padres frecuentemente cuidan el nido y la prole, y en algunos casos existe la incubación bucal (p.e. *Heros severum* y *Geophagus spp*). La mayoría de las especies de la familia Cichlidae exhiben bellos colores que los convierten



**Figura 6.** Perciformes representativos. A) *Apistogramma megaptera*. Foto: I. Mikolji; B) *Andinoacara pulcher*. Foto: B. Román; C) *Polycentrus schomburgkii*. Foto: J. Hernández; D) *Crenicichla saxatilis*. Foto: J. Hernández.

## ICTIOFAUNA

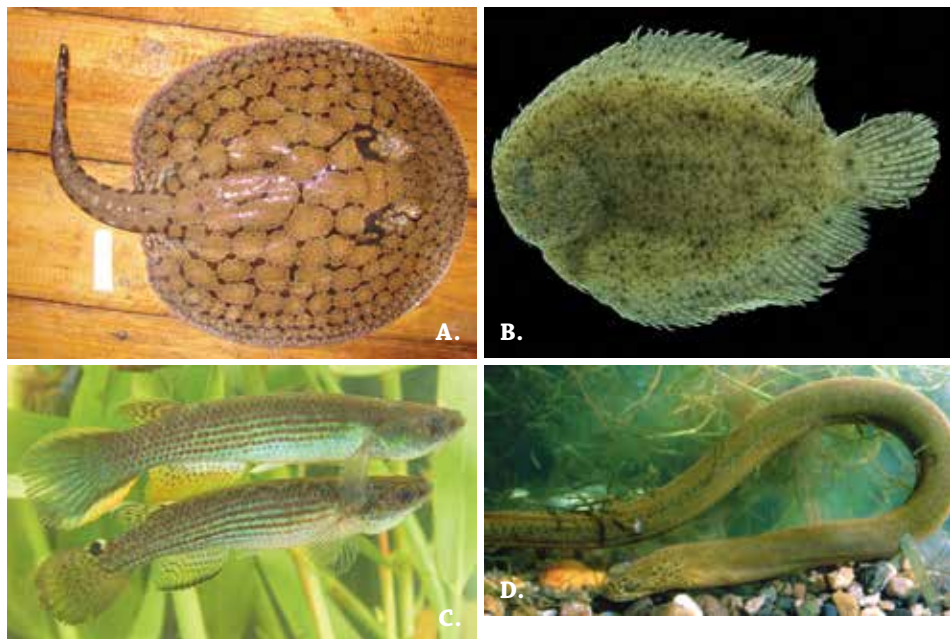
en potenciales rubros comerciales para el comercio ornamental. Algunos de ellos ya son famosos en esta industria como los “ramirenses” (*Mikrogeophagus ramirezi*), los “peces angel” (*Pterophyllum altum*), los “cara e caballo” (*Geophagus spp*) y el “oscar” (*Astronotus sp.*), siendo algunas especies endémicas de la cuenca del Orinoco.

Por otro lado, las principales especies que forman parte de la dieta de pobladores ribereños son los pavones (*Cichla spp*), mataguaros (*Crenicichla spp*) y pavonas (*Astronotus sp.*).

También la familia Sciaenidae, con la “curbinata” (*Plagioscion squamosissimus*) posee

un importante valor comercial debido a la alta calidad de su carne, además de ser muy apetecida por los pobladores ribereños.

**II.2.5. Otros grupos** (Figura 7). Por último, existe una miscelánea de grupos pobremente representados en la ictiofauna continental, que es necesario tomarlos en cuenta, ya que algunos de ellos pueden ser indicadores de perturbación, como por ejemplo: a) los “peces anuales”, “guppies” y “rivúlidos” del orden Cyprinodontiformes. Estos son habitantes de charcas temporales y zonas litorales que se forman durante el período de lluvias entre plantas acuáticas y riachuelos; b) los “lenguados” del orden Pleuronectiformes, habitantes típicos



**Figura 7.** Otros grupos representativos. A) *Potamotrygon orbignyi*. Foto: J. Hernández; B) *Hypoclinemus mentalis*. Foto: N. Milani; C) *Anablepsoides deltaphilus*. Foto: O. Lasso-Alcalá; D) *Synbranchus marmoratus*. Foto: O. Lasso-Alcalá.

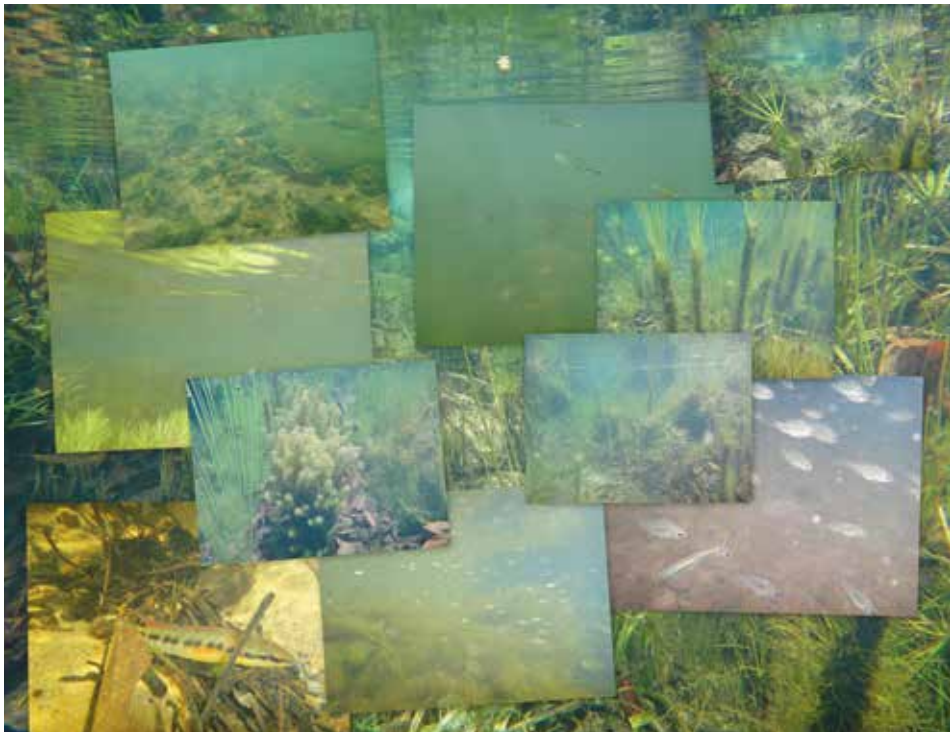


L. Blanco-B.

de los fondos arenosos litorales; c) las sardinias y arencas, del orden Clupeiformes, que incluyen a las “sardinatas” (*Pellona spp*), especies de importancia económica y otras especies minúsculas que forman parte del “forraje” de especies ictiófagas; d) finalmente, las especies de “rayas” de la familia Potamotrygonidae. Al igual que los “tembladores” y “caribes” las “rayas de río” son animales que han participado en la construcción de la idiosincrasia de numerosas poblaciones ribereñas, y sus propiedades biológicas han sido descritas por los expedicionarios y naturalistas europeos desde las primeras narrativas de las Crónicas de Indias.

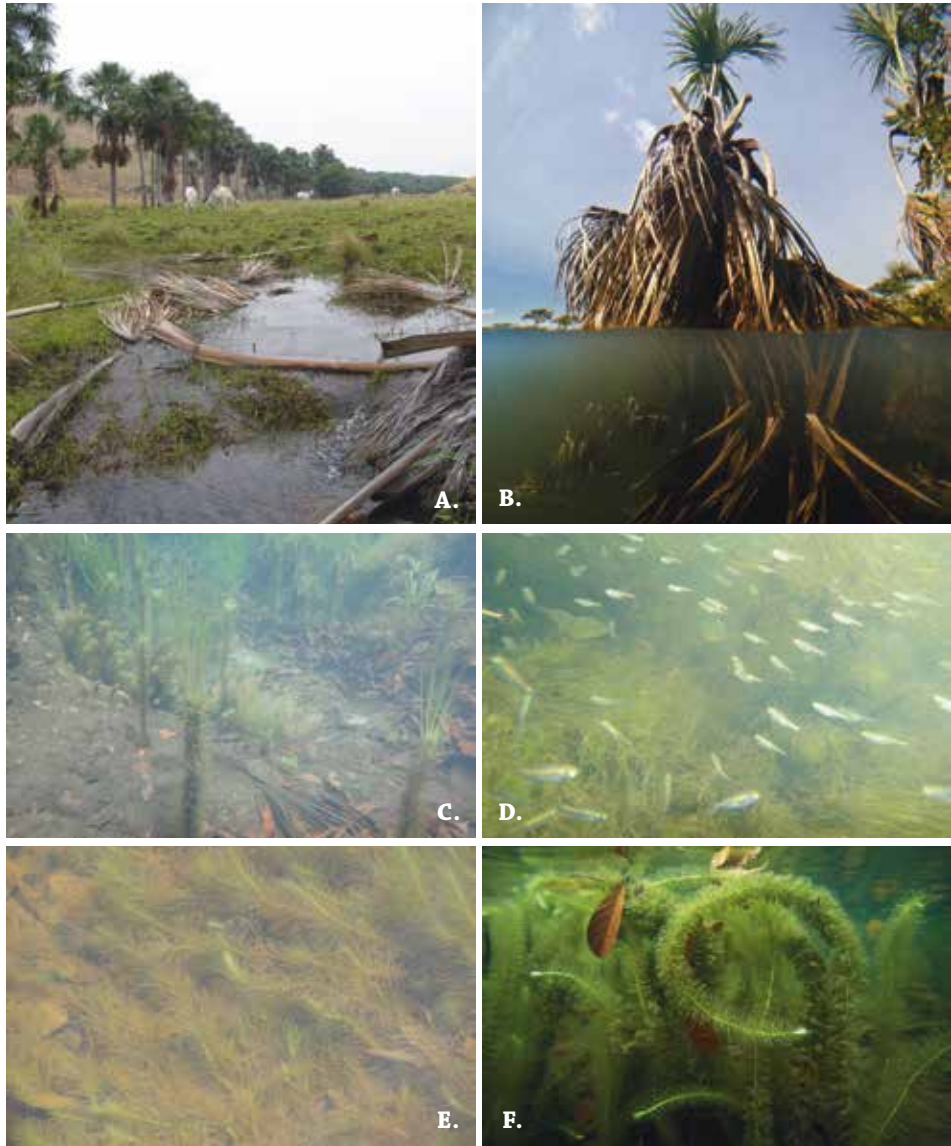
### II.3. Distribución y uso de los microhábitats

Muy pocos estudios se han realizado para determinar la distribución espacial de las especies en el morichal. Sin embargo, los trabajos como los de Lasso *et al.* (2003, 2004), Nakamura (2000), Nakamura *et al.* (2004), los videos realizados por Iván Mikolji (Fundación Peces de Venezuela, [www.aquatic-experts.com](http://www.aquatic-experts.com)) y observaciones de los presentes autores, así como colaboradores (Mijares com. pers.), dan una idea preliminar esta distribución (Figuras 8 y 9). Entre las especies que se encuentran asociadas a la superficie y cauce principal,



**Figura 8.** Microhábitats en morichales del Arauca. Foto: F. Mijares.

## ICTIOFAUNA



**Figura 9.** Microhábitats en morichales de la Orinoquia venezolana. A) Morichal abierto, época seca. Foto: L. Mesa; B) hojas de palma sumergidas. Foto: I. Mikolji; C) fondo de un río típico de morichal. Foto: I. Mikolji; D) cardúmen de *Hemigrammus* sp. entre la vegetación acuática sumergida. Foto: I. Mikolji; E) columna de agua cubierta por la planta *Mayaca* sp. (Mayacaceae). Foto: L. Mesa; F) detalle de *Mayaca* sp., especie de hábitos sumergidos muy importante como refugio para los peces. Foto: I. Mikolji.



L. Blanco-B.

se encuentran las pertenecientes a los géneros *Acestrorhynchus*, *Brycon*, *Bryconops*, *Astyanax*, *Moenkhausia* (*colletti* y *copei*), que muestran un nado rápido y continuo.

En la superficie pero asociados a las zonas litorales, hay un gran número de especies de los géneros *Copella*, *Pyrrhulina*, *Hemigrammus*, *Hyphessobrycon*, *Nannostomus*, juveniles de la familia Anostomidae y numerosos cíclidos pequeños (*Apistogramma*, *Bujurquina*, *Dicrossus*, *Heros*, *Aequidens*), generalmente en sus fases juveniles. También viven en estos hábitats, pero escondidos entre las raíces de plantas acuáticas y carameras, numerosas especies de peces eléctricos (Gymnotiformes) y bagres (Siluriformes).

En las zonas del cauce central en toda la columna de agua, son frecuentes las especies de los géneros *Brycon*, *Semaprochilodus* y algunos curimátidos, estos dos últimos grupos asociados al fondo debido a sus hábitos alimentarios (detritívoros). También se observan algunos cíclidos de gran porte como *Cichla*, *Geophagus* y *Satanoperca*; también de hábitos bentófagos. También encontramos en esta zona a los grandes bagres.

En los fondos litorales se encuentran las guaibinas (*Hoplias malabaricus* y *Hoplerythrinus unitaeniatus*) y los mataguaros (*Crenicichla* spp).

Mención aparte requieren los morichales del delta del Orinoco y golfo de Paria, dadas sus particularidades limnológicas. Estos ambientes son poco profundos (máximo 0,5 m), de transparencia elevada (de 20 cm a total), aguas negras y claras (mezcladas), temperatura entre 25 y 26 °C, aguas ácidas (pH=6,2) y anóxicas (> 2 ppm de oxígeno disuelto). A esto se une la influencia estacional de la cuña salina

que en conjunto determinan una oligotrofia que se ve reflejada en la composición comunitaria (baja riqueza y diversidad, baja abundancia, densidad y biomasa) y diversidad en la estructura trófica (dependencia de elementos alóctonos) (Lasso *et al.* 2004). En los morichales de Delta se han identificado 13 especies, de las cuales las más abundantes de acuerdo al índice de dominancia comunitaria (IDC=0,81) fueron: *Hemigrammus* sp. (identificada como *Hyphessobrycon axelrodi*) y *Pyrrhulina brevis* (identificada como *P. filamentosa*). Le siguen en importancia *Poecilia picta*, *Anablepsoides deltaphilus*, *Polycentrus schomburgkii*, *Callichthys callichthys*, *Apistogramma* sp., *Cichlasoma taenia* y *Nannacara quadrispiniae*. En comparación con otros ambientes deltaicos inundables, los morichales fueron los menos diversos ( $H' = 0,61$  a  $1,39$ ), equitativos ( $0,33$  a  $0,79$ ) y con la menor densidad de peces ( $2$  a  $8$  peces/m<sup>2</sup>, media=4) y biomasa ( $5$  g/m<sup>2</sup>) (Lasso *et al.* op. cit.).

En el caso de la cuenca del golfo de Paria los morichales muestran una estructura muy parecida, aunque están muy interrelacionados con los bosques de pantano dominados por el cuajo (*Virola surinamensis*), el bucare de agua, el sangrito y el peramancillo (*Symphonia globulifera*). Tienen una menor riqueza (7 sp.), con *Hemigrammus* sp., *Pyrrhulina brevis*, *Poecilia picta*, *Anablepsoides deltaphilus*, *Polycentrus schomburgkii* y dos especies adicionales de gran importancia para la dieta de las comunidades indígenas Warao, la guarapita (*Erythrinus erythrinus*) y el agua dulce (*Hoplerythrinus unitaeniatus*). Las especies más abundantes fueron *Pyrrhulina brevis* y *Anablepsoides deltaphilus* (IDC=0,97), con una diversidad y equidad baja ( $H' = 0,03$  a  $0,22$ ;  $J = 0,06$  a  $0,37$ ), al igual que la densidad ( $2$  a  $7$  peces/m<sup>2</sup>) y biomasa ( $0,3$  a  $0,9$  g/m<sup>2</sup>) (Lasso y Meri 2003).

## ICTIOFAUNA

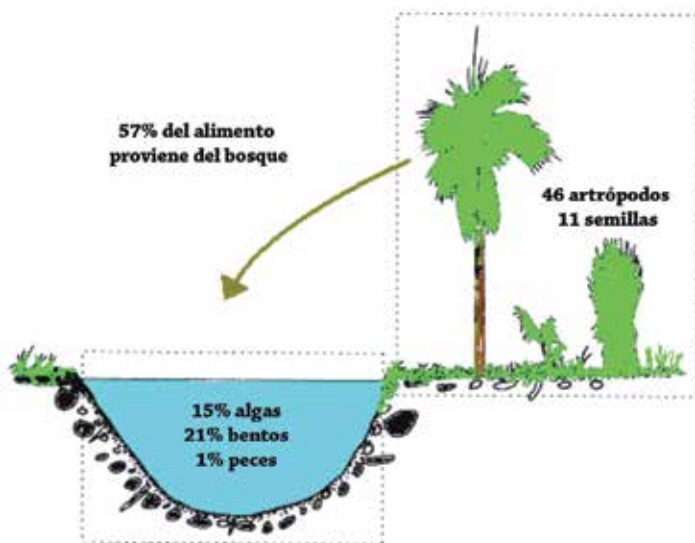
**II.4. Estructura trófica**

Al igual que otros aspectos ecológicos de los peces de morichales, poco se conoce sobre la estructura trófica. Marrero *et al.* (1997) mostraron la importancia del material alóctono consumido por los peces en estos ambientes en los Llanos Orientales de Venezuela (Formación Mesa), donde el 57% del recurso trófico proviene de los bosques en forma de material orgánico animal (principalmente artrópodos) y vegetal (frutos y semillas), mientras que un 37% lo constituye material autóctono, como algas, zooplancton y peces; el porcentaje restante (40%) corresponde a detritus (Figura 10).

Ejemplos particulares que refuerzan la hipótesis de la alta dependencia de la ictiofauna por el material alóctono presente en el ecosistema circundante a la película

de agua del morichal. Es el caso de algunos Siluriformes como *Goeldiella eques* (familia Heptapteridae), la cual en el río Casiquiare y en el río Aguaro en los llanos altos venezolanos, basa su dieta en artrópodos alóctonos y peces (Figura 11). La familia Auchenipteridae se comporta de manera similar, donde *Trachelyopterus galeatus* es una especie depredadora con dominancia en el consumo de artrópodos alóctonos (Tabla 1). Otros auqueniptéridos carnívoros como *Tetranematchthys wallacei*, basan su dieta en peces e insectos de origen alóctono y *Trachycorystes trachycorystes* consume principalmente insectos tanto de origen alóctono como autóctono (Andrade-López y Machado-Allison 2009).

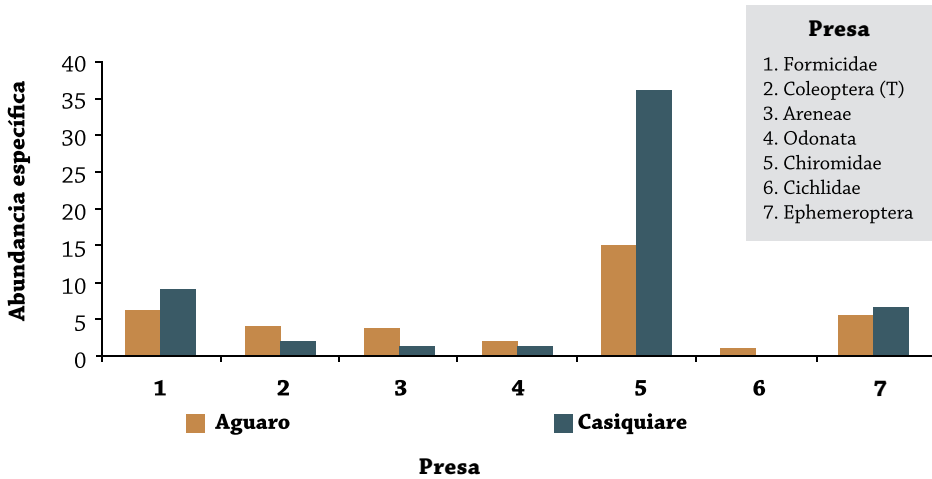
Complementariamente, Nakamura (2000) proporciona un análisis trófico de algunas especies presentes en los morichales del



**Figura 10.** Aporte porcentual del material alóctono y autóctono a la red trófica. Fuente: Marrero *et al.* (1997).



L. Blanco-B.



**Figura 11.** Hábitos alimenticios de *Goeldiella eques*. Fuente: Andrade-López y Machado-Allison (2009).

**Tabla 1.** Hábitos alimenticios de *Trachelyopterus galeatus*.

Presa	Estadio	Origen
Familia Formicidae	Adulto	Alóctono
Orden Coleoptera	Adulto	Alóctono
Familia Curculionidae	Adulto	Alóctono
Familia Scarabaeidae ( <i>Dichotomius</i> )	Adulto	Alóctono
Orden Ephemeroptera	Ninfa	Autóctono
Orden Diptera	Pupa	Autóctono
Familia Culicidae	Adulto	Alóctono
Orden Orthoptera	Adulto	Alóctono
Orden Trichoptera	Larva	Autóctono
Orden Arachnida (Araneae)	Adulto	Alóctono

río Caura en la Guayana venezolana (Tabla 2). Se observa una dominancia de las especies que se alimentan parcial o totalmente de insectos (21 sp.). Le siguen en importancia las que utilizan zooplancton (10

sp.), las cuales son en su mayoría formas pequeñas y generalmente de hábitos pelágicos, como los géneros *Pyrrhulina* y *Nannostomus*, y el pez eléctrico *Eigenmannia*. La omnivoría parcial o estricta se observa en



## ICTIOFAUNA

**Tabla 2.** Grupos tróficos de las especies registradas en tres morichales del río Caura. (H): herbívoro; (D): detritívoro; (O): omnívoro; (C): carnívoro; (En): entomófago; (Zoo): zooplanctófago; (Inv): invertebrados; (I): ictiófagos. Fuente: Nakamura (2000).

Orden	Familia	Especie	Grupo Trófico
Characiformes	Anostomidae	<i>Laemolyta taeniata</i>	H-En
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus friderici</i>	O-H
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus granti</i>	C:En
Characiformes	Characidae	<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>	C:I
Characiformes	Characidae	<i>Brycon falcatus</i>	H-En
Characiformes	Characidae	<i>Bryconops giacopinii</i>	C:En
Characiformes	Characidae	<i>Hemigrammus levis</i>	C:En-Zoo
Characiformes	Characidae	<i>Hemigrammus micropterus</i>	C:Zoo
Characiformes	Characidae	<i>Hemigrammus rhodostomus</i>	C:En-Zoo
Characiformes	Characidae	<i>Hemigrammus stictus</i>	C:En-Zoo
Characiformes	Characidae	<i>Moenkhausia collettii</i>	C:Zoo
Characiformes	Characidae	<i>Phenacogaster megalostictus</i>	C:En
Characiformes	Characidae	<i>Myleus sp.</i>	H
Characiformes	Curimatidae	<i>Curimatopsis macrolepis</i>	D
Characiformes	Curimatidae	<i>Cyphocharax spilurus</i>	D
Characiformes	Erythrinidae	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	C:I
Characiformes	Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i>	C:I
Characiformes	Hemiodontidae	<i>Hemiodus cf. semitaeniatus</i>	O-En
Characiformes	Lebiasinidae	<i>Copella metae</i>	C:En
Characiformes	Lebiasinidae	<i>Nannostomus cf. anduzei</i>	C:En
Characiformes	Lebiasinidae	<i>Pyrrhulina lugubris</i>	C:En
Characiformes	Prochilodontidae	<i>Semaprochilodus kneri</i>	O-En
Gymnotiformes	Sternopygidae	<i>Eigenmannia virescens</i>	C:En-Zoo
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Tetranematichthys quadrifilis</i>	C:I
Siluriformes	Doradidae	<i>Platydoras costatus</i>	O
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Goeldiella eques</i>	C:I
Perciformes	Cichlidae	<i>Acaronia vultuosa</i>	C:Inv
Perciformes	Cichlidae	<i>Aequidens diadema</i>	C:Inv
Perciformes	Cichlidae	<i>Apistogramma sp.</i>	C:En-Zoo
Perciformes	Cichlidae	<i>Cichla orinocensis</i>	C:I
Perciformes	Cichlidae	<i>Dicrossus filamentosus</i>	O
Perciformes	Cichlidae	<i>Crenicichla sp.</i>	C:I
Perciformes	Cichlidae	<i>Heros severus</i>	O-H



L. Blanco-B.

**Tabla 2.** Continuación.

Orden	Familia	Especie	Grupo Trófico
Perciformes	Cichlidae	<i>Hypselaacara coryphaenoides</i>	C:I-En
Perciformes	Cichlidae	<i>Mesonauta insignis</i>	H-En
Perciformes	Cichlidae	<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	O-En
Perciformes	Cichlidae	<i>Satanoperca daemon</i>	O-H-En-Zoo

ocho especies, especialmente en *Dicrossus filamentosus* y *Platydoras costatus*. El grupo de los ictiófagos estuvo representado principalmente por cinco especies, con formas típicamente depredadoras, como los pavones (*Cichla*), mataguaros (*Crenicichla*), cara e'perros (*Acestrohyinchus*) y bagres como *Goeldiella* y *Tetranematichthys*.

## II.5. Importancia económica de la ictiofauna

Además de la gran diversidad, uno de los aspectos más importantes de los morichales se refiere al aporte alimenticio a los pobladores, principalmente comunidades indígenas. La tabla 3 muestra

**Tabla 3.** Lista de especies de peces presentes en los morichales de importancia comercial y de consumo de subsistencia.

Especie	Nombre Común
<i>Pellona castelnaeana</i>	Sardinata
<i>Ageneiosus magoi</i>	Bagre rambao
<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	Valentón
<i>Brachyplatystoma juruense</i>	Valentón, laoláo
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	Dorado
<i>Brachyplatystoma vaillantii</i>	Valentón, laoláo
<i>Calophysus macropterus</i>	Zamurito
<i>Brachyplatystoma platynemum</i>	Bagre jipi
<i>Megalonema platycephalum</i>	Bagre
<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	Cajaro
<i>Pseudoplatystoma orinocoense</i>	Rayao
<i>Pseudoplatystoma metaense</i>	Rayao, bagre tigre

Especie	Nombre Común
<i>Hoplosternum littorale</i>	Busco, curito
<i>Oxydoras niger</i>	Sierra negra
<i>Pterygoplichthys multiradiatus</i>	Corroncho
<i>Prochilodus mariae</i>	Coporo
<i>Semaprochilodus laticeps</i>	Sapoara
<i>Hoplias malabaricus</i>	Guavina
<i>Hydrolycus tatauaia</i>	Payara
<i>Colossoma macropomum</i>	Cachama
<i>Mylossoma duriventre</i>	Palometa
<i>Piaractus brachypomus</i>	Morocoto
<i>Pygocentrus cariba</i>	Caribe colorado
<i>Astronotus</i> sp.	Pavona
<i>Cichla orinocensis</i>	Pavón

## ICTIOFAUNA

aquellas especies que forman parte de la pesquería de sustento y en algunos casos representa también un valor de intercambio comercial. Como se puede observar, existen representantes de los grandes grupos como son los bagres (orden Siluriformes) y los “peces de escamas” como las coporos, sapoaras, palometas, morocotos y cachamas (orden Characiformes).

Por otro lado existe un potencial pesquero ornamental aún no explotado en profundidad en Venezuela, aunque en Colombia si se comercializa comúnmente. La tabla 4 muestra las principales especies que forman parte del mercado tradicional de exportación hacia los Estados Unidos y Europa.

**Tabla 4.** Lista de especies de peces de importancia económica ornamental. Fuente: (Royero 1993) y observaciones personales.

<b>Myliobatiformes (rayas)</b>	<b>Auchenipteridae</b>
<b>Potamotrygonidae</b>	<i>Ageneiosus pardalis</i>
<i>Potamotrygon motoro</i>	<i>Ageneiosus magoi</i>
<i>Potamotrygon orbignyi</i>	<i>Auchenipterus nuchalis</i>
<b>Characiformes</b>	<i>Tatia aulopygia</i>
<b>Curimatidae (bocachicos)</b>	<b>Gymnotiformes (peces electricos)</b>
<i>Curimatopsis evelynae</i>	<b>Gymnotidae</b>
<i>Curimatopsis macrolepis</i>	<i>Electrophorus electricus</i>
<i>Cyphocharax spilurus</i>	<i>Gymnotus carapo</i>
<b>Prochilodontidae</b>	<b>Sternopygidae</b>
<i>Semaprochilodus kneri</i>	<i>Distocyclus conirostris</i>
<b>Anostomidae</b>	<i>Eigenmannia macrops</i>
<i>Anostomus anostomus</i>	<i>Eigenmannia virescens</i>
<i>Anostomus ternetzi</i>	<i>Rhabdolichops caviceps</i>
<i>Abramites hypselonotus</i>	<i>Sternopygus macrurus</i>
<i>Laemolyta taeniata</i>	<b>Rhamphichthyidae</b>
<i>Leporinus brunneus</i>	<i>Rhamphichthys marmoratus</i>
<i>Leporinus fasciatus</i>	<i>Rhamphichthys rostratus</i>
<i>Leporinus friderici</i>	<b>Hypopomidae</b>
<i>Leporinus maculatus</i>	<i>Brachyhypopomus beebei</i>
<b>Crenuchidae (voladoritas)</b>	<i>Brachyhypopomus brevirostris</i>
<i>Melanocharacidium blennioides</i>	<i>Hypopygus lepturus</i>
<i>Characidium steindachneri</i>	<i>Microsternarchus bilineatus</i>
<i>Characidium fasciatum</i>	<i>Steatogenys elegans</i>



L. Blanco-B.

**Tabla 4.** Continuación.

<b>Hemiodontidae</b>	<b>Apteronotidae</b>
<i>Hemiodopsis gracilis</i>	<i>Adontosternarchus devenanzii</i>
<i>Hemiodus immaculatus</i>	<i>Apteronotus albifrons</i>
<i>Hemiodus unimaculatus</i>	<i>Sternarchorhamphus muelleri</i>
<b>Gasteropelecidae (hachas)</b>	<i>Sternarchorhynchus normyrus</i>
<i>Carnegiella marthae</i>	<i>Sternarchorhynchus</i> sp.
<i>Thoracocharax stellatus</i>	<b>Cyprinodontiformes (gupys, peces anuales)</b>
<b>Characidae (tetras)</b>	<b>Poeciliidae</b>
<i>Acestrorhynchus falcatus</i>	<i>Poecilia reticulata</i>
<i>Aphyocharax alburnus</i>	<b>Rivulidae</b>
<i>Aphyocharax yekwanae</i>	<i>Anablepsoides deltaphilus</i>
<i>Astyanax bimaculatus</i>	<i>Rachovia maculipinnis</i>
<i>Brachychalcinus orbicularis</i>	<b>Beloniformes (peces aguja)</b>
<i>Brycon bicolor</i>	<b>Belonidae</b>
<i>Bryconamericus beta</i>	<i>Potamorrhaphis guianensis</i>
<i>Bryconops colaroja</i>	<b>Synbranchiformes (anguilas)</b>
<i>Bryconops giacopinii</i>	<b>Synbranchidae</b>
<i>Bryconops humeralis</i>	<i>Synbranchus marmoratus</i>
<i>Catopryon mento</i>	<b>Perciformes (cíclidos y curvinatas)</b>
<i>Colossoma macropomum</i>	<b>Familia Sciaenidae</b>
<i>Gymnocorymbus thayeri</i>	<i>Plagioscion squamosissimus</i>
<i>Hemigrammus rhodostomus</i>	<b>Polycentridae</b>
<i>Hemigrammus unilineatus</i>	<i>Monocirrhus polyacanthus</i>
<i>Hyphessobrycon eques</i>	<i>Polycentrus schomburgkii</i>
<i>Iguanodectes spilurus</i>	<b>Familia Cichlidae</b>
<i>Jupiaba mucronata</i>	<i>Acaronia vultuosa</i>
<i>Markiana geayi</i>	<i>Aequidens diadema</i>
<i>Metynnis argenteus</i>	<i>Aequidens metae</i>
<i>Metynnis luna</i>	<i>Andinoacara pulcher</i>
<i>Moenkhausia collettii</i>	<i>Apistogramma guttata</i>
<i>Moenkhausia cotinho</i>	<i>Apistogramma hoignei</i>
<i>Moenkhausia dichroua</i>	<i>Apistogramma hongsloui</i>
<i>Moenkhausia lepidura</i>	<i>Apistogramma megaptera</i>
<i>Moenkhausia oligolepis</i>	<i>Astronotus</i> sp.

## ICTIOFAUNA

**Tabla 4.** Continuación.

<i>Myleus schomburgkii</i>	<i>Biotodoma cupido</i>
<i>Myleus torquatus</i>	<i>Biotodoma wavrini</i>
<i>Myloplus rubripinnis</i>	<i>Bujurquina mariae</i>
<i>Mylossoma aureum</i>	<i>Caquetaia kraussii</i>
<i>Mylossoma duriventre</i>	<i>Chaetobranchus flavescens</i>
<i>Odontostilbe pulchra</i>	<i>Cichla monoculus</i>
<i>Paracheirodon axelrodi</i>	<i>Cichla orinocensis</i>
<i>Piaractus brachypomus</i>	<i>Cichla temensis</i>
<i>Pristella maxillaris</i>	<i>Cichlasoma amazonarum</i>
<i>Pristobrycon maculipinnis</i>	<i>Cichlasoma bimaculatum</i>
<i>Pristobrycon striolatus</i>	<i>Cichlasoma orinocense</i>
<i>Pygocentrus cariba</i>	<i>Crenicichla geayi</i>
<i>Rhinobrycon negrensis</i>	<i>Crenicichla johanna</i>
<i>Serrasalmus irritans</i>	<i>Crenicichla cf. lenticulata</i>
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	<i>Crenicichla lugubris</i>
<i>Tetragonopterus argenteus</i>	<i>Crenicichla saxatilis</i>
<i>Tetragonopterus chalcus</i>	<i>Crenicichla sveni</i>
<i>Thayeria obliqua</i>	<i>Crenicichla cf. wallacii</i>
<i>Xenagoniates bondi</i>	<i>Dicrossus filamentosus</i>
<b>Lebiasinidae</b>	<i>Geophagus abalios</i>
<i>Copella nattereri</i>	<i>Geophagus altifrons</i>
<i>Nannostomus eques</i>	<i>Heros severus</i>
<i>Nannostomus marilynae</i>	<i>Hoplarchus psittacus</i>
<i>Nannostomus unifasciatus</i>	<i>Hypselacara coryphaenoides</i>
<i>Pyrrhulina brevis</i>	<i>Mesonauta egregius</i>
<b>Ctenoluciidae</b>	<i>Mesonauta insignis</i>
<i>Boulengerella lateristriga</i>	<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>
<b>Siluriformes (bagres)</b>	<i>Nannacara quadrispinae</i>
<b>Aspredinidae</b>	<i>Pterophyllum altum</i>
<i>Bunocephalus amaurus</i>	<i>Pterophyllum scalare</i>
<b>Callichthyidae</b>	<i>Satanoperca daemon</i>
<i>Callichthys callichthys</i>	<i>Satanoperca jurupari</i>
<i>Corydoras aeneus</i>	<i>Satanoperca leucosticta</i>
<i>Corydoras septentrionalis</i>	<i>Satanoperca mapiritensis</i>



L. Blanco-B.

**Tabla 4.** Continuación.

<i>Hoplosternum littorale</i>	<b>Pleuronectiformes (lenguados)</b>
<i>Megalechis picta</i>	<b>Achiridae</b>
<b>Doradidae</b>	<i>Achirus novoae</i>
<i>Agamyxis albomaculatus</i>	<i>Achiropsis nattereri</i>
<i>Scorpiodoras heckelii</i>	<i>Hypoclinemus mentalis</i>
<i>Hassar wilderi</i>	
<i>Platydoras armatulus</i>	
<i>Platydoras costatus</i>	
<i>Pterodoras</i> sp.	

## Bibliografía

- Andrade-López, J. y A. Machado-Allison. 2009. Aspectos morfológicos y ecológicos de las especies de Heptapteridae y Auchenipteridae presentes en el morichal Nicolasito (río Aguaro, Estado Guárico, Venezuela). *Boletín Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales*. 49 (3): 35-59.
- Antonio, M. E., S. O. Kullander y C. A. Lasso. 1989. Descripción de una nueva especie de *Apistogramma* (Teleostei-Cichlidae) del río Morichal Largo de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*. 12 (3-4): 131-139.
- Antonio, M. E. y C. A. Lasso. 2003. Los peces del río Morichal Largo, Estados Monagas y Anzoátegui, cuenca del río Orinoco, Venezuela. *Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales*. 156: 5-118.
- Buckup, P. A. 1993. Review of the Characidiin fishes (Teleostei: Characiformes), with descriptions of four new genera and ten new species. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*. 4 (2): 97-154.
- Castellanos, C. 2002. Distribución espacial de la comunidad de peces en una quebrada de aguas negras amazónicas, Leticia, Colombia. Tesis de pregrado, Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 184 pp.
- Celis, J. A. (s/f). Plan de manejo Parque Nacional Natural Amacayacu. Documento ejecutivo de la línea base. 33 pp.
- Chernoff, B., A. Machado-Allison, F. Provenzano, P. W. Willink y P. Petry. 2002. *Bryconops imitator*, a new species from the río Caura basin of Venezuela (Teleostei: Characiformes). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 13 (3): 193-202.
- Chernoff, B. y A. Machado-Allison. 2005. *Bryconops magoi* y *Bryconops collettei* (Characiformes: Characidae), two new freshwater fish species from Venezuela, with comments on *B. caudomaculatus* (Günther). *Zootaxa* 1094: 1-23.
- Galvis, G., J. I. Mojica, S. R. Duque, C. Castellanos, P. Sánchez-Duarte, M. Arce, A. Gutiérrez, L. F. Jiménez, M. Santos, S. Vejarano, F. Arbeláez, E. Prieto y M. Leiva. 2006. Peces del medio Amazonas, Región Leticia. Serie de guías tropicales de campo No. 5. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos, Bogotá, Colombia. 586 pp.
- Galvis, G., J. I., Mojica, F. Provenzano, C. A. Lasso, D. C. Taphorn, R. Royero, C. Castellanos, A. Gutiérrez C., M. A. Gutiérrez, Y. López, L. M. Mesa, P. Sánchez-Duarte y C. A. Cipamocha. 2007 a. Peces de la Orinoquía colombiana con énfasis en especies de interés ornamental. Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER) y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 425 pp.
- Galvis, G., P. Sánchez-Duarte, L. M. Mesa S., Y. López, M. A. Gutiérrez, A. Gutiérrez

## ICTIOFAUNA

- C., M. Leiva C. y C. Castellanos. 2007 b. Peces de la Amazonía colombiana con énfasis en especies de interés ornamental. Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER), Universidad Nacional de Colombia e Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (SINCHI), Bogotá, Colombia. 489 pp.
- González-B., V. 2009. Estructura y funcionamiento del sistema ecológico de los morichales de los Llanos Orientales de Venezuela: una introducción. Mimeografiado. 113 pp.
  - Herrera, M. 2001. Estudio comparativo de la estructura de las comunidades de peces en tres ríos de morichal y un río llanero, en los Llanos Orientales de Venezuela. Tesis de Maestría en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Mérida, Venezuela. 125 pp.
  - Herrera, M., S. Segnini y A. Machado-Allison. 2012. Comparación entre un ecosistema de morichal y un río llanero a través de la composición taxonómica, constancia y abundancia de especies icticas. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales*. 51 (1): 9-29.
  - Lasso, C. A. y J. Meri. 2003 ("2001"). Estructura comunitaria de la ictiofauna en herbazales y bosques inundables del bajo río Guanipa, cuenca del golfo de Paria, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 155: 73-89.
  - Lasso, C. A., J. Meri y O. M. Lasso-Alcalá. 2004 ("2003"). Composición, aspectos ecológicos y uso del recurso íctico en el Bloque Delta Centro, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 155: 73-89.
  - Lasso, C. A., A. Giraldo, O. M. Lasso-Alcalá, O. León-Mata, C. DoNascimento, N. Milani, D. Rodríguez-Olarte, J. C. Señaris y D. Taphorn. 2003. Peces de los ecosistemas acuáticos de la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, Estado Amazonas, Venezuela: resultados del AquaRAP 2003. Pp. 114-122. *En*: Lasso, C. A., J. C. Señaris, L. E. Alonso y A. Flores (eds.). Evaluación rápida de la biodiversidad de los ecosistemas acuáticos en la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, Estado Amazonas (Venezuela). *Boletín RAP de Evaluación Biológica* 30. Conservation International. Washington DC, USA.
  - Lasso, C. A. 2004. Los peces de la Estación Biológica El Frío y Caño Guaritico (Estado Apure), Llanos del Orinoco, Venezuela. Publicación del Comité Español del Programa MaB y de la Red IberoMaB de la UNESCO, Sevilla, España. 458 pp.
  - Lugo-Rugeles, M., L. Vásquez y C. Bayona. 2007. Catálogo de peces ornamentales comerciales de Arauca. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 51 pp.
  - Machado-Allison, A. 1987. Los peces de los ríos Caris y Pao Estado Anzoátegui: clave ilustrada para su identificación. Ediciones Corpoven, Gráficas Armitano, Caracas, 67 pp.
  - Machado-Allison, A. 2002. Los peces caribes de Venezuela: una aproximación a su estudio taxonómico. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 62 (1): 35-88.
  - Machado-Allison, A. 2005. Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural. 3ra. edición. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 222 pp.
  - Machado-Allison, A., C. Marrero, O. Brull, R. Royero y L. Aguana. 1984. Peces. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao (Estado Anzoátegui). Informe técnico final para Meneven S. A. (Meneven CAR 33) Vol. V. Ecosistemas Acuáticos. Universidad Central de Venezuela Facultad de Ciencias, Instituto de Zoología Tropical.
  - Machado-Allison, A., O. Brull y C. Marrero. 1987. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao, Edo. Anzoátegui. Sección Fauna Acuática. UCV-Meneven, Caracas Informe final Proyecto MENEVEN-CAR33. 1984-1987. 80 pp.
  - Machado-Allison, A., B. Chernoff, F. Provenzano, P. W. Willink, A. Marciano, P. PeTRY, B. Sidhauskas y T. Jones. 2003. Inventory, relative abundance and importance of



L. Blanco-B.

- fishes in the Caura river basin, Bolívar State, Venezuela. Pp. 64-74. *En*: Chernoff, B., A. Machado-Allison, K. Riseng, J. R. Montambault. (Eds.). A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Caura river basin, Bolívar State, Venezuela. RAP Bulletin of Biological Assessment 28. Conservation International, Washington, DC.
- Maldonado-Ocampo, J. 2001. Peces del área de confluencia de los ríos Meta, Bitá y Orinoco en el municipio de Puerto Carreño, Vichada, Colombia. *Dahlia*. 4: 61-74.
  - Maldonado-Ocampo, J. y J. D. Bogotá-Gregory. 2007. Peces. Pp. 237-245. *En*: Villareal-Leal, H. y J. Maldonado-Ocampo. Caracterización biológica del parque nacional natural el Tuparro (sector noreste), Vichada, Colombia. Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
  - Marcano, A., L. Mesa, J. C. Paz y A. Machado-Allison. 2007. Adiciones al conocimiento de los peces del sistema Aguaroguariquito y río Manapire, cuenca del río Orinoco, Estado Guárico, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*. 27 (1): 36-49.
  - Marrero, C. 2011. La vegetación de los humedales de agua dulce de la Venezuela. *Biollania* 10: 250-263.
  - Marrero, C., A. Machado-Allison, V. González-B. y J. Velásquez. 1997. Ecología y distribución de los peces de los morichales de los llanos orientales de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*. 17 (4): 65-79.
  - Mesa S., L. M. y C. A. Lasso. 2011. *Apistogramma megaptera* (Perciformes: Cichlidae), una nueva especie para la cuenca del Orinoco en Colombia y Venezuela. *Biota Colombiana* 12 (1): 37-54.
  - Mesa S., L. M. 2012. Morichales de la orinoquía y amazonia colombiana "fauna y limnología". Documento técnico (contrato No. 12-12-024-032PS), Programa Biología de la Conservación y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 53 pp.
  - Nakamura, K. A. 2000. Comparación preliminar de la diversidad íctica en tres morichales con distintos niveles de intervención humana, cuenca baja del río Caura, Estado Bolívar, Venezuela. Trabajo de grado. Universidad Central de Venezuela Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. Caracas, Venezuela. 157 pp.
  - Nakamura, K., C. A. Lasso, C. Vispo y M. Ortaz. 2004. Observaciones subacuáticas: una herramienta efectiva para la obtención de datos ecológicos y etológicos en comunidades ícticas continentales. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 157: 83-110.
  - Ortega-Lara, A. 2005. Biodiversidad ictiológica de la reserva Bojonawi, cuenca del río Orinoco, municipio de Puerto Carreño, Vichada. Informe presentado a la Fundación Omacha. Museo Departamental de Ciencias Naturales, Instituto para la Investigación y Preservación del Patrimonio Cultural y Natural del Valle del Cauca (IN-CIVA). Cali, Colombia. 33 pp.
  - Pérez, L. E. 1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 54: 143-162.
  - Prieto, E. F. 2000. Estudio ictiológico de un caño de aguas negras de la Amazonía colombiana, Leticia-Amazonas. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá, Colombia. 98 pp.
  - Provenzano, F. 1984. Aspectos de la reproducción en peces Gymnotiformes del bajo Llano de Venezuela. Trabajo de ascenso, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 44 pp.
  - Royero, R. 1993. Peces ornamentales de Venezuela (cuadernos lagoven). Ed. Arte, Venezuela. 105 pp.
  - Sidlauskas, B. L., J. C. Garavello y J. Jellen. 2007. A new *Schizodon* (Characiformes: Anostomidae) from the río Orinoco system, with a redescription of *S. isognathus* from the río Paraguay system. *Copeia* (3): 711-725.
  - Vegas-Vilarrúbia, T., J. Paolini y R. Herrera. 1988. A physico-chemical survey of blackwater rivers from the Orinoco and the Amazon basins in Venezuela. *Archiv fur Hydrobiologie* 111 (4): 491-506.



## ICTIOFAUNA

**Anexo 1.** Listado de especies de peces reportados para los ecosistemas de morichal y cananguchal en la Orinoquia colombio-venezolana y la Amazonia colombiana. M: morichal, RM: río de morichal (Orinoco); C: cananguchal-área inundada, RC: río de cananguchal (Amazonas).

Taxa	Ecosistema				Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C	RC		
<b>Orden Myliobatiformes</b>						
<b>Familia Potamotrygonidae</b>						
<i>Potamotrygon motoro</i> (Müller y Henle 1841)		x	x		Orinoco y Amazonas	Galvis <i>et al.</i> 2006, Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Potamotrygon orbignyi</i> (Castelnau 1855)		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<b>Orden Clupeiformes</b>						
<b>Familia Clupeidae</b>						
<i>Pellona castelnaeana</i> Valenciennes 1847		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<b>Orden Characiformes</b>						
<b>Familia Parodontidae</b>						
<i>Parodon apolinari</i> Myers 1930	x				Orinoco	Herrera 2001
<b>Familia Curimatidae</b>						
<i>Curimata cf. roseni</i> Vari 1989				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Curimata vittata</i> (Kner 1858)				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Curimatella alburna</i> (Müller y Troschel 1844)				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Curimatella dorsalis</i> (Eigenmann y Eigenmann 1889)	x				Orinoco	Herrera 2001
<i>Curimatella immaculata</i> (Fernández-Yépez 1948)	x	x			Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Curimatella immaculata</i> (Fernández-Yépez 1948)		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Curimatopsis evelynae</i> Géry 1964		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Curimatopsis macrolepis</i> (Steindachner 1876)	x			x	Orinoco y Amazonas	Herrera 2001, Nakamura <i>et al.</i> 2004, Prieto 2000

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Cyphocharax festivus</i> Vari 1992		x			Marcano et al. 2007
<i>Cyphocharax oenas</i> Vari 1992		x			Marcano et al. 2007
<i>Cyphocharax spiluropsis</i> (Eigenmann y Eigenmann, 1889)			x	x	Galvis et al. 2007 b, Prieto 2000
<i>Cyphocharax spilurus</i> (Günther 1864)	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison et al. 1984, Nakamura et al. 2004
<i>Potamorhina altamazonica</i> (Cope 1878)		x		x	Prieto 2000, Marcano et al. 2007
<i>Psectrogaster amazonica</i> Eigenmann y Eigenmann 1889				x	Prieto 2000
<i>Psectrogaster ciliata</i> (Müller & Troschel 1844)		x			Marcano et al. 2007
<i>Psectrogaster rutiloides</i> (Kner 1858)				x	Prieto 2000
<i>Steindachnerina argentea</i> (Gill 1858)	x				Herrera 2001
<i>Steindachnerina bimaculata</i> (Steindachner 1876)				x	Prieto 2000
<i>Steindachnerina guentheri</i> (Eigenmann y Eigenmann 1889)		x		x	Machado-Allison et al. 1984, Prieto 2000
<i>Steindachnerina pupula</i> Vari 1991		x			Marcano et al. 2007
<b>Familia Prochilodontidae</b>					
<i>Prochilodus mariae</i> Eigenmann 1922		x			Marcano et al. 2007
<i>Prochilodus nigricans</i> Spix y Agassiz 1829			x	x	Galvis et al. 2007 b, Prieto 2000
<i>Semaprochilodus insignis</i> (Jardine 1841)				x	Prieto 2000
<i>Semaprochilodus kneri</i> (Pellegrin 1909)	x				Nakamura et al. 2004
<i>Semaprochilodus laticeps</i> (Steindachner 1879)		x			Marcano et al. 2007
<b>Familia Anostomidae</b>					



L. Blanco-B.

## ICTIOFAUNA

## Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente	
	M	RM	C			RC
<i>Abramites hypselonotus</i> (Günther 1868)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Anostomus anostomus</i> (Linnaeus 1758)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Anostomus ternetzi</i> Fernández-Yépez 1949		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Laemolyta orinocensis</i> (Steindachner 1879)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Laemolyta taeniata</i> (Kner 1858)	x				Orinoco	Nakamura et al. 2004
<i>Leporinus cf. maculatus</i> Müller y Troschel 1844	x				Orinoco	Galvis et al. 2007 a
<i>Leporinus cf. maculatus</i> Müller y Troschel 1844		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Leporinus fasciatus</i> (Bloch 1794)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch 1794)		x		x	Orinoco y Amazonas	Prieto 2000, Marcano et al. 2007
<i>Leporinus</i> gr. <i>friderici</i>	x				Orinoco	Herrera 2001, Nakamura et al. 2004
<i>Leporinus maculatus</i> Müller y Troschel 1844		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Leporinus steyermarki</i> Inger 1956		x			Orinoco	Machado-Allison et al. 1984
<i>Leporinus wolfei</i> Fowler 1940				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Leporinus yophorus</i> Eigenmann 1922		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Pseudanos gracilis</i> (Kner 1858)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Pseudanos irinae</i> Winterbottom 1980		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Pseudanos winterbottomi</i> Sidlauskas y Santos 2005		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Schizodon fasciatus</i> Spix y Agassiz 1829				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Schizodon isognathus</i> Kner 1858		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Schizodon scotohabdotus</i> Sidlauskas, Garavello y Jellen 2007		x			Orinoco	Sidlauskas et al. 2007
<b>Familia Chilodontidae</b>						

## Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Chilodus gracilis</i> Isbrücker y Nijssen 1988			x		Galvis <i>et al.</i> 2007 b
<i>Chilodus punctatus</i> Müller y Troschel 1844	x		x		Galvis <i>et al.</i> 2007 a, Prieto 2000
<b>Familia Crenuchidae</b>					
<i>Ammocryptocharax elegans</i> Weitzman y Kanazawa 1976		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Characidium gr. zebra</i> Eigenmann 1909	x				Herrera 2001
<i>Characidium longum</i> Taphorn, Montaña y Buckup 2006		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Characidium pellucidum</i> Eigenmann 1909				x	Prieto 2000
<i>Characidium pteroides</i> Eigenmann 1909		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Characidium steindachneri</i> Cope 1878		x			Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Crenuchus spilurus</i> Günther 1863				x	Prieto 2000
<i>Elachocharax geryi</i> Weitzman y Kanazawa 1978		x			Buckup 1993
<i>Elachocharax mitopterus</i> Weitzman 1986		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Elachocharax pulcher</i> Myers 1927				x	Prieto 2000
<i>Melanocharacidium dispilomma</i> Buckup 1993		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Odontocharacidium aphanes</i> (Weitzman y Kanazawa 1977)				x	Prieto 2000
<b>Familia Hemiodontidae</b>					
<i>Hemiodopsis gracilis</i> Günther 1864		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hemiodus amazonum</i> (Humboldt 1821)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hemiodus semitaeniatus</i> Kner 1858	x				Nakamura <i>et al.</i> 2004
<b>Familia Gasteropelecidae</b>					
<i>Carnegiella marthae</i> Myers 1927					Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Carnegiella strigata</i> (Günther 1864)				x	Prieto 2000



## ICTIOFAUNA

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<b>Familia Characidae</b>					
<i>Astyanax microlepis</i> Eigenmann 1913	x			Orinoco	Herrera 2001
<i>Astyanax siapae</i> Garutti 2003		x		Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Axetrodia stigmatias</i> (Fowler 1913)			x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Aphyocharax alburnus</i> (Günther 1869)				Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Aphyocharax yekwanae</i> Willink, Chernoff y Machado-Allison 2003	x			Orinoco	Machado-Allison et al. 2003
<i>Astyanax abramis</i> (Jenyns 1842)			x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Astyanax anterooides</i> (Géry 1965)			x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	x	x		Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison et al. 1984
<i>Astyanax integer</i> Myers 1930		x		Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Astyanax metae</i> Eigenmann 1914		x		Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Brachyhalcinus copei</i> (Steindachner 1882)			x	Amazonas	Galvis et al. 2007 b, Prieto 2000
<i>Brachyhalcinus orbicularis</i> (Valenciennes 1850)	x	x		Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison et al. 1984
<i>Brycon amazonicus</i> (Spix y Agassiz 1829)		x		Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Brycon bicolor</i> Pellegrin 1909		x		Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Brycon cephalus</i> (Günther 1869)			x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Brycon falcatus</i> Müller y Troschel 1844	x			Orinoco	Nakamura et al. 2004
<i>Brycon melanopterus</i> (Cope 1872)			x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Brycon whitei</i> Myers y Weitzman 1960		x		Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Bryconamericus alpha</i> Eigenmann 1914		x		Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Bryconamericus cismontanus</i> Eigenmann 1914		x		Orinoco	Marcano et al. 2007

**Anexo 1.** Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Bryconamericus deuterodonoides</i> Eigenmann 1914		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Bryconops alburnoides</i> Kner 1858		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Bryconops caudomaculatus</i> (Günther 1864)	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Bryconops colaraja</i> Chernoff y Machado-Allison 1999		x			Machado-Allison <i>et al.</i> 2003
<i>Bryconops collettei</i> Chernoff y Machado-Allison 2005		x			Chernoff y Machado-Allison 2005
<i>Bryconops giacopini</i> (Fernández-Yépez, 1950)	x				Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Bryconops imitator</i> Chernoff y Machado-Allison 2002		x			Chernoff <i>et al.</i> 2002
<i>Bryconops magoi</i> Chernoff y Machado-Allison 2005		x			Chernoff y Machado-Allison 2005
<i>Bryconops melanurus</i> (Bloch 1794)	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Pérez 1984
<i>Catopirion mento</i> (Cuvier 1819)	x				Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Chalceus erythrurus</i> (Cope 1870)				x	Prieto 2000
<i>Charax apurensis</i> Lucena 1987		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Charax condei</i> (Géry & Knöppel 1976)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Charax notulatus</i> Lucena 1987		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Charax tectifer</i> (Cope 1870)				x	Galvis <i>et al.</i> 2007 b, Prieto 2000
<i>Chirodontops geayi</i> Schultz 1944		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Colossoma macropomum</i> (Cuvier 1816)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Creagrutus bolivari</i> Schultz 1944	x				Herrera 2001
<i>Ctenobrycon hauxwellianus</i> (Cope 1870)				x	Castellanos 2002
<i>Ctenobrycon spilurus</i> (Valenciennes 1850)	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Cynopotamus amazonum</i> (Günther 1868)				x	Prieto 2000

L. Blanco-B.



## ICTIOFAUNA

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente	
	M	RM	C			RC
<i>Cynopotamus bipunctatus</i> Pellegrin 1909		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Gephyrocharax valencia</i> Eigenmann 1920	x	x			Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison et al. 1984
<i>Gnathocharax steindachneri</i> Fowler 1913		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Gymnocorymbus bondi</i> (Fowler 1911)	x				Orinoco	Galvis et al. 2007 a
<i>Gymnocorymbus thayeri</i> Eigenmann 1908	x	x		x	Orinoco y Amazonas	Herrera 2001, Machado-Allison et al. 1984, Prieto 2000
<i>Hemigrammus analis</i> Durbin 1909				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Hemigrammus barrigona</i> Eigenmann y Henn 1914		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Hemigrammus bellottii</i> (Steindachner 1882)				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Hemigrammus gracilis</i> (Lütken 1875)		x		x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Hemigrammus levis</i> Durbin 1908	x				Orinoco	Nakamura et al. 2004
<i>Hemigrammus marginatus</i> Ellis 1911		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Hemigrammus micropterus</i> Meek 1907	x				Orinoco	Herrera 2001, Nakamura et al. 2004
<i>Hemigrammus microstomus</i> Durbin 1918		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Hemigrammus mimus</i> Böhlke 1955		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Hemigrammus newboldi</i> (Fernández-Yépez 1949)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Hemigrammus ocellifer</i> (Steindachner 1882)				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Hemigrammus rhodostomus</i> Ahl 1924	x				Orinoco	Nakamura et al. 2004
<i>Hemigrammus rodwayi</i> Durbin 1909	x	x			Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison et al. 1984
<i>Hemigrammus schmarda</i> (Steindachner 1882)		x		x	Orinoco y Amazonas	Prieto 2000, Marcano et al. 2007
<i>Hemigrammus stictus</i> (Durbin 1909)	x				Orinoco	Nakamura et al. 2004

**Anexo 1.** Continuación.

Taxa	Ecosistema				Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C	RC		
<i>Hemigrammus unilineatus</i> (Gill 1858)		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hemigrammus vorderwinkleri</i> Géry 1963		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Heterocharax macrolepis</i> Eigenmann 1912	x				Orinoco	Herrera 2001
<i>Hyphessobrycon bentosi</i> Durbin 1908		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hyphessobrycon copelandi</i> Durbin 1908				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Hyphessobrycon metae</i> Eigenmann y Henn, 1914	x				Orinoco	Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Iguanodectes spilurus</i> (Günther 1864)	x	x		x	Orinoco y Amazonas	Herrera 2001, Prieto 2000
<i>Jupiaba polylepis</i> (Günther 1864)		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Markiana geayi</i> (Pellegrin 1909)		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Metymnis argenteus</i> Ahl 1923	x				Orinoco	Herrera 2001
<i>Metymnis hypsauchen</i> (Müller y Troschel 1844)		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Metymnis luna</i> Cope 1878	x		x		Orinoco y Amazonas	Galvis <i>et al.</i> 2007 b, Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Microschemobrycon casiquiare</i> Böhlke 1953		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Microschemobrycon geisleri</i> Géry 1973				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Moenkhausia chrysgyrea</i> (Günther 1864)		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Moenkhausia collettii</i> (Steindachner 1882)		x			Orinoco	Nakamura <i>et al.</i> 2004, Pérez 1984
<i>Moenkhausia comma</i> Eigenmann 1908				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Moenkhausia copei</i> (Steindachner 1882)	x	x			Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Moenkhausia cotinho</i> Eigenmann 1908		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007

L. Blanco-B.





## ICTIOFAUNA

## Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	RC		
<i>Moenkhausia dichroua</i> (Kner 1858)	x	x	x	Orinoco y Amazonas	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Prieto 2000
<i>Moenkhausia dichroua</i> (Kner 1858)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Moenkhausia grandisquamis</i> (Müller y Troschel 1845)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Moenkhausia intermedia</i> Eigenmann 1908		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Moenkhausia lepidura</i> (Kner 1858)	x	x	x	Orinoco y Amazonas	Herrera 2001, Prieto 2000
<i>Moenkhausia melogramma</i> Eigenmann 1908			x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Moenkhausia naponis</i> Böhlke 1958			x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Moenkhausia oligolepis</i> (Günther 1864)	x	x		Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Myleus rubripinnis</i> (Müller y Troschel 1844)	x			Orinoco	Herrera 2001
<i>Myleus schomburgkii</i> (Jardine 1841)	x			Orinoco	Lasso <i>et al.</i> 2003
<i>Myleus torquatus</i> (Kner 1858)	x	x		Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Pérez 1984
<i>Mylossoma aureum</i> (Spix y Agassiz 1829)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Mylossoma duriventre</i> (Cuvier 1818)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Odontostilbe pulchra</i> (Gill 1858)	x	x		Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Odontostilbe splendida</i> Bührnheim y Malabarba 2007		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Paracheirodon axelrodi</i> (Schultz 1956)		x		Orinoco	Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Parapristella georginae</i> Géry 1964		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Phenacogaster cf. pectinatus</i> (Cope 1870)			x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Phenacogaster megalostictus</i> Eigenmann 1909	x			Orinoco	Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Phenacogaster microstictus</i> Eigenmann 1909		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente	
	M	RM	C			RC
<i>Phenacorhania anisura</i> (Mees 1987)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Piaractus brachyomus</i> (Cuvier 1818)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Poptella compressa</i> (Günther 1864)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Pristella maxillaris</i> (Ulrey 1894)	x	x			Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison et al. 1984, Pérez 1984
<i>Pristobrycon calmoni</i> (Steindachner 1908)	x				Orinoco	Machado-Allison 2002
<i>Pristobrycon maculipinnis</i> Fink y Machado-Allison 1992	x				Orinoco	Machado-Allison 2002
<i>Pristobrycon striolatus</i> (Steindachner 1908)	x				Orinoco	Herrera 2001
<i>Pygocentrus cariba</i> (Humboldt 1821)	x				Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Pygopristis denticulata</i> (Cuvier 1819)	x				Orinoco	Galvis et al. 2007 a
<i>Roeboides affinis</i> (Günther 1868)				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Roeboides dientonito</i> Schultz, 1944	x				Orinoco	Herrera 2001
<i>Roeboides myersi</i> Gill 1870				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Roeboides numerosus</i> Lucena 2000		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Serrabrycon magoi</i> Vari 1986		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Serrasalmus altuvei</i> Ramírez 1965		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Serrasalmus irritans</i> Peters 1877		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Serrasalmus medinae</i> Ramírez 1965		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Serrasalmus rhombeus</i> (Linnaeus 1766)	x			x	Orinoco y Amazonas	Herrera 2001, Machado-Allison et al. 1984, Prieto 2000
<i>Tetragonopterus argenteus</i> Cuvier 1816		x		x	Orinoco y Amazonas	Castellanos 2002, Prieto 2000
<i>Tetragonopterus chalcus</i> Spix y Agassiz 1829	x				Orinoco	Herrera 2001

L. Blanco-B.



## ICTIOFAUNA

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Thoracocharax stellatus</i> (Kner 1858)		x		x	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Tripottheus angulatus</i> (Spix y Agassiz 1829)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007, Prieto 2000
<i>Tripottheus elongatus</i> (Günther 1864)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Tytocharax cf. madeirae</i> Fowler 1913				x	Prieto 2000
<i>Xenagoniates bondi</i> Myers 1942		x			Pérez 1984
<b>Familia Acestrorhynchidae</b>					
<i>Acestrorhynchus falcistrostris</i> (Cuvier 1819)	x	x		x	Nakamura <i>et al.</i> 2004, Prieto 2000
<i>Acestrorhynchus falcatus</i> (Bloch 1794)	x	x		x	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Prieto 2000
<i>Acestrorhynchus heterolepis</i> (Cope 1878)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Acestrorhynchus microlepis</i> (Jardine 1841)	x	x		x	Herrera 2001, Prieto 2000
<b>Familia Cynodontidae</b>					
<i>Cynodon gibbus</i> (Agassiz 1829)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hydrolicus armatus</i> (Jardine 1841)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Raphiodon vulpinus</i> Spix y Agassiz 1829		x		x	Prieto 2000, Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Roestes molossus</i> (Kner 1858)				x	Prieto 2000
<b>Familia Erythrinidae</b>					
<i>Hoplerethrinus unitaeniatus</i> (Spix y Agassiz 1829)	x	x		x	Galvis <i>et al.</i> 2007 b, Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Nakamura <i>et al.</i> 2004, Prieto 2000

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch 1794)	x	x		x	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Nakamura <i>et al.</i> 2004, Pérez 1984, Prieto 2000
<b>Familia Lebiasinidae</b>					
<i>Copella metae</i> (Eigenmann 1914)	x				Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Copella nattereri</i> (Steindachner 1876)	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Prieto 2000
<i>Nannostomus cf. anduzei</i> Fernandez y Weitzman 1987	x				Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Nannostomus eques</i> Steindachner 1876				x	Prieto 2000
<i>Nannostomus marginatus</i> Eigenmann 1909				x	Prieto 2000
<i>Nannostomus trifasciatus</i> Steindachner 1876				x	Prieto 2000
<i>Nannostomus unifasciatus</i> Steindachner 1876		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Pyrrhulina brevis</i> Steindachner 1876	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Pyrrhulina laeta</i> (Cope 1872)				x	Prieto 2000
<i>Pyrrhulina lugubris</i> Eigenmann 1922	x				Nakamura <i>et al.</i> 2004
<b>Familia Ctenoluciidae</b>					
<i>Boulengerella lateristriga</i> (Boulenger 1895)		x			Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Boulengerella maculata</i> (Valenciennes 1850)			x	x	Prieto 2000, Galvis <i>et al.</i> 2007
<b>Orden Siluriformes</b>					
<b>Familia Cetopsidae</b>					
<i>Cetopsidium morenoi</i> (Fernández-Yépez 1972)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Cetopsis coecutiens</i> (Lichtenstein 1819)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Cetopsis orinoco</i> (Schultz 1944)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007

L. Blanco-B.



## ICTIOFAUNA

## Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Helogenes marmoratus</i> Günther 1863				x	Amazonas Prieto 2000
<b>Familia Aspredinidae</b>					
<i>Bunocephalus amaurus</i> Eigenmann 1912	x				Orinoco Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Bunocephalus cf. coracoides</i> (Cope 1874)				x	Amazonas Prieto 2000
<b>Familia Trichomycteridae</b>					
<i>Ochmacanthus alternus</i> Myers 1927		x			Orinoco Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Ochmacanthus orinoco</i> Myers 1927	x	x			Orinoco Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Paravandellia</i> sp.	x				Orinoco Herrera 2001
<i>Pseudostegophilus nemurus</i> (Günther 1869)			x		Amazonas Galvis <i>et al.</i> 2007 b
<b>Familia Callichthyidae</b>					
<i>Brochis splendens</i> (Castelnau 1855)				x	Amazonas Prieto 2000
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus 1758)				x	Amazonas Prieto 2000
<i>Corydoras arcuatus</i> Elwin 1938				x	Amazonas Prieto 2000
<i>Corydoras melanistius</i> Regan, 1912	x				Orinoco Herrera 2001
<i>Corydoras osteocarus</i> Böhlke 1951		x			Orinoco Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Corydoras pastazensis</i> Weitzman 1963				x	Amazonas Prieto 2000
<i>Corydoras rabauti</i> La Monte 1941				x	Amazonas Prieto 2000
<i>Corydoras septentrionalis</i> Gosline 1940		x			Orinoco Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Dianema longibarbis</i> Cope 1872				x	Amazonas Prieto 2000
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock 1828)	x	x		x	Orinoco y Amazonas Galvis <i>et al.</i> 2007 b, Prieto 2000
<i>Megalichthys thoracata</i> (Valenciennes 1840)		x			Orinoco Marcano <i>et al.</i> 2007

**Anexo 1.** Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<b>Familia Loricariidae</b>					
<i>Ancistrus</i> sp. Kner 1854	x	x		Orinoco y Amazonas	Herrera 2001, Prieto 2000
<i>Aphanotorulus ammophilus</i> Armbruster y Page 1996	x			Orinoco	Herrera 2001
<i>Farlowella acus</i> (Kner 1853)	x	x		Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Farlowella amazonum</i> (Günther 1864)				x Amazonas	Prieto 2000
<i>Farlowella vittata</i> Myers 1942	x			Orinoco	Herrera 2001
<i>Hypoptopoma steindachneri</i> Boulenger 1895		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hypostomus argus</i> (Fowler 1943)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hypostomus cf. hemiochliodon</i> Armbruster 2003		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hypostomus oculus</i> (Fowler 1943)				x Amazonas	Prieto 2000
<i>Hypostomus plecostomoides</i> (Eigenmann 1922)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hypostomus plecostomus</i> (Linnaeus 1758)	x			Orinoco	Herrera 2001
<i>Limatulichthys griseus</i> (Eigenmann 1909)		x		x Orinoco y Amazonas	Prieto 2000, Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Loricaria cataphracta</i> Linnaeus 1758	x			Orinoco	Herrera 2001
<i>Loricariichthys brunneus</i> (Hancock 1828)	x			Orinoco	Herrera 2001
<i>Otocinclus cf. vestitus</i> Cope 1872				x Amazonas	Prieto 2000
<i>Oxyropsis wrightiana</i> Eigenmann y Eigenmann 1889			x	Amazonas	Galvis <i>et al.</i> 2007 b
<i>Parotocinclus</i> sp.				x Amazonas	Prieto 2000
<i>Pterygoplichthys lituratus</i> (Kner 1854)				x Amazonas	Prieto 2000
<i>Pterygoplichthys multiradiatus</i> (Hancock 1828)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Rineloricaria cf. lanceolata</i> (Günther 1868)				x Amazonas	Prieto 2000

L. Blanco-B.



## ICTIOFAUNA

## Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Rineloricaria platyura</i> (Müller y Troschel 1849)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Rinhelepis</i> sp.				x	Prieto 2000
<i>Spatuloricaria caquetae</i> (Fowler 1943)		x			Galvis <i>et al.</i> 2007 b
<i>Sturisoma tenuirostris</i> (Steindachner 1910)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<b>Familia Pseudopimelodidae</b>					
<i>Microglanis iheringi</i> Gomes 1946		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Microglanis poecilus</i> Eigenmann 1912	x				Herrera 2001
<i>Pseudopimelodus bufonius</i> (Valenciennes 1840)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<b>Familia Heptapteridae</b>					
<i>Imparfinis nemacheir</i> (Eigenmann y Fisher 1916)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Goeldiella eques</i> (Müller y Troschel 1849)	x				Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Pimelodella cristata</i> (Müller y Troschel 1849)				x	Prieto 2000
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes 1835)	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes 1835)		x			Lasso 2004
<i>Pimelodella metae</i> Eigenmann 1917		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Pimelodina flavipinnis</i> Steindachner 1876			x		Galvis <i>et al.</i> 2007 b
<i>Rhamdia laukidi</i> Bleeker 1858		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy y Gaimard 1824)	x			x	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Prieto 2000
<i>Rhamdia sebae</i> (Quoy y Gaimard 1824)	x				Herrera 2001
<b>Familia Pimelodidae</b>					
<i>Brachyplatystoma filamentosum</i> (Lichtenstein 1819)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema				Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C	RC		
<i>Brachyplatystoma juruense</i> (Boulenger 1898)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i> (Castelnau 1855)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Brachyplatystoma vaillanti</i> (Valenciennes 1840)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Callopterus macropterus</i> (Lichtenstein 1819)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Chasmocranus cf. brevior</i> Eigenmann 1912		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Duopalatinus cf. peruanus</i> Eigenmann y Allen 1942		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Hemisorubim platythynchos</i> (Valenciennes 1840)		x		x	Orinoco y Amazonas	Prieto 2000, Marcano et al. 2007
<i>Megalonema platycephalum</i> Eigenmann 1912		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Phractocephalus hemiliopterus</i> (Bloch y Schneider 1801)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Pimelodus blochii</i> Valenciennes 1840		x		x	Orinoco y Amazonas	Prieto 2000, Marcano et al. 2007
<i>Pimelodus ornatus</i> Kner 1858		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Pinirampus pinirampu</i> pirinampu (Spix y Agassiz 1829)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Platystomatichthys sturio</i> (Kner 1858)			x		Amazonas	Galvis et al. 2007 b
<i>Pseudoplatystoma metaense</i> Buitrago-Suárez y Burr 2007		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Pseudoplatystoma orinocoense</i> Buitrago-Suárez y Burr 2007		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<i>Sorubim lima</i> (Bloch y Schneider 1801)		x		x	Orinoco y Amazonas	Prieto 2000, Marcano et al. 2007
<i>Zungaro zungaro</i> (Humboldt 1821)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007
<b>Familia Doradidae</b>						
<i>Agamyxis pectinifrons</i> (Cope 1870)				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Amblydoras bolivarensis</i> (Fernández-Yépez 1968)		x			Orinoco	Marcano et al. 2007

L. Blanco-B.





## ICTIOFAUNA

## Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Amblydoras gonzalezi</i> (Fernández-Yépez 1968)	x			Orinoco	Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Amblydoras hancocki</i> (Valenciennes 1840)				Amazonas	Prieto 2000
<i>Autanadoras milesi</i> Fernández-Yépez 1950		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hassar orestis</i> (Steindachner 1875)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Leptodoras copei</i> (Fernández-Yépez 1968)	x			Orinoco	Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Opsodoras ternetzi</i> Eigenmann 1925		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Oxydoras niger</i> (Valenciennes 1821)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Platydoras armatulus</i> (Valenciennes 1840)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Platydoras costatus</i> (Linnaeus 1758)	x			Orinoco	Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Pterodoras rivasi</i> (Fernández-Yépez 1950)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Scorpiodoras heckelii</i> (Kner 1855)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<b>Familia Auchenipteridae</b>					
<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus 1766)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Ageneiosus magoi</i> Castillo y Brull 1989		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Ageneiosus ucayalensis</i> Castelnau 1855		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Auchenipterichthys longimanus</i> (Günther 1864)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Auchenipterus nuchalis</i> (Spix y Agassiz 1829).		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Centromochlus heckelii</i> (De Filippi 1853)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Centromochlus romani</i> (Mees 1988)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Entomocorpus gameroi</i> Mago-Leccia 1984	x			Orinoco	Herrera 2001
<i>Tatia aulopygia</i> (Kner 1858)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Tatia galaxias</i> Mees 1974	x			Orinoco	Herrera 2001

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema				Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C	RC		
<i>Tatia intermedia</i> (Steindachner 1877)				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Tatia perugiae</i> Steindachner 1882				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Tatia romani</i> (Mees 1988)		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Tetranematichthys quadrifilis</i> (Kner 1858)	x				Orinoco	Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Trachelyopterus galeatus</i> (Linnaeus 1766)	x				Orinoco	Herrera 2001
<i>Trachycorystes trachycorystes</i> (Valenciennes 1840)		x			Orinoco	Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<b>Orden Gymnotiformes</b>						
<b>Familia Gymnotidae</b>						
<i>Electrophorus electricus</i> (Linnaeus 1766)	x				Orinoco	Herrera 2001, Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Gymnotus carapo</i> Linnaeus 1758	x	x			Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<b>Familia Sternopygidae</b>						
<i>Distocyclus conirostris</i> (Eigenmann y Allen 1942)		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Eigenmannia macrops</i> (Boulenger, 1897)				x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes 1836)	x				Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Rhabdolichops caviceps</i> (Fernández-Yépez 1968)		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Rhabdolichops eastwardi</i> Lundberg y Mago-Leccia 1986		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch y Schneider 1801)	x	x			Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Pérez 1984, Prieto 2000
<b>Familia Rhamphichthyidae</b>						
<i>Rhamphichthys marmoratus</i> Castelnau 1855		x			Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Rhamphichthys rostratus</i> (Linnaeus 1766)				x	Amazonas	Prieto 2000

L. Blanco-B.



## ICTIOFAUNA

## Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<b>Familia Hypopomidae</b>					
<i>Brachyhypopomus brevirostris</i> (Steindachner 1868)	x			x	Prieto 2000, Galvis <i>et al.</i> 2007
<i>Brachyhypopomus brevirostris</i> (Steindachner 1868)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hypopomus beebei</i> (Schultz 1944)		x			Pérez 1984
<i>Hypopygus lepturus</i> Hoedeman 1962		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Microsternarchus bilineatus</i> Fernández-Yépez 1968	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Steatogenys elegans</i> (Steindachner 1880)				x	Prieto 2000, Marcano <i>et al.</i> 2007
<b>Familia Apterodontidae</b>					
<i>Adontosternachus devenanzii</i> Mago-Leccia, Lundberg y Baskin 1985	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Apteronotus albifrons</i> (Linnaeus, 1766)	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<i>Compsaraia compsus</i> (Mago-Leccia 1994)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Sternarchella orthos</i> Mago-Leccia 1994		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Sternarchella sima</i> Starks 1913		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Sternarchorhamphus mulleri</i> (Steindachner 1881)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Sternarchorhynchus mormyrus</i> (Steindachner 1868)		x			Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Sternarchorhynchus</i> sp.	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984
<b>Orden Cyprinodontiformes</b>					
<b>Familia Poeciliidae</b>					
<i>Poecilia picta</i> Regan, 1913	x				Lasso y Meri 2003, Lasso <i>et al.</i> 2004
<i>Poecilia reticulata</i> Peters 1859	x	x			Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<b>Familia Rivulidae</b>					
<i>Rachovia maculipinnis</i> (Radda 1964)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Anablepsoides delataphilus</i> Seegers 1983	x			Orinoco	Herrera 2001
<b>Orden Belontiiformes</b>					
<b>Familia Belontiidae</b>					
<i>Potamorhaphis guianensis</i> (Jardine 1843)	x			Orinoco	Herrera 2001
<b>Orden Synbranchiformes</b>					
<b>Familia Synbranchidae</b>					
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch 1795	x	x		Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Pérez 1984, Prieto 2000
<b>Orden Perciformes</b>					
<b>Familia Sciaenidae</b>					
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel 1840)	x	x		Orinoco y Amazonas	Herrera 2001, Prieto 2000
<b>Familia Polycentridae</b>					
<i>Monocirrhus polyacanthus</i> Heckel 1840				x	Prieto 2000
<i>Polycentrus schomburgkii</i> Müller y Troschel 1849	x			Orinoco	Herrera 2001
<b>Familia Cichlidae</b>					
<i>Acaronia vultuosa</i> Kullander 1989	x			Orinoco	Herrera 2001, Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Aequidens diadema</i> (Heckel 1840)	x			Orinoco	Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Aequidens metae</i> Eigenmann 1922		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Andinoacara pulcher</i> (Gill 1858)		x		Orinoco	Machado-Allison <i>et al.</i> 1984

L. Blanco-B.



## ICTIOFAUNA

## Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Apistogramma cf. agassizii</i> (Steindachner 1875)				x	Amazonas Prieto 2000
<i>Apistogramma cf. geisleri</i> Meinken 1971				x	Amazonas Prieto 2000
<i>Apistogramma guttata</i> Antonio C., Kullander y Lasso 1989	x				Orinoco Herrera 2001
<i>Apistogramma hoignei</i> Meinken 1965	x				Orinoco Herrera 2001
<i>Apistogramma hongloi</i> Kullander 1979	x				Orinoco Herrera 2001
<i>Apistogramma megalptera</i> Mesa y Lasso 2011	x				Orinoco Mesa y Lasso 2011
<i>Astronotus ocellatus</i> (Agassiz 1831)	x				Orinoco y Amazonas Galvis et al. 2007 b, Herrera 2001
<i>Biotodoma cupido</i> (Heckel 1840)				x	Amazonas Prieto 2000, Galvis et al. 2007
<i>Biotodoma wavrini</i> (Gosse 1963)		x			Orinoco Galvis et al. 2007 a
<i>Bujurquina mariae</i> (Eigenmann 1922)	x	x			Orinoco Galvis et al. 2007 a
<i>Caquetaia kraussi</i> (Steindachner 1878)	x				Orinoco Herrera 2001
<i>Chaetobranchius flavescens</i> Heckel 1840		x			Orinoco Marcano et al. 2007
<i>Cichla monoculus</i> Spix y Agassiz 1831				x	Amazonas Prieto 2000
<i>Cichla orinocensis</i> (Humboldt, 1821)	x		x		Orinoco y Amazonas Galvis et al. 2007 a, Nakamura et al. 2004
<i>Cichla temensis</i> Humboldt 1821	x				Orinoco Marcano et al. 2007
<i>Cichlasoma amazonarum</i> Kullander 1983				x	Amazonas Prieto 2000
<i>Cichlasoma bimaculatum</i> (Linnaeus 1758)		x			Orinoco Machado-Allison et al. 1984
<i>Cichlasoma orinocense</i> Kullander 1983	x				Orinoco Herrera 2001
<i>Cichlasoma taenia</i> Bennett 1831	x				Orinoco Lasso y Meri 2003, Lasso et al. 2004
<i>Crenicichla cf. lenticulata</i> Heckel 1840		x			Orinoco Marcano et al. 2007
<i>Crenicichla cf. sveni</i> Ploeg 1991	x				Orinoco Galvis et al. 2007 a



L. Blanco-B.

**Anexo 1.** Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Crenicichla cf. wallacii</i> Regan 1905		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Crenicichla geayi</i> Pellegrin 1903		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Crenicichla johanna</i> Heckel 1840			x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Crenicichla lugubris</i> Heckel 1840		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Crenicichla saxatilis</i> (Linnaeus 1758)	x	x		Orinoco	Herrera 2001, Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Pérez 1984
<i>Dicrostus filamentosus</i> (Ladiges 1958)	x			Orinoco	Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Geophagus abalios</i> (López-Fernández y Taphorn 2004)	x			Orinoco	Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Geophagus altifrons</i> Heckel 1840		x		Orinoco	Lasso 2004
<i>Heros severus</i> Heckel 1840	x	x		Orinoco	Herrera 2001, Nakamura <i>et al.</i> 2004, Pérez 1984
<i>Hoplarchus psittacus</i> (Heckel 1840)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Hypselaacara coryphaenoides</i> (Heckel 1840)	x			Orinoco	Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Hypselaacara coryphaenoides</i> (Heckel 1840)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Mesonauta egregius</i> Kullander y Silfvargrip 1991		x		Orinoco	Machado-Allison <i>et al.</i> 1984, Pérez 1984
<i>Mesonauta insignis</i> (Heckel 1840)	x			Orinoco	Herrera 2001, Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i> (Myers y Harry 1948)	x		x	Orinoco y Amazonas	Galvis <i>et al.</i> 2007 a, Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Nannacara quadrispinae</i> Staack y Schindler 2004	x			Orinoco	Herrera 2001
<i>Pterophyllum altum</i> Pellegrin 1903		x		Orinoco	Galvis <i>et al.</i> 2007 a
<i>Pterophyllum scalare</i> (Schultz 1823)			x	Amazonas	Prieto 2000
<i>Satanoperca daemon</i> (Heckel 1840)	x			Orinoco	Nakamura <i>et al.</i> 2004
<i>Satanoperca jurupari</i> (Heckel 1840)			x	Amazonas	Prieto 2000

## ICTIOFAUNA

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Ecosistema			Distribución Colombia	Fuente
	M	RM	C		
<i>Satanoperca leucosticta</i> (Müller y Troschel 1849)		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Satanoperca mapiritensis</i> (Fernández-Yépez 1950)	x			Orinoco	Herrera 2001
<b>Orden Pleuronectiformes</b>					
<b>Familia Achiridae</b>					
<i>Achirus novoae</i> Cervigón 1982		x		Orinoco	Marcano <i>et al.</i> 2007
<i>Apionichthys mattereri</i> (Steindachner 1876)				Amazonas	Prieto 2000
<i>Hypoclinemus mentalis</i> (Günther 1862)		x		Orinoco y Amazonas	Prieto 2000, Marcano <i>et al.</i> 2007



Foto: F. Trujillo





Morichal del Estado Apure. Foto: I. Mikolji.



# CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Carlos A. Lasso y Anabel Rial

Tras esta primera aproximación al conocimiento, uso y conservación de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia, pueden extraerse varias conclusiones de interés. También han surgido muchas preguntas y perspectivas futuras de trabajo que esperamos puedan implementarse a corto plazo. Lo que subyace sobre todo este esfuerzo científico y editorial, puede resumirse en que todavía hay enormes vacíos en el conocimiento y que el uso sostenible de este recurso es viable si se toman en cuenta las recomendaciones aquí expresadas. Así, la publicación al menos de una segunda parte, sobre este tópico, es imprescindible.

## Conclusiones

1. Las comunidades indígenas que cohabitan con esta palma la consideran fuente de vida, pues no solo aprovechan sus hojas, fibras, frutos y los animales que allí habitan, sino que reconocen que son una fuente imprescindible de agua, tanto en el sitio que ocupan, como en las lagunas, quebradas, caños, ríos y aguas subterráneas circundantes, cuyos caudales
2. La fauna silvestre tiene una interacción muy importante con los morichales y cananguchales a través de sus frutos, los cuales consume. Este flujo de energía es fundamental para el mantenimiento del ecosistema. Si bien hay cierta información puntual al respecto, todavía falta mucho por conocer acerca que especies se alimentan de este preciado fruto y usan estos ambientes como refugio y área de reproducción.
3. La fracción acuática de estos ecosistemas alberga una enorme riqueza biológica (macrófitas, algas, macroinvertebrados, peces, anfibios, reptiles, aves e incluso mamíferos), que apenas empezamos a conocer. La interrelación con el subsistema terrestre es clave para el mantenimiento, pues depende en gran medida del material alóctono.
4. Los morichales y cananguchales son indicadores de las condiciones geológicas, edafológicas y fisicoquímicas de los territorios y paisajes que ocupan. También son parte de su cosmovisión.

## CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

5. Los cananguchales de la Amazonia pueden diferenciarse de los morichales del Orinoco porque suelen ser menos densos y por ende su cobertura en el dosel es menor.
6. Si un morichal o cananguchal no logra la tasa adecuada de recambio (sustitución de individuos senescentes por juveniles y adultos) por impedimentos en la germinación de semillas o desarrollo de los juveniles, tenderá a desaparecer. En muchos hábitats de la Orinoquia de Colombia y Venezuela se ha comprobado ya su escasa regeneración.
7. Los patrones de floración y fructificación de *M. flexuosa* podrían variar según la localidad. Las inflorescencias masculinas están presentes todo el año, las femeninas suelen ser estacionales y la fructificación ocurre todo el año.
8. Algunos morichales pueden ser permanentes o transicionales. Lo son hacia un bosque de pantano, si las especies arbóreas logran superar en altura y densidad a la palma moriche.
9. La tala, la quema, la industria agropecuaria y la explotación de petróleo están haciendo desaparecer los morichales en la Orinoquia y por ende, disminuyendo los caudales de agua en la región. En el Amazonas su explotación mediante la tala total (corte y muerte de todo el canangucho) para cosechar el fruto, se ha convertido en la principal amenaza a la especie.

### Recomendaciones

1. Crear un sistema de monitoreo de la dinámica y regeneración de los morichales y cananguchales, mediante parcelas permanentes en diversas localidades de la Orinoquia y Amazonia. Esto sería útil en muchos aspectos, entre ellos para distinguir las estrategias reproductivas (polinizadores) y esclarecer el hecho de que siendo las flores femeninas estacionales, los frutos estén disponibles todo el año.
2. Debido a la especialización del sistema de polinización de la palma moriche o canangucho, esta especie resulta entonces más vulnerable ante las actividades humanas que alteran este delicado equilibrio.
3. Las algas desmidiáceas han mostrado ser buenos indicadores del estado óptimo de conservación de los morichales. Ampliar su conocimiento taxonómico puede servir además para su empleo en el monitoreo de los morichales de la región orinoquense y en los cananguchales de la Orinoquia.
4. Determinar el impacto económico que causaría la pérdida de estos ecosistemas en la vida de los habitantes de las regiones en las que cohabitan.
5. Aislar aquellos morichales en la Orinoquia que están bajo presión de la ganadería, para facilitar su regeneración.
6. Estudiar la composición y ecología de los insectos acuáticos y alóctonos, así como de los macroinvertebrados acuáticos, recurso alimenticio de los peces y base de la cadena trófica de los morichales y cananguchales.
7. Inventariar con prioridad, desde el punto de vista ictiológico, los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia colombiana, pues son mucho menos conocidos que los de Venezuela.
8. Hacer estudios sobre la fauna silvestre (anfibios, reptiles, aves y mamíferos), relativos a la composición y estructura de las comunidades, uso



S. Duque

- del espacio y alimento, así como el aprovechamiento por el ser humano. Esto aplica tanto a morichales como cananguchales en ambos países.
9. Hacer análisis florísticos y fitogeográficos de los morichales y cananguchales a nivel regional (Colombia-Venezuela).
  10. Conocer con mayor precisión la distribución de los morichales y cananguchales (generar un mapa de distribución geográfica) en ambos países.
  11. En la Amazonia colombiana se ha iniciado un proceso de manejo de la palma con fines agroforestales. No obstante, la propagación de esta especie sigue siendo un reto para el cual se requiere investigación y monitoreo.
  12. El conocimiento tradicional que tienen las comunidades locales sobre el uso de la palma moriche debe ser tomado en cuenta ante cualquier plan eventual de aprovechamiento. Esta participación de quienes conocen bien la especie podría salvar a los morichales y cananguchales de la sobrexplotación.
  13. Por último, se proponen equipos de trabajo multidisciplinarios en morichales y cananguchales en ambos países, que transfieran conocimiento, tecnología y contribuyan a conservar a través del uso sostenible a esta especie de enorme valor biológico y cultural.













