

PATRONES DE CAÍDA DE FRUTOS EN *MAURITIA FLEXUOSA* L.f. Y FAUNA INVOLUCRADA EN LOS PROCESOS DE REMOCIÓN DE SEMILLAS

María Elena PONCE CALDERÓN

EDUCOAMBIENTE 2001, C.A.

Urb. Colinas de las Acacias, calle Guatemala con Costa Rica.

Fax: 631-79-84; Tlf: 631-19-05. Caracas.

mauritiaponce@tutopia.com

RESUMEN

Se realizó un estudio de los patrones de caída de frutos en la palma *Mauritia flexuosa* (moriche) en la región sur-oriental del Estado Guárico por un período de dos años con la finalidad de determinar si las características fisionómicas y florísticas de las comunidades de morichal abierto, morichal cerrado y bosque siempreverde con condiciones contrastantes de luz, presentan diferencias significativas en este evento fenológico, así como en los porcentajes de remoción de semillas por la fauna. Los resultados permitieron concluir que la fenofase de maduración y caída de frutos coincide con los máximos de precipitación y ocurre en un lapso de tiempo corto. La fauna involucrada en los procesos de dispersión de semillas mostró una conductageneralista u oportunista, y una preferencia marcada a remover el recurso a lo largo del año dependiendo de las características del hábitat y de la condición de la palma de estar o no aislada del resto de los individuos de su mismo sexo.

Palabras clave: Palma moriche, *Mauritia flexuosa*, caída de frutos, remoción de semillas, dispersores, Guárico, Venezuela.

ABSTRACT

A study was carried out on the fruit-fall patterns of *Mauritia flexuosa* (moriche) in the southeast region of Guárico State, during a period of two years. Its purpose was to establish if the physionomic and floristic characteristics in open morichal, closed morichal and evergreen forest communities with contrasting light conditions, influenced fruiting phenology, as well as percentage of seeds removed by disperser. The results show coincidence between the phenophase of ripening and fruit fall with maximum rainfall. Such a situation takes place over a short period. The fauna involved in the seed dispersal process showed a generalist and opportunistic behavior and a clear preference for removing the resource all the year, depending on the habitat features and the isolate condition of the palm with respect to the remainder on the individuals of the same sex.

Key words: Moriche palm, *Mauritia flexuosa*, fruit fall, seeds remotion, dispersers, Guárico, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Muchas comunidades de plantas en el trópico manifiestan marcados patrones estacionales en su fenología reproductiva a un nivel de especie (Monasterio & Sarmiento 1976; Foster 1982), a pesar de la aparente ausencia de diferencias notorias en el fotoperíodo (De Steven *et al.* 1987). Sin embargo, algunos mecanismos alternativos tales como los patrones de caída de lluvia son sugeridos como causantes de la marcada estacionalidad en la fenofase reproductiva de las plantas tropicales (Augspurger 1982).

Piñero & Saruhán (1982) sostienen que las características reproductivas de las plantas son uno de los aspectos demográficos que probablemente son moldeados por la selección natural. Por lo tanto, un estudio de la fenología e intensidad reproductiva de los individuos dentro y entre años debería ayudar a comprender la existencia e importancia de los patrones de reproducción. Las causas que determinan el tiempo de floración, fructificación y caída de los frutos a lo largo del año pueden ser varias, siendo el fotoperíodo, la temperatura y la humedad las más ampliamente reportadas. Pero también los factores bióticos como los polinizadores y la fauna involucrada en los procesos de remoción de las semillas juegan un papel importante (Stiles 1978; Harper 1977; Janzen 1978).

Algunos estudios demográficos sugieren que la probabilidad de reproducción y su rendimiento tienden a incrementar con la edad o altura de los individuos (Piñero & Saruhán 1982; Oyama 1990) donde la producción de frutos puede ser estacional y diferente entre años (Bullock 1980). Estas variaciones probablemente están relacionadas con las condiciones ambientales (factores físicos y bióticos).

Con base en lo antes planteado, en el presente trabajo se comparan los patrones de maduración y caída de frutos con la estacionalidad climática y la actividad de la fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas en tres poblaciones de *Mauritia flexuosa* bajo condiciones de morichal abierto, morichal cerrado y bosque siempreverde con la finalidad de responder las siguientes interrogantes: ¿Están los patrones de caída de frutos en la palma *M. flexuosa* relacionados con la estacionalidad climática? ¿Existe una relación de dependencia entre los patrones de caída de frutos de *M. flexuosa* con el porcentaje de remoción de semillas? ¿Varía el porcentaje de semillas removidas por la fauna con la ubicación de la palma que genera el recurso? ¿La producción y remoción de frutos es dependiente de la estructura fisionómica de las comunidades? ¿Cuál es la fauna involucrada en los eventos de remoción de semillas de *M. flexuosa*?

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

El estudio se realizó en la estación experimental "La Iguana" de la Universidad Nacional Experimental Simón Rodríguez y sus adyacencias al sur oriente del Estado Guárico, Distrito Zaraza, Municipio Santa María de Ipire, entre las coordenadas 8° 23' 50" Lat. N y 65° 22' 50" Long. O.

El clima es marcadamente tropical isotérmico, con una estación seca bien definida entre los meses de diciembre a marzo. La temperatura media anual es de 27,9 °C con una máxima de 30 °C en el mes de marzo y una mínima de 26,6 °C en el mes de enero. La precipitación anual es de 1 342 mm con máximos en julio y agosto. La

velocidad del viento tiene una media anual de 5,6 km/h con dirección SE-NO y alcanza su mayor valor con el inicio de la temporada lluviosa (Brandín & Ponce 1985; Ponce *et al.* 1994; Ponce 2000).

Esta zona fue definida por COPLANARH (1974) como una superficie ondulada de denudación, con un relieve plano a suave ondulado, suelos oligotróficos de texturas medias y pH ácido, en los cuales la erosión laminar ha causado truncamientos superficiales del horizonte B (Ponce *et al.* 1994).

Diseño experimental

Se establecieron parcelas permanentes de 0,25 ha (10 subparcelas de 25 x 10 m) en tres ambientes naturales diferentes. En cada comunidad se midió el porcentaje de radiación promedio siguiendo la metodología propuesta por Flores (1992). La primera parcela se ubicó en un morichal abierto constituido por individuos de *Mauritia flexuosa* dispuestos en grupos o aislados, con una densidad de 156 adultos, inmersos en una matriz de aspectograminoide dominada por ciperáceas del género *Rhynchospora*. Este tipo de morichal presenta una estructura poblacional compleja con representantes de todas las categorías o estados de desarrollo (plántulas, juveniles acaulescentes y no acaulescentes, subadultos y adultos). La radiación total promedio es de 100%. La segunda parcela se estableció en un morichal cerrado con una estructura poblacional representada principalmente por tres categorías: la clase adulta con una densidad de 300 individuos/ha que determina la presencia de un dosel cerrado, plántulas y juveniles acaulescentes de bajo porte. Esta unidad de vegetación presenta tres estratos: el arbóreo con una altura media de 25 m representado florísticamente por *M. flexuosa* y *Violasurinamensis*, un estrato medio de 14 m dominado por *V. surinamensis*, y el estrato herbáceo conformado principalmente por plántulas de *M. flexuosa*, *V. surinamensis* y *Montrichardia arborescens*. El porcentaje total promedio de luz por debajo del dosel fue de 2%.

La tercera parcela se ubicó en un bosque siempreverde, donde la densidad de la palma adulta es muy baja (92 individuos/ha). Esta unidad de vegetación presenta tres estratos: el emergente representado florísticamente por *M. flexuosa* con un porte medio de 28 m; un estrato arbóreo con una altura media de 20 m que conforma un dosel cerrado dominado por *V. surinamensis*, *Vochysia venezuelana* y *Duguetia guitarensis*, y por último, el estrato medio dominado principalmente por *V. surinamensis*, *V. venezuelana* y *Xylopia aromatica*. En esta comunidad la estructura poblacional de *M. flexuosa* está representada por todas las categorías de edad pero en densidades muy bajas. El porcentaje de radiación total promedio estimado por debajo del dosel fue de 1,5%.

Todos los individuos adultos de la población en cada ambiente (morichal abierto, morichal cerrado y bosque siempreverde) fueron marcados y censados. El número de individuos femeninos y masculinos fue determinado a partir de los eventos correspondientes a la fenofase reproductiva, tales como floración y fructificación. En todas las palmas femeninas dentro de las parcelas permanentes se contó el número de infrutescencias producidas durante un período de dos años. La producción de frutos fue estimada a través de métodos destructivos por conteo directo del número de éstos producidos por infrutescencia provenientes de individuos ubicados fuera de las parcelas permanentes con la finalidad de no alterar los resultados y siguiendo la metodología

propuesta por Piñero & Sarukhán (1982). Esto permitió estimar el número de frutos promedio por infrutescencia para cada condición de luz.

Caída de frutos: Por un período de dos años, en cada comunidad (morichal abierto, morichal cerrado y bosque siempreverde) se colocaron seis trampas para la captura de frutos en palmas femeninas escogidas al azar, con la finalidad de realizar conteos mensuales y estimar los patrones de caída de frutos con respecto a la precipitación. Las trampas de 12 m de perímetro (Fig.1) fueron confeccionadas con malla de sarán y dos cabillas tripa de pollo de 6 m de longitud cada una, sostenidas con alambre y nylon al tallo de cada palma (Ponce 2000).

Durante el período de caída de frutos, éstos fueron retirados diariamente de las trampas, contados como frutos/mes y separados de aquellos que presentaron evidencias de daños ocasionados por la fauna y que anulaban su potencialidad de germinación, lo que permitió hacer un estimado de la lluvia anual de semillas.

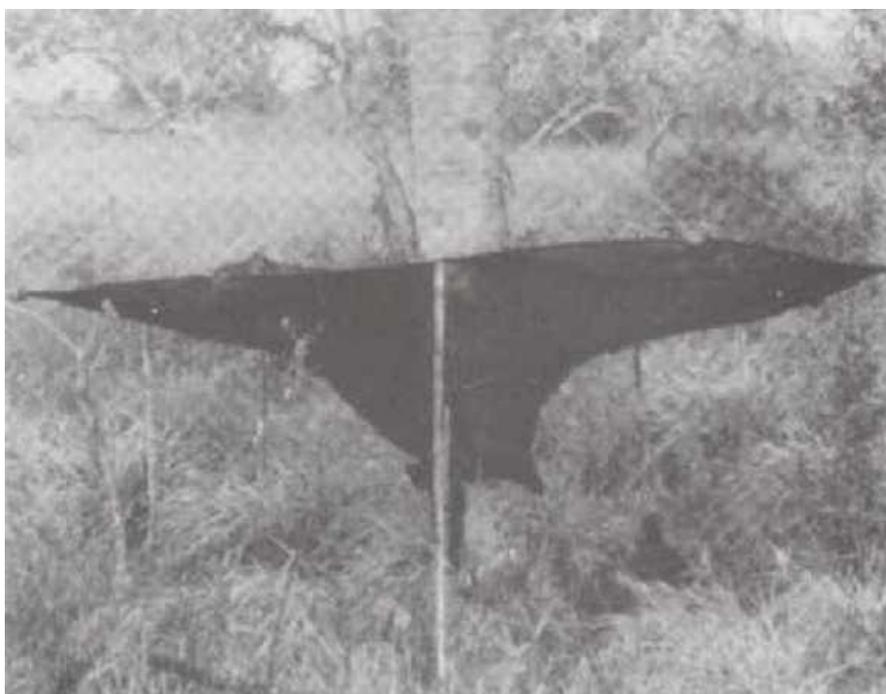


Fig. 1. Modelo de trampa de 12 m de perímetro utilizada para la captura de frutos.

Remoción de semillas por la fauna: Se determinó y cuantificó para cada comunidad durante dos años el porcentaje de remoción de semillas de *M. flexuosa*, con la finalidad de establecer si existe una relación significativa entre los patrones de caída de frutos con el número de éstos que son removidos por la fauna implicada en este evento. Para ello se establecieron en cada comunidad 3 parcelas de exclusión de 4 m² con las siguientes características: 1. La primera fue cercada con tela de umbráculo de 0,5 mm de abertura para evitar la entrada de pequeños roedores. 2. La segunda se cerró con una malla de gallinero de 5 cm de abertura para permitir la entrada de pequeños mamíferos. 3. Un tercer tipo de parcela sin exclusión fue limitada con cuatro estacas de madera y permitió la entrada y acción de animales de mayor tamaño.

Las parcelas de exclusión fueron colocadas en palmas aisladas del resto de la población adulta y en individuos ubicados en parches de adultos femeninos con la finalidad de determinar si este factor modificaba la remoción por parte de la fauna. En cada parcela se colocaron 50 frutos, los cuales eran reemplazados cada vez que se producía un evento de remoción. Estas medidas fueron realizadas desde febrero (mes de escasez de frutos) hasta septiembre (mes de mayor abundancia de frutos en el suelo) por un período de dos años. Para la identificación de la fauna implicada en las actividades de remoción de semillas, se realizaron observaciones en horas comprendidas entre las 5 y 10 a.m., 2 y 12 p.m. y 2 y 4 a.m. en las cercanías de las parcelas de exclusión. Paralelamente, se colocaron trampas tipo Sherman conteniendo frutos de moriche, con la finalidad de capturar e identificar pequeños roedores u otros animales difíciles de observar en la oscuridad.

Procesamiento estadístico

Maduración y caída de frutos con relación a la precipitación (mm): Los datos fueron procesados estadísticamente a través de análisis de regresión de acuerdo al modelo de mayor ajuste (Sokal & Rohlf 1979; Steel & Torrie 1989; Ponce 1997) con la finalidad de determinar si existe una relación de dependencia entre estos parámetros.

Remoción de semillas y ubicación del recurso: Se utilizó el análisis de tablas de contingencia de dos vías para determinar si la remoción de semillas es dependiente o no de la ubicación del recurso (palmas aisladas o no) y de las características de cada comunidad (morichal abierto, morichal cerrado y bosque siempreverde) a través del cálculo del X^2 . También se realizó una prueba (Z) de comparación de proporciones para determinar si existen diferencias significativas en los porcentajes de remoción total de semillas (palmas aisladas o no) a través de la expresión:

$$Z = (P_1 - P_2) / \sqrt{P(1-P) / n_i + P(1-P) / n_j}$$

Donde p_1 y p_2 son las proporciones totales de remoción de semillas para las condiciones de palma aislada y no aislada, P es el promedio de las proporciones, n_i y n_j corresponden al número total de frutos colocados en palmas aisladas y en parches de adultos.

Para establecer si la remoción de semillas era distinta entre individuos aislados y en parches de adultos en diferentes épocas del año se calculó el coeficiente de contingencia o diferenciación V , el cual es independiente del tamaño de las muestras:

$$V = \sqrt{X^2 / (r - 1)N}$$

Donde X^2 es el valor de Chi- cuadrado, r es el número de filas o columnas, aquel que sea menor (condición de la ubicación del recurso) y N el número de observaciones (Brown 1981). Un valor máximo de 1 indica que la remoción para cada mes del año es tan diferente que la fauna implicada elige solo una de las dos condiciones (palmas aisladas o no) cada mes. Por el contrario, un valor de cero sugiere que no hay diferencias. Se calculó además, el complemento del coeficiente de contingencia $O = 1 - V$, el cual es un índice global de similitud y cuyos valores oscilan

entre cero y uno, dependiendo del valor del coeficiente de diferenciación V (L. Bulla & Solano, com. pers.).

Patrones de preferencia en la ubicación del recurso: Se utilizó un análisis de residuales estandarizados con tablas de contingencia de dos vías, para comparar entre las tres comunidades a lo largo de cada año por mes los patrones de remoción de semillas de *M. flexuosa* y determinar además, si existe preferencia en la búsqueda de alimento por parte de la fauna entre palmas femeninas ubicadas dentro de parches de adultos y aquellas aisladas del resto de la población.

Para determinar el significado estadístico en los patrones de preferencia de la fauna se calculó el residual estandarizado D por celda en la tabla de contingencia a través de la fórmula:

$$D = O - E / \sqrt{E}$$

Donde D es una medida de la preferencia relativa de la fauna por cada tipo de condición en la remoción de semillas, O es el valor observado y E el esperado. Los valores de D tienen una distribución Z aproximadamente normal bajo la hipótesis nula de no existir preferencia en la remoción de semillas bajo las condiciones de estar o no aislada. Cada valor de D fue comparado con el valor crítico de la distribución Z corregido para eliminar el problema de múltiples comparaciones simultáneas (Neu *et al.* 1974; Legendre & Legendre 1983). Este valor es en el caso particular del estudio $Z_{1-\alpha/2,fc}$, para $\alpha = 0,05$ de 2,17 donde f representa el número de las filas y c las columnas de la tabla. Altos valores de D indican que para un determinado mes del año la fauna prefiere concentrarse en remover bajo una de las dos condiciones ofrecidas (palmas femeninas aisladas o en parches de adultos) e indica lo selectiva que puede ser la fauna en determinado momento para elegir la ubicación de los frutos.

Se calculó el valor de R el cual es la media absoluta de los valores de D por columna, y es un índice de la selectividad en la búsqueda del recurso por mes a lo largo del año. Estos valores pueden ser altos cuando hay una preferencia muy marcada en la selección del sitio o por el contrario, muy bajos (ocasionalmente cero) cuando no existe una preferencia en la remoción de alimento entre las dos opciones (palmas aisladas o no). Así mismo, refleja la contribución de cada mes al valor del índice de contingencia o de diferenciación V .

El valor de \bar{D} es el promedio de los valores absolutos de las filas, y es una medida de cuán diferente es la preferencia de la fauna por remover semillas debajo de un parental aislado o en parches de adultos, e indica la variación de los valores de D en una escala temporal.

RESULTADOS

Producción de frutos

El seguimiento de la fenofase reproductiva en *Mauritia flexuosa* por un período de dos años en 20 individuos femeninos mostró que en el morichal abierto el número de infrutescencias totales producidas fue de 35 en el primer año de estudio y de 51 en el

segundo, es decir, un promedio anual de 43 ± 8 . El número de frutos totales estimado para estas condiciones fue de 35 700 para el año 1993-1994 y 52 020 en el período 1994-1995, con un promedio anual de $43\ 860 \pm 8\ 160$. Bajo condiciones de morichal cerrado el número total de infrutescencias producidas fue de 14 en el año 1993-1994 y de 45 en el siguiente año con un promedio anual de $29,5 \pm 5,49$ para un total de 41 palmas femeninas. La producción total de frutos/año estimada en esta comunidad fue de 14 560 y 46 800 en el primer y segundo año de estudio respectivamente, con una producción promedio anual de $30\ 680 \pm 16\ 120$ frutos.

En ambiente de bosque siempreverde, el número de infrutescencias registradas en el primer año de seguimiento fue de 12 y de 34 en el segundo año de estudio con un promedio anual de 23 ± 11 para una población de 13 adultos femeninos. La producción total de frutos estimada en el período 1993-1994 fue de 12 300 y de 34 850 en el segundo año con una producción promedio anual de $23\ 575 \pm 11\ 275$ frutos.

Con respecto a la conducta reproductiva se encontró que si bien las poblaciones son sincrónicas en los procesos de fructificación, a nivel de individuo hay asincronía de un año a otro. Es decir, que una palma puede manifestar fenofase de fructificación el primer año y no producir floración ni infrutescencias en el siguiente período.

Patrones de caída de frutos

En las tres comunidades estudiadas (morichal abierto, cerrado y bosque siempreverde), se encontró que para un período de dos años de registros, los patrones de maduración y caída de frutos en las poblaciones de *Mauritia flexuosa* incrementan con las lluvias ([Fig. 2](#), [3](#) y [4](#)). Así mismo, se determinó que el número de frutos promedio por mes recolectado en las trampas es generalmente mayor en junio, julio y agosto, períodos en los cuales la precipitación es más abundante. Un porcentaje superior al 70% de los frutos maduran y caen en este lapso de tiempo.

El análisis de regresión mostró que para el primer y segundo años de registros, los individuos de *M. flexuosa* correspondientes a la comunidad de bosque siempreverde presentaron un patrón de caída de frutos que pareciera indicar la existencia de una relación directa con la precipitación ($r^2 = 0,86$; $P \leq 0,00038$ y $r^2 = 0,51$; $P \leq 0,071$ respectivamente), mientras que en condiciones de morichal abierto, si bien el patrón de caída de frutos manifestó un comportamiento de dependencia ($r^2 = 0,74$; $P \leq 0,00386$) en el primer año de estudio, la lluvia de semillas en el siguiente período no mostró una relación significativa con la precipitación ($r^2 = 0,45$; $P \leq 0,126$). Por el contrario, bajo condiciones de morichal cerrado, los individuos mostraron un patrón de caída de frutos que pareciera ser independiente de la precipitación ($r^2 = 0,45$; $P \leq 0,14$) en el primer año y una conducta de dependencia entre ambos eventos en el segundo año ($r^2 = 0,62$; $P \leq 0,024$).

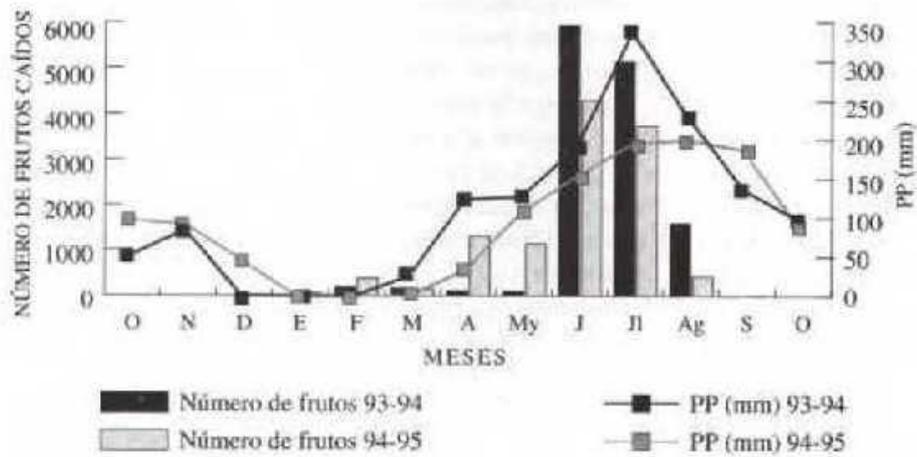


Fig. 2. Caída de frutos versus precipitación en morichal abierto para dos años de registro.

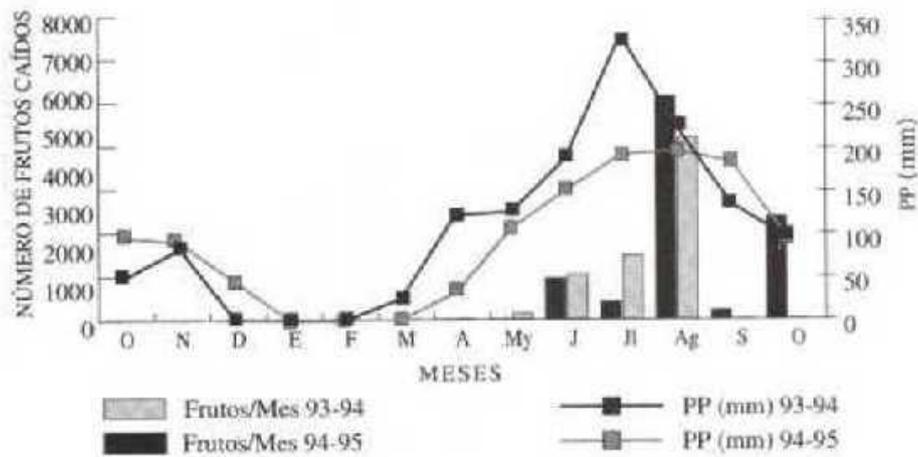


Fig. 3. Caída de frutos versus precipitación en morichal cerrado para dos años de registro.

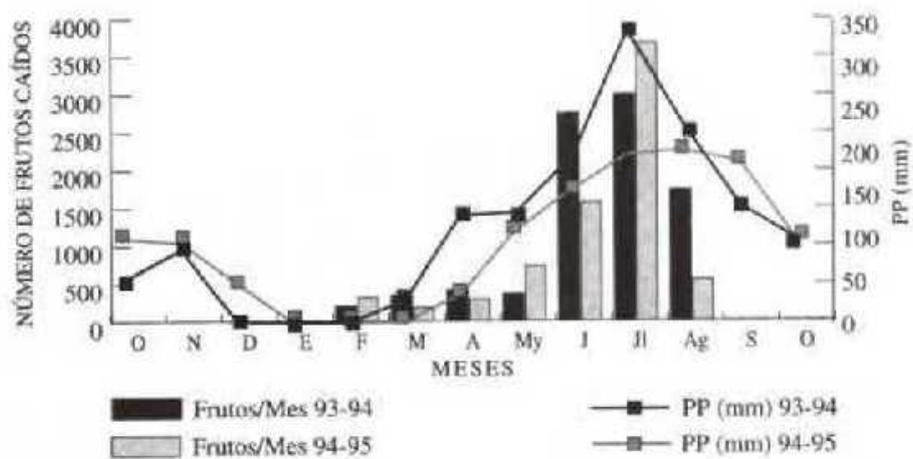


Fig. 4. Caída de frutos versus precipitación en bosque siempreverde para dos años de registro.

Caída de frutos y remoción de semillas por la fauna

Los resultados muestran que para los dos años de registros el porcentaje de remoción anual de semillas por la fauna en las tres comunidades estudiadas siempre fue mayor en los períodos de escasez del recurso (Fig. 5, 6 y 7). Sin embargo, los análisis de regresión no mostraron una relación de dependencia entre la actividad de la fauna con los patrones de caída de frutos. Sólo en la comunidad de bosque siempreverde, el mes de mayor remoción por parte de la fauna coincidió con el de más abundancia del recurso.

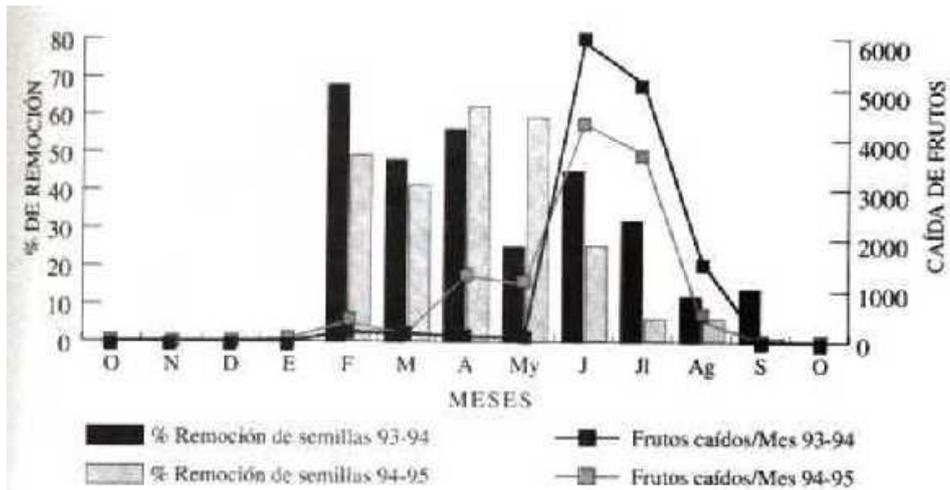


Fig. 5. Porcentaje de remoción total de semillas en el morichal abierto para dos años de registro.

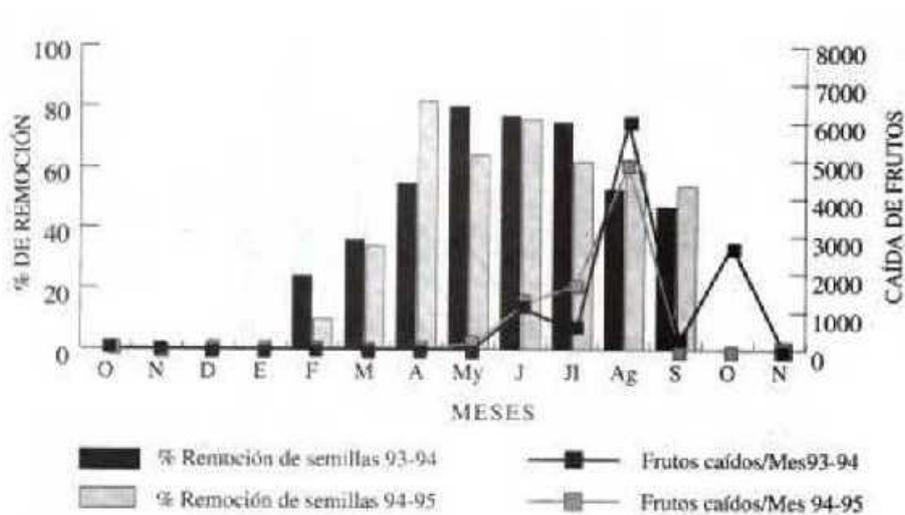


Fig. 6. Porcentaje de remoción total de semillas en el morichal cerrado para dos años de registro.

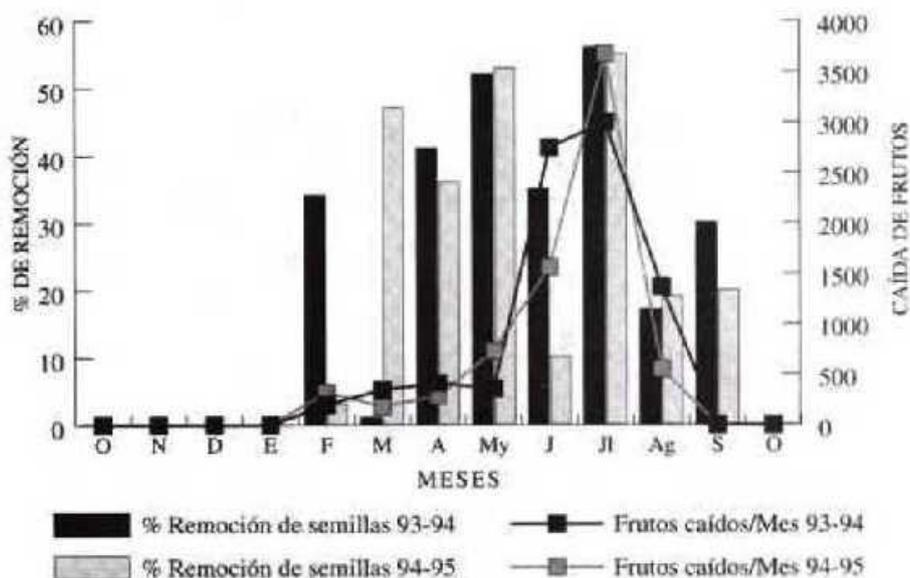


Fig. 7. Porcentaje de remoción total de semillas en el bosque siempreverde para dos años de registro.

Remoción de semillas con relación al tipo de comunidad

A través del análisis de tablas de contingencia de dos vías se determinó que la remoción de semillas por la fauna a lo largo del año es dependiente de las características fisionómicas de las comunidades tales como cobertura del dosel y estructura poblacional de *Mauritia flexuosa* ($X^2 = 412,34$ y $P \leq 10^{-5}$; $X^2 = 915,06$ y $P \leq 10^{-5}$) y significativamente diferente entre comunidades durante los dos años de estudio ($Z_{0,05} = 14,37$; $P \leq 1 \times 10^{-6}$ y $Z_{0,05} = 16,67$; $P \leq 1 \times 10^{-6}$ respectivamente), donde la remoción es más intensa en la comunidad de morichal cerrado con respecto al morichal abierto y bosque siempreverde.

Índices de preferencia (D) y selectividad (R) de la fauna en la remoción de semillas

1. Morichal abierto: Bajo condiciones de morichal abierto en el primer año de estudio, se encontró que los animales fueron muy selectivos ($R = 3,78$), mostrando una marcada y significativa tendencia ($D > Z_c = 2,17$; $P \leq 0,0001$) por buscar el recurso debajo de las palmas aisladas en el mes de febrero, período en el cual hay muy pocos frutos inmaduros en el suelo, y con menor intensidad en los meses de abril, julio, agosto y septiembre. Por el contrario, la selectividad ($R = 2,04$) en la preferencia de remoción fue significativamente positiva debajo de las palmas no aisladas durante el período de caída de frutos correspondiente al mes de junio, y con menor intensidad en los meses de marzo y mayo. En el segundo año de estudio, la preferencia en la búsqueda de alimento fue debajo de las palmas aisladas en los meses de marzo y abril, mientras que en los meses de junio y julio la preferencia fue altamente significativa a remover debajo de las palmas femeninas no aisladas en el pico de mayor caída de frutos (Fig. 8 y 9). El índice de diferenciación V fue de 22 y 27%, con un solapamiento en la búsqueda de alimento del 78 y 73% en el primer y segundo año de estudio respectivamente. Esto pareciera indicar que la diferenciación en el patrón de remoción de semillas en una escala temporal es baja en la mayoría de los meses del año.

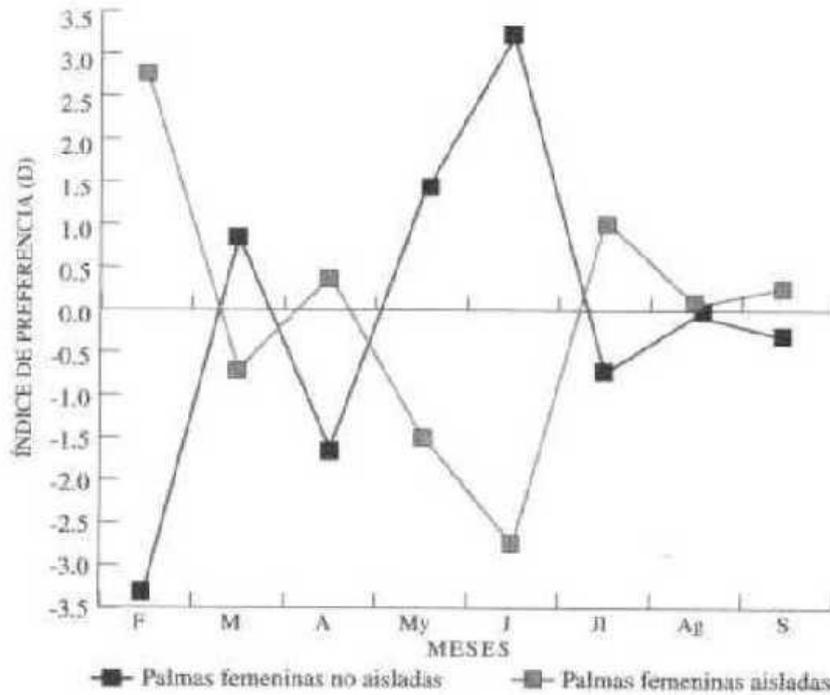


Fig. 8. Patrón de preferencia en la remoción de semillas para el morichal abierto correspondiente al período comprendido entre 1993 y 1994.

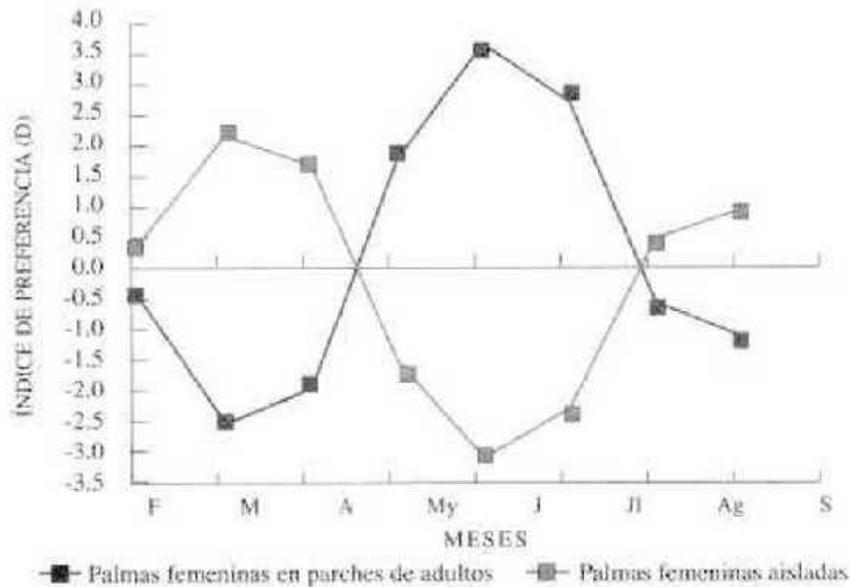


Fig. 9. Patrón de preferencia en la remoción de semillas para el morichal abierto correspondiente al período comprendido entre 1994 y 1995.

2. Morichal cerrado: En el primer año de estudio para el morichal cerrado, la fauna fue más selectiva en la búsqueda del recurso debajo de las palmas no aislada en los meses de febrero ($D > Z_c = 2,17$; $p \leq 0,0001$; $R = 3,78$), marzo ($D > Z_c = 2,17$; $p \leq 0,0001$; $R = 2,21$). Por el contrario, durante el período correspondiente al pico máximo de lluvia de semillas, la preferencia fue elegir aquellas palmas relativamente aisladas ubicadas en elecotono en los meses de junio y agosto, éste último con un índice $D > Z_c$. En el segundo año de estudio, la selectividad de la fauna fue significativa en los meses de febrero y septiembre ($R = 2,88$ y $R = 3,26$, respectivamente), con una

preferencia marcada a remover debajo de las palmas aisladas y en el mes de mayo, el índice de preferencia estuvo determinado por la búsqueda de alimento debajo de las palmas femeninas en parches de adultos ($D > Zc = 2,17$; $p \leq 0,0001$) y en menor intensidad en agosto. Los meses restantes no mostraron una selectividad marcada en los índices de preferencia con respecto a la ubicación del recurso (Fig. 10 y 11). Esto se refleja en los valores del índice de diferenciación global V con un 20 y 22%.

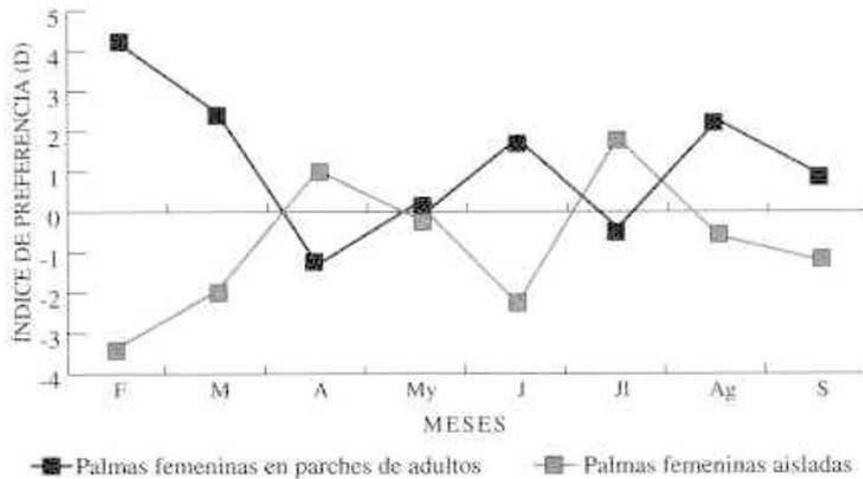


Fig. 10. Patrón de preferencia en la remoción de semillas para el morichal cerrado correspondiente al período comprendido entre 1993 y 1994.

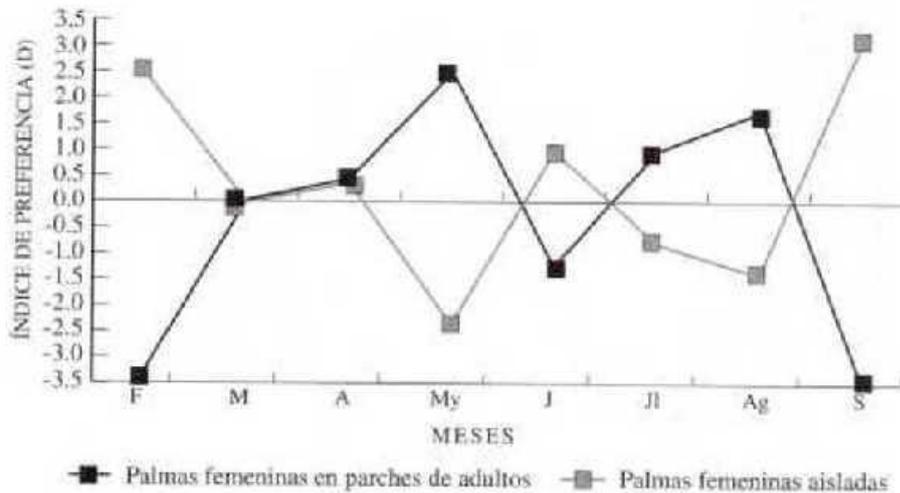


Fig. 11. Patrón de preferencia en la remoción de semillas para el morichal cerrado correspondiente al período comprendido entre 1994 y 1995.

3. Bosque siempreverde: En condiciones de bosque siempreverde, el patrón de meses de febrero y abril, períodos de escasez de recurso ($R = 5,11$ y $R = 3,86$, respectivamente), con una preferencia a remover debajo de las palmas no aisladas ($D > Zc = 2,17$; $p \leq 0,0001$). Mientras que en los meses de mayo y julio ($D > Zc = 2,17$; $p \leq 0,0001$), los índices de selectividad ($R = 3,4$ y $R = 2,5$ respectivamente) estuvieron regidos por una marcada preferencia a remover semillas de moriche en las palmas aisladas (períodos progresivos de mayor número de frutos en el suelo), patrón que se mantuvo durante los dos años de estudio (Fig. 12 y 13). Los índices de diferenciación V para los dos años de estudio mostraron que en esta comunidad la

selectividad de remover entre palmas aisladas o no, es mayor que en morichales abierto y cerrado con valores de 47 y 38% de diferenciación.

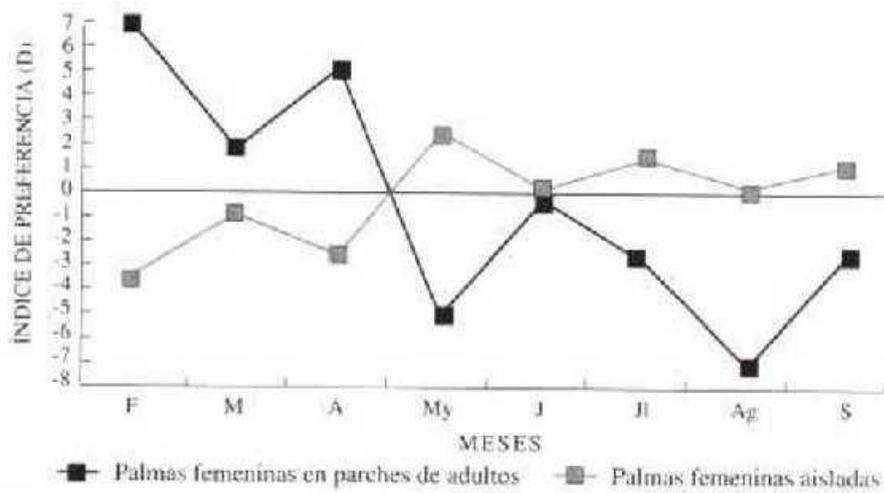


Fig. 12. Patrón de preferencia en la remoción de semillas para el bosque siempreverde correspondiente al período comprendido entre 1993 y 1994.

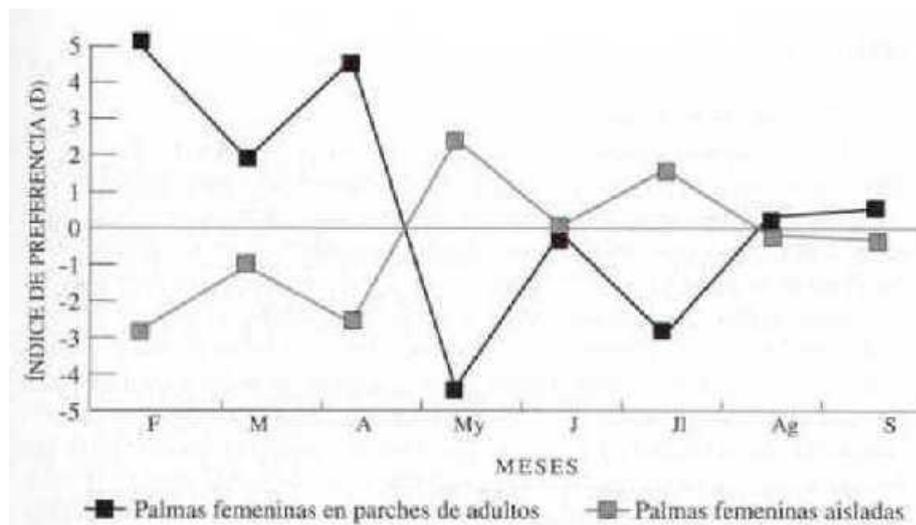


Fig. 13. Patrón de preferencia en la remoción de semillas para el bosque siempreverde correspondiente al período comprendido entre 1994 y 1995.

Fauna implicada en los procesos de remoción de semillas

Las actividades de observación directa de la fauna durante el día y la noche, así como la captura de ejemplares con trampas conteniendo frutos de *Mauritia flexuosa*, permitieron identificar las especies que incluyen en su dieta este recurso, de las cuales el 50% son roedores (Tabla 1).

Tabla 1. Fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas en *Mauritia flexuosa* L.f. D = actividad diurna; N = actividad nocturna; D/N actividad diurna y nocturna.

Nombre científico	Morichal abierto Actividad	Morichal cerrado Actividad	Bosque siempreverde Actividad
<i>Bos taurus</i>	D	-	D
<i>Bos indicus</i>	D	-	D
<i>Sigmodon alstoni</i>	D/N	D/N	D/N
<i>Sigmodon sp.</i>	D/N	-	-
<i>Didelphis marsupialis</i>	N	N	N
<i>Heteromys anomalus</i>	-	N	N
<i>Sciurus granatensis</i>	-	D	D
<i>Dasyprocta leporina</i>	-	D	D
<i>Tayassu tajacu</i>	-	D	D
<i>Sus scrofa</i>	-	D	D

DISCUSIÓN

Producción de frutos

Los resultados obtenidos en el estudio de la conducta reproductiva de *Mauritia flexuosa* mostraron que las palmas femeninas que experimentaron una alta producción de frutos, con formación de hasta siete infrutescencias por individuo, como en el caso del morichal abierto, generalmente en el siguiente año manifiestan una tendencia a desarrollar uno o dos ejes florales o ninguno. En ambientes de morichal cerrado, donde la densidad de adultos es alta con respecto al morichal abierto y bosque siempreverde, algunos adultos no manifestaron producción alguna de infrutescencias y otros, a pesar de haber experimentado floración, rindieron una baja cosecha. Por el contrario, en el bosque siempreverde donde la densidad de *M. flexuosa* es muy baja, la conducta reproductiva de las palmas femeninas fue similar a la observada en el morichal abierto (Ponce 2000). Estos patrones de reproducción parecen indicar que tales eventos podrían estar estrechamente relacionados con la cantidad de energía fijada, sugiriendo que las diferencias en la producción de frutos entre años y entre las tres comunidades se debe probablemente a la disponibilidad del recurso luz, resultados que coinciden con los reportados para *Astrocaryum mexicanum* por Piñero & Sarukhán (1982) y por Oyama (1990) en *Chamaedoreatepejilote*. Un aspecto importante a destacar es la alta producción de frutos registrada durante los dos años de estudio en el morichal abierto donde la densidad de palmas femeninas es menor (20 en 0,25 ha) con respecto al morichal cerrado (41 palmas femeninas en 0,25 ha). Esto parece apoyar los resultados obtenidos por Martínez-Ramos *et al.* (1988) quienes encuentran que en *Astrocaryum mexicanum* el número de frutos producidos difiere considerablemente entre individuos creciendo en áreas de claros o zonas abiertas y aquéllos localizados en el bosque maduro. Así mismo, bajo condiciones de morichal abierto se encontraron individuos con una producción de hasta siete infrutescencias por individuo, mientras que en el morichal cerrado y bosque siempreverde el máximo fue de cinco (Ponce 2000). Pese a que las poblaciones estudiadas de *M. flexuosa* florecen y fructifican todos los años, los patrones individuales no son regulares, es decir, que a nivel de individuo hay asincronía. Estudios realizados

en *Astrocaryum mexicanum* (Piñero & Sarukhán 1982; Martínez-Ramos *et al.* 1988) y en *Chamaedorea tepejilote* (Oyama 1990) muestran esta misma conducta. Según Janzen (1978) y Scariot & Lleras (1995), la asincronización en la fenofase de reproducción en la población es una consecuencia de la heterogeneidad espacial y temporal, mientras que la conducta fenológica es sincrónica cuando la heterogeneidad es sólo temporal. Todo lo antes planteado parece indicar que las diferencias en la conducta reproductiva de *M. flexuosa* a nivel individual y entre poblaciones bajo las tres condiciones estudiadas pudieran estar regidas por la disponibilidad de recursos, donde la luz aparenta ser un factor determinante ya que el esfuerzo reproductivo en producir flores con atractivos para los polinizadores y frutos de colores llamativos, ricos en nutrientes (lípidos y carbohidratos) para atraer dispersores, debe demandar altos requerimientos de energía (Ponce *et al.* 2000). Otro aspecto a resaltar es que el rendimiento en la cosecha de frutos es un evento que también es afectado por el aborto de flores y la competencia por polinizadores (Harper 1977; Janzen 1978; Piñero & Sarukhán 1982) principalmente en aquellas zonas donde la densidad de palmas es muy alta como en el morichal cerrado. Sin embargo, Listabarth (1999) concluye de sus estudios sobre la fenología de las palmas de Surumoni, que más que la presencia de polinizadores, son el clima y las características del hábitat los factores que determinan la conducta reproductiva.

Patrones de caída de frutos vs. precipitación

Casi todos los ambientes tropicales varían estacionalmente en temperatura, humedad, caída de lluvias, velocidad del viento y longitud del día, aunque las variaciones de amplitud son pequeñas. Las plantas están expuestas estacionalmente a cambios en la calidad y abundancia de los recursos, y todos estos factores, aislados o en conjunto, juegan un papel importante en los ritmos fenológicos de las plantas. Así mismo, un clima marcadamente estacional como el de la región de estudio, también genera fluctuaciones en la abundancia de polinizadores, dispersores de semillas y depredadores. Esto, aunado a la presencia de sustratos permanentemente saturados de agua en las comunidades estudiadas, podría explicar por qué los patrones de caída de frutos con respecto a la precipitación no presentaron siempre una relación de dependencia en los morichales abierto y cerrado, que son ambientes donde otras variables bióticas y/o abióticas podrían estar influyendo en este proceso fenológico. Cavalcante (1974) reporta que en la región oriental y central del Amazonas, *Mauritia flexuosa* presenta picos de fructificación en la estación seca debido a que ésta se establece en bosques de pantano inundados todo el año. Por lo tanto, la palma no depende directamente de la estación húmeda para la maduración y caída de sus frutos.

Lieberman (1982) sostiene que las especies que producen frutos secos tienden a fructificar en la estación seca, particularmente aquellas dispersadas por el viento. Por el contrario, las plantas con frutos carnosos con síndrome de dispersión por zoocoría, fructifican en la estación lluviosa cuando los niveles de humedad son suficientes para permitir la maduración de los frutos, tal como se observó en *M. flexuosa* durante los dos años de estudio. Es importante resaltar que, independientemente de que exista o no una relación entre la precipitación con la maduración y caída de los frutos, este evento siempre ocurrió en la estación húmeda.

Por más de 20 años, numerosos estudios sobre la fenología de la fructificación se han realizado en los bosques tropicales alrededor del mundo. Los resultados de estas investigaciones indican que la producción de frutos entre especies es muy fluctuante pero con una inequívoca ritmicidad estacional (Urrego 1987; Padoch 1988; Vázquez & Gentry 1989). Esto sugiere que otros factores adicionales al clima pueden estar dirigiendo tales eventos. Gautier-Hion (1990) propone tres hipótesis para explicar la distribución de la fructificación a lo largo del año:

1. Competencia por dispersores

Cuando los individuos de una especie comparten un grupo común de dispersores, el período de fructificación puede variar para minimizar la competencia por dispersores. Por lo tanto, deberíamos esperar asincronía o desfases evidentes entre los individuos en esta fenofase. Sin embargo, para las comunidades estudiadas de morichal abierto, morichal cerrado y bosque siempreverde, el proceso de maduración y caída de frutos fue siempre sincrónico entre los individuos de *Mauritia flexuosa*, estacionalmente concentrado y no casual, lo que podría indicar que no existe competencia intraespecífica por dispersores (zoocoría) ya que el moriche también tiene dispersión por hidrocoría (Ponce 2000). En efecto, sus frutos poseen la capacidad de flotar y ser trasladados por el agua desde el lugar donde caen. Un aspecto a resaltar es que los picos de mayor caída de frutos coincidieron siempre con los períodos en los cuales los cauces estacionales de los ríos Chivata y Caño del Medio presentaron mayor caudal de corriente de agua (junio, julio y agosto).

2. Saciedad del Depredador

Esta hipótesis plantea que las especies pueden ajustar su período de fructificación como una medida para saciar el apetito de los depredadores de semillas. La predicción es entonces para un evento fenológico más marcadamente agrupado, que para una distribución temporal uniforme de períodos de fructificación. Es decir, cuando la planta concentra su fructificación en un período de tiempo relativamente corto, los depredadores se sacian fácilmente dejando un excedente de frutos que sobrevive. Por el contrario, si este evento reproductivo está repartido uniformemente en un lapso de tiempo más prolongado, existe la posibilidad de que la fauna involucrada en el consumo de semillas actúe con mayor intensidad y depreda en cada evento de fructificación todos los frutos, disminuyendo la posibilidad de que al menos un grupo de semillas sobreviva y germine. Gautier-Hion (1990) sugiere que las especies con dispersión por socorria podrían tener diferentes patrones fenológicos estacionales para evadir la competencia por dispersores (hipótesis 1), mientras que aquellas que tienen dispersión por anemocoría y barocoría, mostrarían una estacionalidad en la fructificación más cerrada para saciar el depredador. Pero sus estudios mostraron que los árboles con los dos síndromes de dispersión presentaron producción de frutos agregado y estacional.

Si la necesidad de saciar al depredador es un parámetro que condiciona selectivamente el período de fructificación, debería esperarse entonces, que *M. flexuosa* presente un patrón estacional de caída de frutos concentrado en un período de tiempo corto, tal como lo muestran los resultados obtenidos durante los dos años de estudio, ya que la pérdida de viabilidad de las semillas por depredación es alta como consecuencia de la acción de los Curculionidae y Nyctulidae entre otros (J. Brandín, datos no publicados).

Las semillas que escapan a la depredación predispersión contribuyen con la lluvia de semillas que caen al suelo, y muchas de éstas al descender son depositadas cerca del parental. Según Janzen (1970-1971), la distancia a la que han sido dispersadas puede ser vital para su sobrevivencia, ya que los depredadores sensibles a la distancia y densidad del recurso generan un mayor impacto en las cercanías de la planta progenitora, por lo que el máximo reclutamiento de nuevos individuos puede ocurrir a una distancia intermedia del parental. Sin embargo, esta hipótesis no parece ser consistente para todos los estudios (Hubbell 1980; Córdova 1985).

El tamaño potencial de una población está determinado por el flujo de semillas, y el principal agente de mortalidad en esta fase parece ser la depredación. Las semillas con su embrión y reservas alimenticias, constituyen un recurso muy conveniente para una gran variedad de consumidores. Muchos animales han desarrollado dietas especializadas en las que las semillas de las palmas conforman la base principal. La depredación de semillas postdispersión de las palmas es muy intensa en los trópicos y un hecho que puede dar idea de su magnitud es la rapidez con la que germinan la mayoría de las especies (Sarukhán 1980). Las observaciones parecen mostrar que las consecuencias demográficas de esta interacción son de vital importancia, y puede constituir en sí misma, una fuerte presión de selección (Piñero & Sarukhán 1982).

3. Período óptimo para la maduración de la cosecha de frutos

Gautier-Hion (1990) sugiere que los frutos dehiscentes tienden a madurar al final de la estación seca, cuando las condiciones atmosféricas pueden acelerar la desecación de sus cubiertas, mientras que los frutos húmedos y carnosos maduran en su mayoría durante la estación lluviosa, período que favorece la rápida acumulación de carbohidratos y lípidos. Los frutos de *Mauritia flexuosa* tienen un alto contenido de humedad (Ponce *et al.* 1999; Ponce 2000) y análisis realizados por Ruiz (1991) muestran que 100 g de mesocarpio contiene 18,7 g de carbohidratos y 31 g de lípidos.

Estas dos últimas hipótesis parecen explicar en parte los patrones de maduración y caída de frutos de *M. flexuosa* en el área de estudio. Si bien los análisis estadísticos no muestran una relación directa entre las variables precipitación y lluvia de semillas, la producción simultánea de ambos eventos podría tener un evidente significado biológico. En consecuencia, la presencia de un patrón de maduración y caída de frutos que incrementa con la precipitación, aunada a eventos de fructificación sincrónicos y concentrados, con máximos en junio, julio y agosto, sugiere que las hipótesis de saciación del depredador y período óptimo de cosecha de frutos son las que pudieran explicar hasta cierto punto la conducta fenológica de *M. flexuosa*.

Caída de frutos y remoción de semillas

La ausencia de una relación directa de dependencia entre la remoción de semillas por parte de la fauna con los patrones de caída de frutos de *Mauritia flexuosa* posiblemente se debe a que, en todas las comunidades estudiadas, la presencia de muchas de las especies asociadas a las condiciones donde el moriche se establece, tales como *Virola surinamensis*, *Ficus* sp., *Vochysia venezuelana*, *Duguetia guitarensis*, *Coccolobacaracasana*, *Xylopia aromatica*, y *Andira* sp., aunado a las actividades agrícolas y de conucos extensivos de bajo insumo en el área de estudio, proporcionan también

recursos a la fauna. Estos resultados podrían así mismo indicar que los animales involucrados en los eventos de remoción de frutos colocados en las parcelas de exclusión son en su mayoría oportunistas, y los especialistas son escasos o están ausentes para el caso particular de *M. flexuosa*.

Remoción de semillas en relación con la ubicación del recurso

Uno de los aspectos más llamativos en la conducta de la fauna implicada en la remoción de semillas es la relación de dependencia encontrada entre la búsqueda y ubicación del recurso. Los resultados parecen apoyar los argumentos de Howe & Estabrook (1977), quienes sostienen que la presencia de animales oportunistas podría favorecer a aquellas especies de plantas que muestran una cosecha de frutos más vistosa, pero que además ofrecen una recompensa rica y nutritiva para atraer a la fauna que prefiere localizar fuentes valiosas y abundantes de alimento. El fruto de *M. flexuosa* es una drupa monosperma de color llamativo amarillo rojizo, rico en lípidos y carbohidratos, así como en calcio y fósforo (Ponce *et al.* 2000). Estos últimos elementos son muy escasos en el área de estudio, y quizás por esta razón la fauna mostró una mayor preferencia de remoción del recurso bajo las palmas femeninas ubicadas en parches de adultos de su mismo sexo, en comparación con aquellas aisladas del resto de la población en ciertos períodos del año. La ausencia de preferencia y selectividad significativa en los patrones de búsqueda del recurso en determinados meses del año pudiera ser un indicativo de la variación en la oferta de frutos y semillas por otras especies en las comunidades estudiadas con ritmos fenológicos diferentes a los manifestados por *M. flexuosa* para la región de estudio. Esto apoyaría la hipótesis de animales no especialistas y más bien de conducta generalista en las actividades de remoción y dispersión en la palma moriche.

Remoción de semillas en relación con la estructura fisionómica de las comunidades

La remoción de semillas de *M. flexuosa* por parte de la fauna mostró ser una variable dependiente de la estructura fisionómica de las comunidades posiblemente debido a:

1. Mayor concentración del recurso en la comunidad de morichal cerrado, debido a la alta densidad de individuos adultos (300/ha) donde la remoción total de semillas fue mayor durante los dos años de estudio, seguido del morichal abierto con una población adulta menor (156 individuos/ha). Este hecho confirma la preferencia de los animales implicados en los eventos de remoción, a ubicar aquellas zonas donde se concentra una cosecha de frutos más vistosa y abundante de alimento que además ofrece una recompensa rica y nutritiva para atraer a la fauna.

2. Preferencia por áreas de vegetación cerrada para realizar sus actividades de alimentación (Ponce *et al.* 1996), que a su vez los hace menos vulnerables a ataques por parte de depredadores. Por ejemplo, *Tayassu tajacu*, *Heteromys anomalus*, *Sciurus granatensis* y *Dasyprocta leporina* siempre fueron observados removiendo las semillas de *Mauritia flexuosa* sólo en las comunidades de bosque siempreverde y morichal cerrado.

3. Presencia de otras especies además del moriche que ofrecen a la fauna frutos, hojas y semillas que pueden también formar parte de su dieta.

Fauna implicada en los eventos de remoción

Si bien es cierto que la remoción de semillas de *M. flexuosa* por la fauna, además de ejercer la función de dispersión lleva implícito el riesgo de la depredación en períodos de escasez de recursos, también puede favorecer la supervivencia de la especie y su posterior germinación. Muchos de los animales implicados en tales eventos, especialmente los roedores, consumen el mesocarpio del fruto y trasladan las semillas a sus madrigueras o las esconden entre la vegetación herbácea alejándola de los parentales, favoreciendo de esta manera la colonización de la palma. Si ésta es olvidada o abandonada en un sitio adecuado para la germinación, el animal se comporta entonces como un agente dispersante incrementando así la sobrevivencia de la palma (*Heteromys anomalus*, *Sigmodon alstoni*, *Dasyprocta leporina*). Si, por el contrario, consume el mesocarpio y abandona en el sitio la semilla, no es considerado un dispersor. Esta conducta fue observada en el rabipelao (*Didelphis marsupialis*). La ganadería local en el área de estudio consume grandes cantidades de frutos que incluyen al moriche, y las observaciones de campo mostraron que la semilla es expulsada junto con las heces convirtiendo al ganado en excelente agente de dispersión. Por el contrario, *Sus scrofa* y *Tayassu tajacu* consumen el fruto y parten la semilla comportándose como depredadores. Resultados similares fueron reportados por Kiltie (1981), Smythe (1989) y Bodmer (1991). La ardilla cola roja *Sciurus granatensis* fue observada removiendo frutos de las parcelas de exclusión, pero lamentablemente fue imposible determinar el destino de las semillas. Algunos autores señalan que esta última utiliza 58 especies diferentes de plantas en la isla de Barro Colorado, pero su alimentación principal son los frutos de las palmas y es uno de los pocos vertebrados que consume también las semillas (Glanz *et al.* 1990; Giacalone *et al.* 1990).

AGRADECIMIENTOS

La autora desea expresar su agradecimiento a los Dres. Johani Ojasti y Hernán Castellanos, quienes identificaron la fauna. Al Dr. Ricardo Guerrero por facilitar las trampas tipo Sherman y al Dr. Luis Bulla por el asesoramiento estadístico del presente trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

1. Augspurger, C.K. 1982. A cue for synchronous flowering. In: *The ecology of a tropical forest* (Leigh, E.G., A.S. Rand & D.M. Windsor, eds.), pp. 133-150. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.
2. Bodmer, R.E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonia ungulates. *Biotropica* 23(3): 255-261.
3. Brandín, R.J. & M.E. Ponce. 1985. Caracterización de las sabanas Sur Orientales del Estado Guárico. Universidad Nacional Experimental Simón Rodríguez. *Informe Técnico de Investigación N° 5*, Caracas.

4. Brown, M. 1981. Frequency tables. In: *BMP statistical software* (Dixon, W., ed.), pp. 143-208. University of California Press, Berkeley.
5. Bullock, S.H. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica* 12: 247-255.
6. Cavalcante, P.B. 1974. *Frutas comestivas da Amazonia*. Publicações Avulsas Museo Paraense Emilio Goeldi, Tomo 2 N° 27, Belém.
7. COPLANARH. 1974. *Inventario nacional de tierras, Región Centro Oriental*. República de Venezuela, Ministerio de Agricultura y Cría. Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Publicación N° 35, Caracas.
8. Córdova, C.B. 1985. Demografía de árboles tropicales. In: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México* (Gómez Pompa, P. A. & Del Amo, eds.), pp. 103-128. Tomo II. Editorial Alambra Mexicana, México.
9. De Steven, D., D.M. Windsor, F.E. Putz & B. de León. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19(4): 342-356.
10. Flores, S. 1992. Growth and seasonality of seedlings and juveniles of primary species of a cloud forest in northern Venezuela. *J. Trop. Ecol.* 8: 299-305.
11. Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: *The ecology of tropical forest* (Leigh, E.G., A.S. Rand & D.M. Windsor, eds.), pp. 151-172. Smithsonian Inst. Press, Washington.
12. Gautier-Hion, A. 1990. Interaction among fruit and vertebrate fruit-eaters in an African tropical rain forest. In: *Reproductive ecology of tropical forest plants* (Bawa K.S. & M. Hadley, eds.), pp. 219-230. The Parthenon Publishing Group, París.
13. Giacalone, J., W. Glanz & E.G. Leigh Jr. 1990. Adición: Fluctuaciones poblacionales a largo plazo de *Sciurus granatensis* en relación con la disponibilidad de frutos. In: *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo* (Leigh, E.G. Jr., A. Stanley & D.M. Windsor, eds.), pp. 331-335. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Panamá.
14. Glanz, E. W., R.W. Thorington Jr., J. Giacalone & L.R. Heaney. 1990. Utilización estacional y tendencias demográficas de *Sciurus granatensis*. In: *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo* (Leigh, E.G. Jr., A. Stanley & D. M. Windsor, eds.), pp. 331-335. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Panamá.
15. Harper, J. L. 1977. *Population biology of plant*. Academic Press, New York.
16. Howe, H.F. & G.F. Estabrook. 1977. On intra-specific competition for avian dispersers in tropical tree. *Amer. Naturalist* 111: 87-832.

17. Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forest. *Oikos* 35: 214-229.
18. Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Amer. Naturalist* 104: 401-528.
19. Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
20. Janzen, D.H. 1978. Seedling patterns in tropical trees. In: *Tropical trees as living systems* (Tomlinson, P.B. & M. Zimmerman, eds.), pp. 82-128. Cambridge University Press, London.
21. Kiltie, R.A. 1981. Distribution of palm fruit on a rain forest floor; why whitelipped peccaries forage near objects. *Biotropica* 13(2): 141-45.
22. Legendre, L. & P. Legendre. 1983. *Numerical Ecology*. Elsevier Pub. Co. Amsterdam.
23. Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. Ecol.* 70: 191-806.
24. Listabarth, C. 1999. The palms of Surumoni area (Amazonas, Venezuela). I. Assemblage composition and survey of pollination strategies. *Acta Bot. Venez.* 22(1): 141-151.
25. Martínez-Ramos, M., E. Alvares, B.J. Sarukhán & D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *J. Ecol.* 76: 700-716.
26. Monasterio, M. & G. Sarmiento. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi deciduous forest of Venezuelan Llanos. *J. Biogeog.* 3: 325-355.
27. Neu, C.W., C. R. Byers & J. M. Peek. 1974. A technique for the analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 38: 541- 545.
28. Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *J. Ecol.* 78: 648-663.
29. Padoch, C. 1988. Aguaje (*Mauritia flexuosa* L.f.) in the economy of Iquitos, Perú. *Advances Econ. Bot.* 6: 214-224.
30. Piñero, D. & J. Sarukhán. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.* 70: 461-472.
31. Ponce C., M.A. 1997. *Curso básico de estadística aplicada*. Ediciones de la Universidad Pedagógica Experimental Libertador, Caracas.
32. Ponce C., M.E., J. Brandín, V. González & M.A. Ponce. 1994. Análisis de la vegetación asociada a una toposecuencia en los llanos Centro Orientales de Venezuela. *Ecotropicos* 7(2): 11-22.

33. Ponce C., M.E., J. Brandín, V. González & M.A. Ponce. 1996. Causas de mortalidad en plántulas de *Mauritia flexuosa* L.f. (palma moriche) en los llanos Centro Orientales de Venezuela. *Ecotropicos* 9 (1): 33-38.
34. Ponce C., M.E., J. Brandín, M.A. Ponce & V. González. 1999. Germinación y establecimiento de plántulas de *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) en los llanos sur-orientales del Estado Guárico, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 22 (1): 167-183.
35. Ponce C., M.E. 2000. Algunos aspectos de la biología poblacional de *Mauritia flexuosa* L.f. (palma moriche) en los llanos Sur Orientales del Estado Guárico, Venezuela. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
36. Ponce C., M.E., F. Stauffer., M. de L. Olivo & M.A. Ponce. 2000. *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) una revisión de su utilidad y estado de conservación en la cuenca amazónica, con especial énfasis en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 23(1): 19-46.
37. Ruiz, M.J. 1991. El aguaje alimento del bosque amazónico. In: *Temas forestales N° 6*. Proyecto de Capacitación, Extensión y Divulgación Forestal. COTESU-INTERCOOPERATION-D.G.F.F. Región Ucayali.
38. Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical system. In: *Demography and evolution in the plant population* (Solbrig, O.T., ed.), pp. 161-215. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
39. Scariot, A. & E. Lleras. 1995. Flowering and fruiting phenologies of the palm *Acrocomia aculeata*: patterns and consequences. *Biotropica* 27(2): 168-173.
40. Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum mexicanum*. Evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica* 21(1): 50-56.
41. Sokal, R.R. & F. J. Rohlf. 1979. *Biometría: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Blume, Madrid.
42. Steel, D.R.G. & H. Torrie. 1989. *Bioestadística: Principios y procedimientos*. Mc Graw-Hill, México.
43. Stiles, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
44. Urrego, G.L.E. 1987. Estudio preliminar de la fenología de la canagucha (*Mauritia flexuosa* L.f.). *Colombia Amazonica* 2: 57-81.
45. Vázquez, R. & A.H. Gentry. 1989. Use and misuse of forest-harvested fruits in the Iquitos area.