

## **ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *Mauritia flexuosa* EN LA CUENCA ALTA DEL RÍO TIGRE (ANZOÁTEGUI, VENEZUELA)**

Carolina Peña-Comenarez<sup>1,3</sup> y Elisabeth Gordon-Colón<sup>2,3\*</sup>

<sup>1</sup>Postgrado en Ecología, <sup>2</sup>Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, AP: 47058, Caracas. <sup>3</sup>Miembros Activos del Grupo Humedales de Venezuela. \*egordoncolon@gmail.com

### **RESUMEN**

*Mauritia flexuosa* (moriche) es la especie más importante del bosque ribereño de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela). Se evaluó entre mayo-2000 y mayo-2001 la estructura poblacional del moriche a lo largo del río en ocho parcelas de 0,1 ha cada una, donde se midieron los diámetros a la altura del pecho (DAP) y se contaron los individuos adultos, los jóvenes y pre-adultos. Las densidades de plántulas nacidas o vivas (PV) y muertas (PM) se determinaron marcándolas en cada muestreo con cintas coloreadas para diferenciar cohortes. El 59,4% de los adultos fueron de la clase DAP: 32-48 cm. Las poblaciones de *M. flexuosa* se caracterizaron básicamente por la presencia de adultos y plántulas, con pocos individuos juveniles y pre-adultos. La mortalidad de plántulas del moriche no varió entre los meses de muestreo, pero, tiende a ser mayor durante la sequía. En general, el porcentaje de PM respecto a las PV fue de 48%. Las curvas de supervivencia de las plántulas de acuerdo a los modelos predichos (Tipos: I, II, III) variaron entre las estaciones de muestreo, de allí que, al tener distintas estrategias de supervivencia, presenta mayor potencial de respuestas ante cualquier cambio ambiental. A través del río, la distribución de especies vegetales y complejidad estructural está influenciada por una combinación de factores bióticos, abióticos y perturbaciones antrópicas, de modo que se configura un mosaico de comunidades, lo que se refleja en que no haya un patrón único en la disposición de las clases de tamaño y edades, densidad de plántulas vivas y muertas y curvas de supervivencia, que determinan la estructura poblacional del moriche en cualquier posición a lo largo del río.

**Palabras clave:** *Mauritia flexuosa*, plántulas, supervivencia, mortalidad.

### **Population structure of *Mauritia flexuosa* in the upper basin of the Tigre River (Anzoategui, Venezuela)**

### **ABSTRACT**

*Mauritia flexuosa* (Moriche) is the most important species in the riparian forest of the upper Tigre river basin (Anzoátegui, Venezuela). The population structure of moriche along the river was evaluated between May-2000 and May-2001 in eight plots of 0.1 ha each, where diameters at breast height (DBH) were measured and adult, juvenile and pre-adult individuals were counted. The densities of born or alive (LS) and dead

(DS)seedlings were determined by marking them in each sampling with colored tapes to differentiate cohorts. Of the adults, 59.4% were in the 32-48 cm DBH class. The populations of *M. flexuosa* were basically characterized by the presence of adults and seedlings, with few juveniles and pre-adults. Moriche seedling mortality did not vary between sampling months, but tended to be higher during drought. Overall, the percentage of (DS) with respect to LS was 48%. The fit of the seedling survival curves to the predicted models (Types: I, II, III) varied among sampling stations, hence, having different survival strategies, it presents greater potential for responses to any environmental change. Throughout the river, the distribution of plant species and structural complexity is influenced by a combination of biotic and abiotic factors and anthropogenic disturbances, so that a mosaic of communities is configured, which is reflected in the fact that there is no single pattern in the arrangement of size and age classes, density of live and dead seedlings and survival curves, which determine the population structure of Moriche at any position along the river.

**Keywords:** *Mauritia flexuosa*, seedlings, survival, mortality.

## INTRODUCCIÓN

Las características de las poblaciones de plantas pueden ser de tipo estructural, que incluyen: abundancia, densidad, biomasa total, proporción de edades o clases diamétricas, proporción de sexos y distribución espacial: al azar, agregada y regular (Morláns, 2001; Busch, 2017); o que involucren aspectos dinámicos que determinan los procesos poblacionales, entre las que destacan: crecimiento poblacional, cambios en la distribución de edades, mortalidad, natalidad, dispersión y supervivencia (Krebs, 1978; Begon *y col.*, 2006). La demografía es la base para entender la dinámica de las poblaciones y las historias de vida de las especies, que determina la respuesta de los organismos a la variación ambiental, la cual depende de: longevidad, tiempo de generación, dispersión demográfica, incluyendo combinaciones de las anteriores y muchos otros factores (Halley *y col.*, 2018), ya que las estudia en lo referente a natalidad, mortalidad, movimientos migratorios, edad y sexo, entre otros (Godínez-Álvarez *y col.*, 2008). Estos atributos se pueden medir para comparar diferentes poblaciones o una misma población en diferentes tiempos y espacios (Odum, 1993; Godínez-Álvarez *y col.* 2008; Zamora-Abrego *y col.*, 2016; Escamillo y Bustos, 2017). Las tablas de vida y las curvas de supervivencia son herramientas importantes para la evaluación de la dinámica poblacional, ya que muestran los números reales de individuos sobrevivientes, muertes y tendencias de supervivencia para todas las clases de edad en la población (Rauschert, 2010; Halley *y col.* 2018; Zhang *y col.*, 2020). La supervivencia de las plantas es un factor clave en la dinámica forestal. Las probabilidades de supervivencia a menudo varían según las etapas de la vida, y en el caso de los árboles, son importantes para los silvicultores, conservacionistas, los planificadores urbanos, así como para los biólogos que buscan entender la muerte como un proceso ecológico (Moustakas y Evans, 2015).

*Mauritia flexuosa* L. f. (Familia Arecaceae, Subfamilia Calamoideae) es una palma dioica, que se encuentra en ambientes amplios y heterogéneos, casi siempre boscosos (Bataglion *y col.*, 2019; van der Hoek *y col.*, 2019), distribuida en la mayor parte del norte de Sudamérica (Trujillo-González *y col.*, 2011), específicamente en las cuencas del Orinoco y del Amazonas (González-B., 2016). El ecosistema dominado por *Mauritia flexuosa* a menudo se considera un recurso vegetal clave en la mayoría de su área de distribución (van der Hoek *y col.*, 2019), por los múltiples servicios ecosistémicos que brinda, los cuales han sido reseñados por Peña-Colmenarez y Gordon-Colón (2019), por lo que debe considerarse una especie prioritaria en la conservación y en los planes de manejo sustentable a través del Neotrópico (Virapongse *y col.*, 2017; van der Hoek *y col.*, 2019). Peña-Colmenarez y Gordon-Colón (2022) mostraron datos sobre fenología y proporción de sexos. En cuanto a las poblaciones se han realizado investigaciones sobre demografía del moriche (Ponce, 2000; Novoa, 2010; Zamora-Abrego *y col.*, 2016; Isaza *y col.*, 2017; Alvarado *y col.*, 2020), patrones de caída de frutos y fauna involucrada en los procesos de dispersión y remoción de semillas (Ponce 2002; Mendieta-Aguilar *y col.*, 2015; Acevedo-Quintero y Zamora-Abrego, 2016), germinación (Ponce *y col.*, 1999; Johansson, 2009; Hernández-Valencia *y col.*, 2017), establecimiento y mortalidad de plántulas (Ponce *y col.*, 1996; Ponce *y col.*, 1999), estructura poblacional y parámetros de aprovechamiento para la hoja (Escamilla y Bustos, 2018), entre otros.

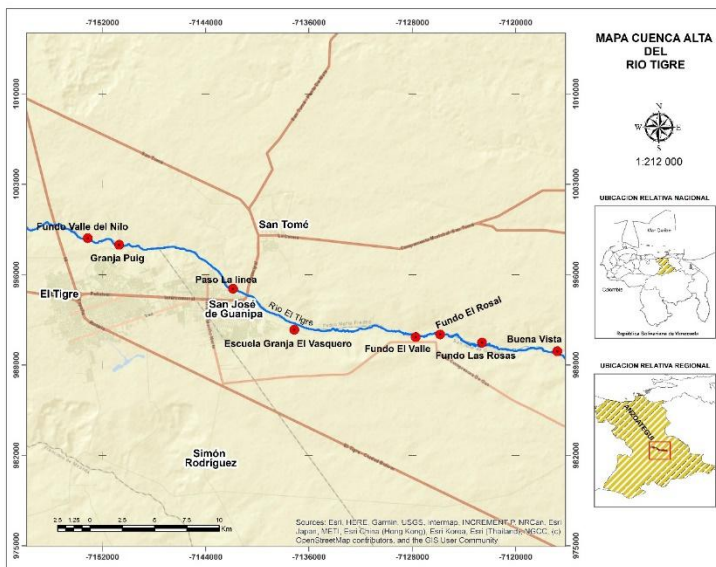
En este trabajo se presentan resultados sobre *Mauritia flexuosa* referidos a densidad de adultos, juveniles, pre-adultos y plántulas, junto con su dinámica a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela). Se muestran aspectos clave para determinar sus estados poblacionales y potencialidad de regeneración, con lo cual se pretende contribuir no sólo con el conocimiento de la dinámica de las poblaciones de esta especie, sino también a sentar las bases para emprender acciones que faciliten la conservación y manejo sostenible de dicho ecosistema. Esto es relevante sobre todo por la dependencia de grupos humanos del moriche, con lo cual la determinación de algunos parámetros demográficos de las poblaciones de esta especie y su capacidad de regeneración contribuiría a garantizar el aprovechamiento de los recursos naturales, de una especie considerada vulnerable (V) (Llamozas *y col.*, 2003), principalmente por el uso intensivo por los pobladores, la destrucción de su hábitat por actividades agrícolas, ganaderas y petroleras, el desvío de los cursos de agua, entre otros.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

**Área de estudio.** El río Tigre se encuentra en la altiplanicie de los Llanos orientales, entre los Municipios Simón Rodríguez, Guanipa, Freitas e Independencia. Desde su nacimiento en la Mesa de Guanipa, recorre 304 km y desemboca en el río Morichal Largo, 10 km antes de la entrada al

caño Mánamo. En los primeros kilómetros recibe la descarga del río Guaranguera; posteriormente sus afluentes principales en la margen izquierda son el Aisme y el Oritupano, que a su vez recibe el Chive y el Ñato y en la margen derecha al Areo (MARNR-PDVSA, 1987). La zona de estudio corresponde a la “cuenca alta del río Tigre”, la cual atraviesa las poblaciones de Cantaura, El Tigre y El Tigrito y cuyas coordenadas UTM son 979.000m – 990.000m de latitud norte y 360.000m – 400.000m de longitud oeste (Figura 1); en dicha figura se muestra la ubicación de las ocho estaciones de muestreo en las localidades que se mencionan a continuación: (I) Fundo Valle del Nílo, (II) Granja Puig (III) Paso La Línea, (IV) Escuela Granja El Vasquero, (V) Fundo El Valle, (VI) Fundo El Rosal, (VII) Fundo Las Rosas, y (VIII) Buena Vista, cuyas coordenadas fueron referidas por Peña-Colmenarez y Gordon-Colón (2019), así como aspectos generales sobre geología, suelos y vegetación del área de estudio, y las distintas actividades antrópicas que se desarrollan en cada sitio de muestreo.

En la zona de estudio, se encuentra una vegetación forestal tipo Palmar de Pantano (“Palm swamp”), dominada así por *M. flexuosa*, seguida de *Virola surinamensis*, *Calophyllum brasiliense* e *Inga vera* (Peña-Colmenarez y Gordon-Colón, 2019). Dependiendo de la localidad, la vegetación varía desde un morichal abierto (MA), morichal cerrado (MC), transicional (T) entre un morichal cerrado (MC) y bosque siempre verde de pantano estacionalmente inundado (BSVPEI) y un BSVP propiamente dicho (Tabla 1).



**Figura 1.** Ubicación relativa nacional y regional del área de estudio (Cuenca alta del río Tigre, estado Anzoátegui, Venezuela). Los puntos rojos muestran la ubicación de las ocho estaciones de muestreo.

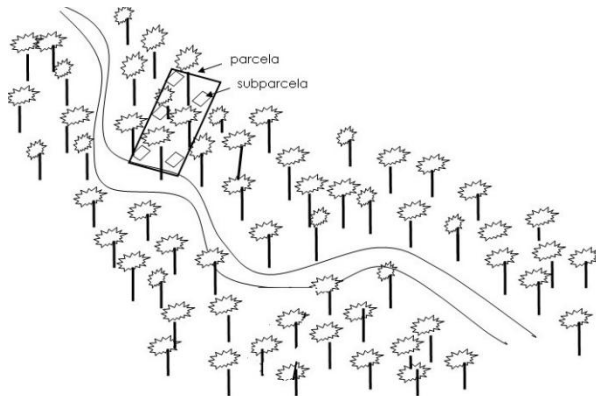
**Tabla 1.** Niveles de perturbación antrópica y tipo de vegetación en cada una de las estaciones de muestreo en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela). MA: Morichal abierto; MC: morichal cerrado; T MC-BSVEI: transición (T) entre un MC y un bosque siempre verde estacionalmente inundado (BSVEI) (Tomado de: Peña-Colmenarez y Gordon-Colón, 2019).

Estación de muestreo	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
<b>Nivel de Perturbación</b>								
<b>Leve</b>					x			
<b>Moderada</b>							x	x
<b>Fuerte</b>	x	x	x	x		x		
<b>Tipo de Vegetación</b>	MA	T MC-BSVEI	T MC-BSVEI	MC	BSVEI	BSVEI	BSVEI	MA

**Métodos.** A lo largo de la cuenca alta del río Tigre se llevaron a cabo siete salidas de campo, desde mayo del 2000 hasta mayo del 2001, cada dos meses, de tal forma que se tuvieron registros de la temporada de lluvias (julio, septiembre y noviembre de 2000), seca (enero y marzo de 2001) y períodos transicionales (mayo de 2000 y de 2001). Para conocer la dinámica de establecimiento de plántulas y la estructura etaria del elemento principal de la comunidad, se consideraron los estados plántula, adulto (individuo que ha desarrollado al menos un evento reproductivo), juvenil (individuos de una altura mayor a 1,00 m, sin un tronco definido) y pre-adulto (aquellos que presentan un tronco definido y aún no han desarrollado el primer evento reproductivo). El componente adulto de *M. flexuosa* se midió en el primer muestreo, mientras que los aspectos sobre la dinámica de las plántulas, juveniles y pre-adultos se siguieron a lo largo de todo el lapso de muestreo.

En el tramo comprendido entre el sector Puente Piedra hasta el sector Buena Vista, que cubre una distancia aproximada sobre el río de 37,67 km (Figura 1), se ubicaron las ocho estaciones de muestreo, donde en cada una se estableció una parcela de 0,1 ha (50 m x 20 m), específicamente sobre el banco a orillas del río (Figura 2). En cuanto a los individuos adultos de moriche dentro de cada parcela se contaron todos aquellos con altura  $\geq 2$  m, a los cuales se les estimó la altura y se les midió el diámetro de los troncos o tallos a la altura del pecho (1,30 m) (DAP).

La fase plántula puede definirse como el período comprendido entre la emergencia de la radícula y el completo agotamiento de las reservas de la semilla (Ponce *y col.*, 1996); no obstante, en este estudio se consideró como plántulas de *M. flexuosa* aquellos individuos desde una primera hoja hasta 1,00 m de alto, que no presentaban un tronco definido, ni más de cinco hojas. Una plántula se considera plenamente establecida cuando se hace efectivamente independiente de sus reservas como semilla, aun cuando las reservas de la semilla no sean completamente utilizadas (Fenner, 1985). Ponce *y col.* (2000) sugieren que esta fase dura entre 5 y 8 meses dependiendo de las condiciones de irradianza.



**Figura 2.** Esquema de ubicación de las parcelas y subparcelas en el banco del río.

El componente de plántulas de *M. flexuosa*, considerado como aquellos individuos de altura  $\leq 1$  m, se registró en 10 subparcelas ubicadas al azar y permanentes de  $1\text{m}^2$  ( $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ ) por cada estación de muestreo (Figura 2). Las plántulas se marcaron con cintas plásticas de diferentes colores en cada período de muestreo, para separar cohortes y determinar la densidad, mortalidad y supervivencia de las plántulas. Los individuos en fase pre-adulto y juveniles del moriche se siguieron en parcelas de  $4\text{m}^2$  ( $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ ), igualmente permanentes durante todo el lapso de muestreo y situadas al azar.

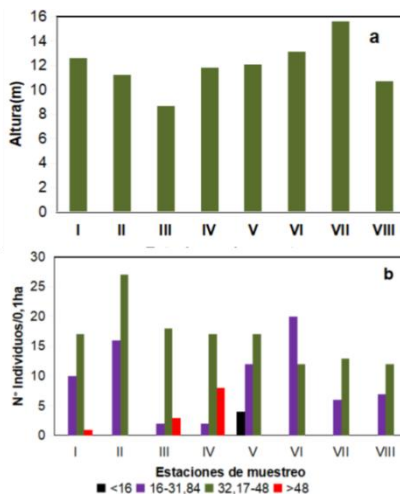
Se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Hammer, 1999-2015a) para determinar si había diferencias significativas en las densidades de plántulas nacidas y muertas respecto a las estaciones y períodos de muestreo. Asimismo, se relacionó la densidad de adultos, juveniles, pre-adultos, plántulas nacidas y muertas a través del coeficiente de correlación de Spearman  $r_s$ . El procesamiento de los datos se hizo a través del paquete estadístico PAST Ver. 3.10 (Hammer, 1999-2015b).

Se presentan los resultados de densidad de acuerdo a la estructura de tamaños definidos con base al diámetro a la altura de 1,30 m (DAP), y la altura de los individuos (m). Asimismo, se muestra lo referente a los individuos en fase adulto, pre-adulto y juvenil. La densidad de plántulas nacidas o vivas (PV) y muertas (PM) se muestran respecto a los meses y estaciones de muestreo; igualmente, se exhiben las curvas de supervivencia de las plántulas de la primera cohorte en cada de estación de muestreo, puesto que fueron las plántulas que se registraron durante todo el lapso de muestreo. Con las otras cohortes fue posible estimar la densidad total de plántulas nacidas y muertas por estación y lapso de muestreo. Las curvas de supervivencia para la primera cohorte en cada estación de muestreo se hicieron a partir de una tabla de vida, que se

muestran en el Anexo 1. Si bien, el registro de la mortalidad de las plántulas puede considerarse relativamente corto y en consecuencia los estimados de supervivencia (en este caso un año), como para hacer predicciones de las tendencias a futuro, la primera etapa de vida de una planta es crítica para el mantenimiento de la especie a largo plazo (Zamora-Abrego *y col.*, 2016), sobre todo cuanto los árboles suelen tener una vida extremadamente larga (Moustakas y Evans, 2015).

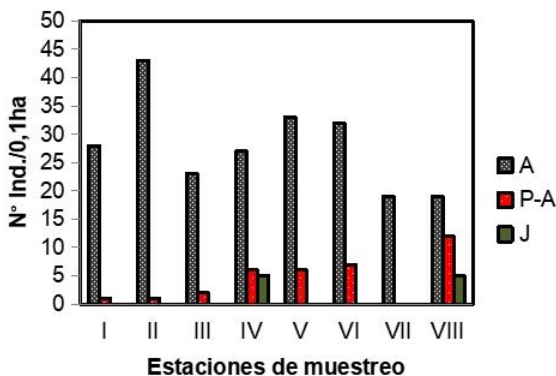
## RESULTADOS

**Estructura poblacional.** La Figura 3a muestra la altura promedio de *M. flexuosa* a lo largo de las ocho estaciones de muestreo, la cual varía entre 8,7 m en la estación III hasta 15,6 m en la estación VII, con una media de  $11,98 \pm 1,99$  m. En la Figura 3b, se observan los cambios en el número de individuos/0,1ha respecto a la estructura de tamaños expresadas en diámetro a la altura del pecho en cm (DAP) a lo largo del río, donde el 59,4% del total de individuos se corresponde con la clase de DAP de 32-48 cm, que mayormente está representada en la estación II; luego le siguen con su presencia en todas las estaciones, la clase de DAP de 16-31cm, con la mayor densidad en la estación VI, y le sigue la estación II. La clase <16 cm solo se halló la estación V con densidad muy baja (4ind /0,1ha), mientras que la de DAP >48 cm se encontró en las estaciones I, III y IV, con densidades entre uno, tres y ocho ind /0,1 ha, respectivamente. En cuanto al número de clases por estación, la Figura 3b denota que en cuatro estaciones: I, III, IV y V estuvieron presentes tres clases de tamaños, mientras que en el resto estuvieron dos clases por estación.



**Figura 3.** (a) Altura (m) y (b) estructura de tamaños con base al diámetro (cm) a la altura del pecho de *Mauritia flexuosa* a lo largo de la cuenca alta del río Tigre.

En la cuenca alta del río Tigre, la densidad de individuos adultos varió (A) entre 19 y 43 ind/0,1ha dependiendo de la estación de muestreo (Figura 4), y en consecuencia del tipo de vegetación presente en cada una de ellas (Tabla 1). Así, la mayor abundancia de adultos se encontró en la transición entre morichal cerrado (MC) y un bosque siempre verde estacionalmente inundado (BSVEI) (estaciones II y III) con promedio de 33 ind/0,1ha; en tanto que en el morichal abierto (MA) (estaciones I y VIII), el número promedio de individuos fue de 24 ind/0,1ha; en el MC (estación IV), la densidad de adultos fue de 27 ind/0,1ha; por su parte en el BSVEI (estaciones V, VI, y VII), la abundancia promedio fue de 28 ind/0,1ha. En cuanto a la estructura de edades de la palma moriche a lo largo de la cuenca alta del Río Tigre, el número de individuos juveniles (J) y pre-adultos (P-A) por hectárea es mucho menor que la de los de adultos (A) (Figura 4). La presencia de juveniles (J) es casi nula a lo largo de las estaciones de muestreo, con un total de 10 juveniles/0,1ha, hallándose solo en las estaciones IV y VIII. Por su parte, los pre-adultos (P-A), con densidades bajas entre 1 y 12 ind/0,1ha, para un total de 35 P-A/0,1ha en todas las estaciones, sin embargo, estuvieron ausentes solo en la estación VII. Es de hacer notar que la densidad de pre-adultos tiende a aumentar aguas abajo, con excepción de la estación VII (Figura 4). La suma total de adultos, pre-adultos y juveniles entre todas las estaciones fue de 269 ind/0,1ha, con una media de  $33,63 \pm 8,45$  ind/0,1ha, cuyos porcentajes representados en la Figura 5, denotan que el valor mayor se obtuvo en la estación II (44 ind/ha; 16% del total) y el menor en la estación VII (19 ind/0,1ha, 7%).

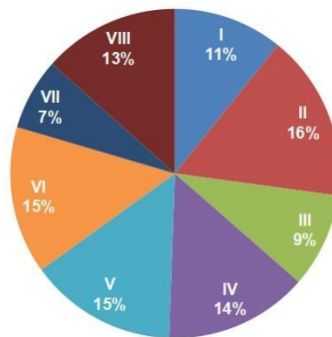


**Figura 4.** Densidad (ind/0,1ha) de adultos (A), pre-adultos (P-A) juveniles (J) de *Mauritia flexuosa* a lo largo de las estaciones de muestreo en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

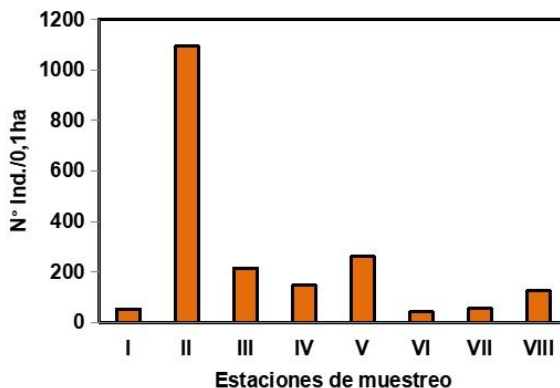
En total se registraron 1992/0,1ha plántulas vivas o nacidas (PV), con una media de  $249,00 \pm 350,58$ /0,1ha PV. La Figura 6 muestra la variación de la densidad de plántulas nacidas o vivas (PV) en las estaciones de



muestreo, con el 55% concentrándose en la estación II. Después de la estación II, le siguen en densidades las estaciones V y III, con valores de 261 y 216/0,1ha PV, respectivamente. El menor número de PV se encontró en las estaciones I, VI y VII, con valores entre 41 y 55 ind. /ha. Dado que en la estación II las densidades PV y PM respecto al total de plántulas fueron muy superiores en el orden de 55% y 66%, respectivamente, se decidió comparar el número de plántulas con o sin esa estación, a objeto de determinar si en las otras había diferencias estadísticas. Comparando las densidades de los adultos, pre-adultos, juveniles y plántulas vivas entre las estaciones de muestreo mediante la prueba de Kruskal-Wallis dio diferencias significativas, con y sin la estación II ( $H=35,96$ ,  $p<0,0003$ ;  $H=31,45$ ,  $p<0,0002$ , respectivamente).

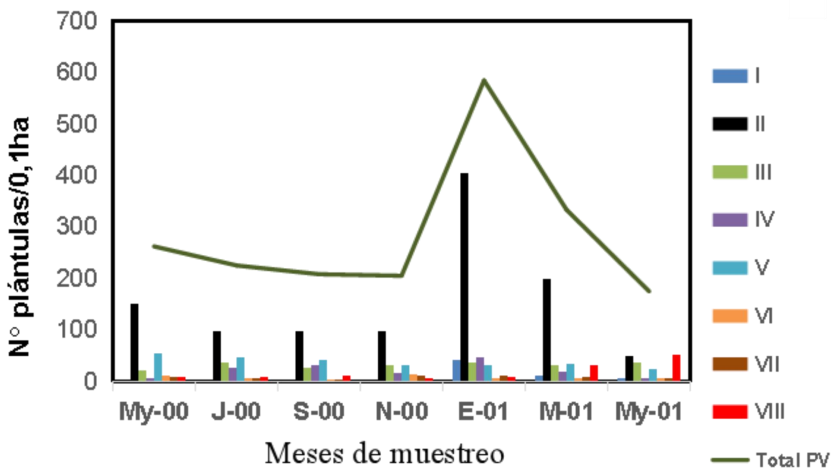


**Figura 5.** Porcentaje respecto a la suma total de individuos/0,1ha (adultos, juveniles y pre-adultos) por estación de muestreo en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).



**Figura 6.** Densidad (ind./0,1ha) total de plántulas de *Mauritia flexuosa* por estaciones de muestreo en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

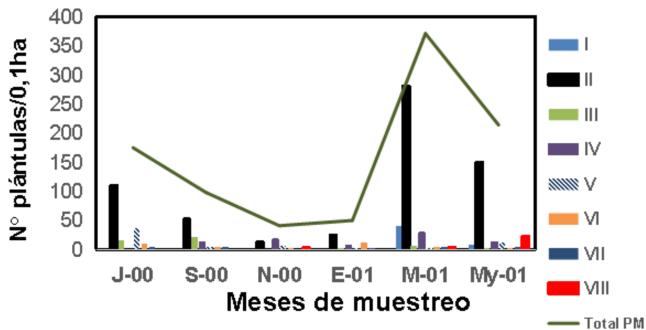
**Dinámica de plántulas.** Los cambios de la densidad total de plántulas nacidas o vivas de (PV) de *M. flexuosa* en la cuenca alta del Río Tigre, respecto a las estaciones de muestreo y en el tiempo (meses) se observan en la Figura 7. La densidad más alta de plántulas se halló en la estación II, en la en donde el valor mayor fue en el mes de enero-01 (sequía) con 400/0,1ha de PV, y el menor en la temporada de lluvias (julio, septiembre, noviembre 2000), con promedio de 97/0,1ha de PV. El menor número de PV fue en la estación VI, en la cual la más alta densidad fue en el mes de noviembre-2000. A la estación VI, le sigue en densidades totales <100 plántulas/0,1ha las estaciones I y VII, ambas con valores más altos en el mes de enero 2001. En general, la mayor cantidad de PV se determinó en los meses de sequía (enero y marzo 2001), para un total de 695 plántulas/0,1ha, media: 459±177,48 plántulas/0,1ha. En la temporada de lluvia (julio, septiembre, noviembre 2000), la densidad total de plántulas nacidas o vivas (PV) fue 695/0,1ha, con media: 213±10,79/0,1ha. En los meses transicionales sequía-lluvia (mayo-2000 y mayo-2001) el número total de PV fue 437/0,1ha, con media: 219±61,52/0,1ha. Ahora bien, si se obvia la estación II, el total de plántulas vivas y nacidas fue de 898 /0,1ha, cuyo pico de densidad de plántulas sigue siendo en enero-2001, pero la densidad total para la temporada de lluvias resultó ligeramente mayor (347 /0,1ha) respecto a la de sequía (315/0,1ha) y en los meses transicionales la densidad total fue de 60 /0,1ha.



**Figura 7.** Número de plántulas nacidas o vivas (PV) respecto a las estaciones y meses de muestreo en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela). Mayo 2000 (My-00); julio 2000 (J-00); septiembre 2000 (S-00); noviembre 2000 (N-00); enero 2001(E-01); marzo 2001 (M-01) y mayo 2001 (M-01).

La prueba de Kruskal-Wallis mostró que la densidad de plántulas no difiere significativamente entre los meses de muestreo ( $H=2,68$ ;  $p<0,89$ ), ni entre temporadas del año; en tanto que entre estaciones de muestreo sí difieren significativamente ( $H=37,98$ ,  $p<0,0003$ ). La prueba de Kruskal-Wallis sin la estación II, igualmente evidenció que no hay diferencias significativas entre los meses de muestreo ( $H=98$ ,  $p<0,81$ ), mientras que entre estaciones de muestreo la prueba resultó significativa ( $H=26,44$ ,  $p<0,0002$ ). Así, la prueba a posteriori de Mann-Whitney indicó que la densidad de la estación I no difiere de las estaciones VI ( $p<0,24$ ), VII ( $p<0,15$ ) y VIII ( $p<0,09$ ). La estación III difiere de la VI ( $p<0,002$ ), de la VII ( $p<0,002$ ) y de la VIII ( $p<0,05$ ); la estación IV difiere de la V y VI ( $p<0,05$  y  $p<0,02$ , respectivamente). Por su parte, la estación V difiere de la VI ( $p<0,002$ ), VII ( $p<0,002$ ) y VIII ( $p<0,03$ ). La estación VI no difiere ni de la VII ( $p<0,06$ ), ni del VIII ( $p<0,20$ ).

**Mortalidad de plántulas y curvas de supervivencia.** La Figura 8 muestra las variaciones en la densidad de plántulas muertas (PM) respecto a las estaciones y meses de muestreo. Al igual que las plántulas nacidas o vivas (PV), la más alta densidad total de plántulas muertas fue en la estación II, que representó el 66% del total de PM (631/0,1ha; media:  $105\pm 101$  /0,1ha), con la mortalidad más elevada en el mes de marzo-2001 (temporada de sequía). La menor densidad de PM se encontró en la estación VII. En general la densidad total de PM en la temporada de lluvias (julio, septiembre, noviembre-2000) fue de 314 PM/0,1ha, con media:  $105\pm 67,25$ ; mientras que en la de sequía fue de 421 /0,1ha, con media:  $211\pm 227$  PM/0,1ha. Para todo el período de muestreo, el total de plántulas muertas fue de 949 /0,1ha, que en términos del porcentaje respecto al total de plántulas nacidas o vivas (PV) representó el 48%. Al igual que con las PV, al obviar la estación II, resultó que la mayor densidad de PM se obtuvo en el mes de marzo-2001; la densidad total de PM sin la estación II por temporada, tiende a ser mayor en la época de sequía (115 /0,1ha) respecto a la lluvia (99/0,1ha), para un total en todo el período de 318/0,1ha. El número de PV y PM, después de la estación II, tiende a disminuir aguas abajo (Figuras 7 y 8).



**Figura 8.** Número de plántulas muertas (PM) en los meses y estaciones de muestreo en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela). Julio 2000 (J-00); septiembre 2000 (S-00); noviembre 2000 (N-00); enero 2001 (E-01); marzo 2001 (M-01) y mayo 2001 (M-01).

La prueba de Kruskal-Wallis entre los meses de muestreo no mostró diferencias significativas ( $H=4,79$ ,  $p<0,44$ ), al repetirla sin la estación II, igualmente resultó no significativa entre los meses de muestreo ( $H=5,32$ ,  $p<0,38$ ). Por su parte, la prueba de Kruskal-Wallis de la densidad de plántulas muertas entre estaciones de muestreo mostró diferencias significativas ( $H=19,28$ ,  $p<0,007$ ), y de acuerdo a la prueba a posteriori de Mann-Whitney, solo la estación II, como era de esperar, difirió del resto de las estaciones ( $p<0,005$ ), las cuales no difirieron entre sí ( $H=7,82$ ,  $p<0,25$ ).

El coeficiente de correlación de Spearman (sin la estación II), no mostró correlación entre la densidad total de las plántulas muertas (PM) con la densidad de la plántulas nacidas o vivas (PV), así como con la de los adultos (A), juveniles (J) y pre-adultos (P-A) por estación de muestreo. Al incluir todas las estaciones de muestreo, la densidad de PM se correlacionó con la de los adultos ( $r_s=0,69$ ,  $p<0,05$ ).

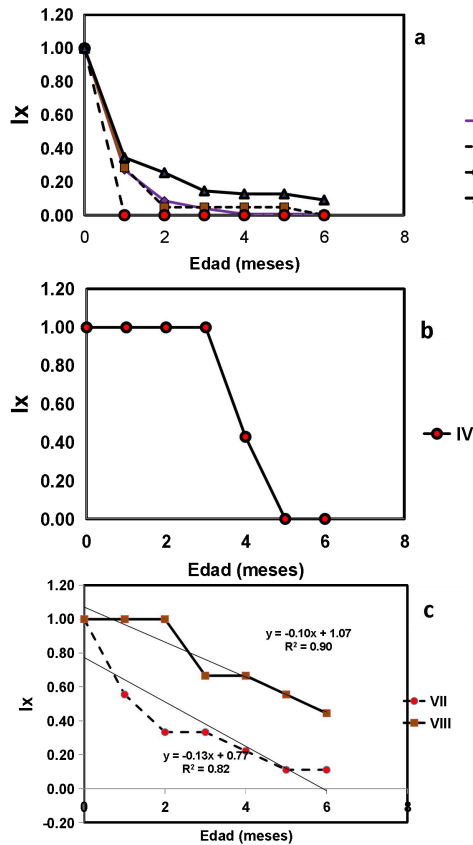
La Figura 9 muestra la alta variabilidad en cuanto la sobrevivencia de las plántulas de *M. flexuosa*, y presentó en tres tipos de curvas dependiendo de la estación de muestreo. Así en las estaciones II, III, VI y V (Figura 9a), se observa la curva típica J invertido, esto es alta pérdida de individuos en las primeras etapas de vida, seguido de un período de mucho menos pérdidas y relativamente constante. Por su parte, en la estación IV (Figura 9b), en los primeros tres 3 a 4 meses la supervivencia se mantiene constante y luego cae abruptamente, esto es, pocas pérdidas al principio en las primeras etapas de vida y después alta mortalidad en la medida que se hacen más viejos. En las estaciones VII y VIII las curvas de supervivencia tienden a una línea recta (con un  $R^2$  de 0,82 y 0,90 respectivamente), lo cual sugiere una mortalidad constante independientemente de la edad (Figura 9c).

## DISCUSIÓN

**Estructura de tamaños.** La dinámica y los cambios en la estructura poblacional de las plantas son el resultado de sus características biológicas y de la interacción con el ambiente (Grubb, 1977). Las historias de vida de las plantas están formadas por influencias abióticas y bióticas del ambiente (Olliff-Yang, 2019). La presencia de una población de plantas en un punto dado del espacio y en el tiempo es consecuencia de una cadena de eventos pasados. Una vez que una población de árboles de determinada edad se establece, es difícil para una nueva clase de edad entrar al dosel, hasta que los individuos establecidos mueran por distintos factores abióticos y bióticos, incluyendo las enfermedades o vejez (Harper, 1977).

Respecto a la estructura de tamaños con base en el diámetro a la altura del pecho (DAP), de los cuales el 59,4% del total de individuos adultos se corresponde con la clase 32-48 cm, con pocos individuos en las clases 16<cm y >48cm; aunque esta última se halló en tres estaciones y la

primera en una sola. En este sentido, Freitas *y col.* (2020), en la cuenca alta del río Putumayo (frontera Perú-Colombia), hallaron una distribución de clases diamétricas para *M. flexuosa* en forma de campana, donde en un bosque de morichal denso la clase con mayor densidad de individuos fue la de DAP entre 31-40 cm, con muy pocos individuos en las clases 10-20 y 41-50, mientras que en un morichal mixto la clase con mayor densidad fue la de 21-30 cm. Freitas *y col.* (2020) explicaron que este comportamiento se puede atribuir al limitado crecimiento lateral de las palmeras, cuyos individuos jóvenes tienen un tallo no ramificado (estipite grueso) que se mantiene hasta a su madurez, de modo que muchos individuos se concentran en la categoría de 30-40 cm de diámetro, lo cual coincide con lo hallado en este caso, con valores, como se mencionó antes, en el intervalo 32-48 cm, con predominancia en la estación II. En la estación V, que se caracterizó por una vegetación tipo BSVEI y una leve perturbación ambiental (Tabla 1) estuvieron casi todas las clases de DAP.



**Figura 9.** Curvas de supervivencia lx de plántulas de *Mauritia flexuosa*, en: a) estaciones II, III, IV, VI b) estación IV, y c) estaciones VII y VIII de muestreo en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

Los resultados de la estructura de edades, a saber, adultos, pre-adultos, jóvenes, y plántulas, indican que las poblaciones de *M. flexuosa* a lo largo del río, se caracterizaron por la presencia, principalmente de adultos y plántulas, con unos pocos individuos juveniles y pre-adultos. Se supone que solo en los años en los cuales haya una combinación de condiciones óptimas (niveles favorables de agua y humedad del suelo, luz, temperatura y ausencia de inundaciones y sequía extremas) es posible que tenga lugar una germinación masiva y sobrevivencia de plántulas (Bonadie y Bacon, 1999), que les permita llegar a juveniles y pre-adultos y consecuentemente adultos. Si las plántulas no sobreviven, el bosque mostrará una distribución de edades con un número importante de árboles de gran talla (Bonadie, 1998).

En las poblaciones de *M. flexuosa* en la cuenca alta del río Putumayo, reportan que en morichales densos están ausentes los individuos de desarrollo entre una plántula y un árbol joven (brinzal), mientras que en morichales mixtos están presentes, pero en bajas densidades (5 ind/ha) (Freitas *y col.* 2020). En ambos tipos de bosques, las densidades de los adultos fueron más altas en el morichal denso (67,8 ind/ha; 6,78 ind/0,1ha), mientras que en el morichal mixto la densidad fue de 45,3 ind/ha (4,53 ind/0,1ha) (Freitas *y col.* 2020). Escamilla y Bustos (2018), en la zona del Meta (Colombia) encontraron en un morichal afectado por quemas 45,4 ind/0,1ha y en el bosque más conservado donde solo se utilizan las hojas de las palmas 84,2/0,1ha.

En el caso del morichal en la cuenca alta de río Tigre, la distribución de edades o etapas de crecimiento varió a lo largo del río, lo que permite suponer que la presencia de una o más clases de edades dependerá del tipo de vegetación y el nivel de perturbación antrópica. En ésta, la densidad de individuos adultos cambió entre 19 y 43 ind/0,1ha; en promedio la abundancia de individuos adultos varió en el siguiente orden: morichal abierto (MA): 24 ind/0,1ha, morichal cerrado (MC): 27 ind/0,1ha; transición (T) morichal cerrado – bosque siempre verde estacionalmente inundado (BSVEI): 33 ind/0,1ha; BSVEI propiamente dicho: 28 ind/0,1ha; por su parte, los juveniles estuvieron casi ausentes, apenas 0,5 ind/0,1ha en el MC y MA; en tanto que los pre-adultos, aunque estuvieron ausentes en la estación VII (BSVEI) con moderada perturbación (Tabla 1), pero, su abundancia más alta se halló en la estación VIII (MA) con moderada perturbación; en las estaciones I a IV, donde hubo fuertes perturbaciones e independientemente del tipo de vegetación (Tabla 1), la densidad de pre-adultos promedio fue de 0,75 ind/0,1ha.

De estos resultados, se infiere que a lo largo de la cuenca del río Tigre se configura un mosaico de comunidades, donde la distribución de especies vegetales y complejidad estructural es una combinación de factores bióticos, abióticos y perturbaciones antrópicas, por lo que la estructura poblacional de *M. flexuosa* en cualquier posición a lo largo del río, denota tanto la hidrología y su dinámica, la fisicoquímica del suelo y del agua, la

tolerancia de las plantas a la inundación y el nivel de perturbación antrópica (Peña-Colmenarez y Gordon-Colón, 2019), que se refleja en que no haya un patrón único en la distribución de las edades del moriche, es decir que no depende de si es un morichal denso o muy denso, sino de una combinación de factores bióticos, abióticos y disturbios antrópicos.

**Dinámica de plántulas.** La germinación y el establecimiento de una plántula involucran una serie de eventos abióticos y bióticos, dentro de los cuales se incluye las características externas e internas de la semilla. En cuanto a los cambios en la densidad de plántulas nacidas o vivas (PV) a lo largo de la cuenca alta del Río Tigre, hubo una alta variabilidad entre estaciones, aunque no se halló diferencias significativas entre los meses de muestreo, lo que indica que la germinación se dio durante todo el año, con una ligera tendencia de mayor emergencia de plántulas en la temporada de sequía. Peña-Colmenarez y Gordon-Colón (2022), reportaron para el mismo río, que *M. flexuosa* dispone de frutos durante la mayor parte del año, y que no todos caen al mismo tiempo, esto como estrategia para la regeneración y/o el mantenimiento de los agentes dispersores activos; sin embargo, la intensidad de fructificación fue estacional, con el mayor número de moriches en fruto durante la sequía.

Peña (2004) indicó que el reclutamiento fue mayor en los meses de sequía, señalando que la precipitación y/o aumento del nivel de la lámina de agua no son favorables para la germinación en esta especie. La sincronía de estos procesos durante la sequía se atribuye a que no hay período de latencia, y que estos frutos maduran muy rápido, así como también a que la inundación no es favorable para el establecimiento de las plántulas, lo cual puede considerarse condiciones adversas, puesto que la presencia de una lámina de agua alta sin movimiento y prolongada en el tiempo conduce a un ambiente anóxico (Mitsch y Gosselink, 2000) e incompatible con el intercambio gaseoso (oxígeno) a nivel de las raíces (González 1987; Peña 2004), y al quedar las hojas de las plántulas sumergidas se limita el proceso de fotosíntesis. Así mismo, la estacionalidad puede generar fluctuaciones en la abundancia de polinizadores, dispersores de semillas y depredadores (Ponce, 2002). Contrariamente a lo hallado en este trabajo, Ponce (2000) en el estado Guárico, reportó que el máximo de fructificación y reclutamiento coinciden con el período de lluvias. Cabe mencionar, que el reclutamiento de plántulas se ve impedido si la disponibilidad de semillas es escasa, y a su vez, por limitaciones en la dispersión de semillas, lo cual no solo ocurre en (meta) poblaciones fragmentadas, sino también a lo largo de gradientes de perturbación no fragmentados (van Eck y col., 2005) como sería el caso del río Tigre.

La densidad de plántulas fue distinta en cada estación de muestreo, lo cual puede atribuirse a cambios en las condiciones de radiación, temperatura, características del sustrato que inciden en la germinación y la mortalidad de plántulas, o inundación que afecta los procesos de dispersión y establecimiento de las plántulas o a estrategias de

sobrevivencia de la población. Márquez y Briceño (2000) en el morichal Nicolasito (estado Guárico) reportaron que había más plántulas en el sitio con mayor intervención y con dosel muy abierto. En este caso, la densidad máxima de plántulas se dio en la estación II, donde el dosel del bosque es más abierto e irregular, con perturbaciones fuertes por tala y quema, paso de ganado, cercanía de una granja avícola (Peña-Colmenarez y Gordon-Colón, 2019), y por ende debe haber mayor penetración de luz. Sin embargo, Ponce *y col.* (1999) señalaron que *M. flexuosa* en su fase de plántula puede tolerar condiciones de sombra, generadas por los parentales o por la presencia de un dosel cerrado.

Las semillas grandes, como las del moriche, que no tienen latencia (semillas ortodoxas), que producen plántulas grandes, las cuales tienden a incrementar su viabilidad, germinación y velocidad de emergencia (Banovetz y Scheiver, 1994; Hernández-Valencia *y col.*, 2017), capaces de emerger desde la hojarasca, sin embargo, están sometidas a diversos factores bióticos y abióticos, de manera que las que logran sobrevivir forman un banco de plántulas. La probabilidad de supervivencia de las semillas durante el proceso de germinación está directamente relacionada con su tamaño (peso, tamaño, reservas almacenadas y vigor del embrión, estructuras protectoras del embrión) (Baker, 1972, cit. Gordon, 1999), lo cual determina el tamaño de las plántulas para un corto periodo de tiempo (Howe y Richter, 1982).

En cuanto al tipo de sustrato y su incidencia en la germinación y establecimiento de plántulas, tenemos que los suelos del morichal de la cuenca alta del río Tigre, las características químicas y físicas de ellos varían sustancialmente a través de la zona ribereña, en donde en la estación II con la mayor densidad de plántulas entre todos los sitios de muestreo, son de textura franco-arenosa (Peña-Colmenarez y Gordon-Colón, 2019). Al respecto, Pettit y Froend (2001) en bosques ribereños de Australia, hallaron que la mayor densidad de plántulas estaba asociada a una microtopografía tipo planicie, una textura arenosa y franco arenosa y un suelo húmedo. En este sentido, pequeños cambios en la humedad del suelo y cobertura vegetal pueden generar diferencias significativas en la germinación y por ende en la diversidad florística de la comunidad del vegetal del humedal (Xiong *y col.*, 2003).

Factores físicos como luz, temperatura y disponibilidad de agua, son determinantes para que una semilla germine. Si una plántula se ubica en un bosque que posee un dosel sombreado, disminuye la intensidad de la luz y cambia su calidad en la superficie del suelo, se reduce la tasa de evaporación directa de la superficie, y además se crea una zona generalmente de mayor humedad y temperatura más uniforme. Adicionalmente, la caída de las hojas y sus productos posteriores a la descomposición, cambian las propiedades físicas y químicas del suelo, y pueden cubrir y hundir las semillas que han caído en la superficie. Todos estos cambios alteran la naturaleza del ambiente, tamiz que selecciona aquellas semillas que germinarán (Harper, 1977).



Cintra (1997), en un bosque amazónico, encontró en un estudio del efecto de la hojarasca sobre la supervivencia de semillas y plántulas de la palma *Astrocaryum murumuru* y el árbol *Dipteryx micrantha*, que en ambas especies la supervivencia de las semillas fue mayor en sitios con más hojarasca en comparación con suelos desnudos. En el caso de la palma la supervivencia de las plántulas fue significativamente afectada por la hojarasca, con mayor supervivencia en capas de hojarasca poco profundas. Asimismo, la radícula y el primer brote son relativamente lignificados, haciéndolos más duros para romper los materiales que se encuentren por encima, y así son relativamente resistentes a la caída de material vegetal y al ataque de los herbívoros. Estas características anatómicas y estructurales son típicas de especies de árboles tropicales con períodos cortos de latencia y ayudan a las semillas en germinación a perforar la barrera física creada por la hojarasca (Cintra, 1997b). Además, la hojarasca puede incrementar la supervivencia de las semillas, al dificultar la detección por parte de los depredadores. En muchos humedales boscosos como en los morichales, se hallan montículos de acumulación orgánica, formados de restos orgánicos, raíces, alargamiento de raíces en la base de grandes árboles o después de la caída de grandes árboles. Estos montículos son más altos y están por encima del suelo, los que algunas veces retienen agua y representan sitios seguros para el establecimiento de plántulas, de manera que puedan sobrevivir, ya que probablemente pueden asegurarse una concentración adecuada de oxígeno (Cronk y Fennessy, 2001).

La densidad de una población de plántulas depende no sólo de la disponibilidad de semillas, sino de la frecuencia de sitios seguros que proveen de condiciones precisas requeridas por cada semilla en particular. Del gran número de semillas presentes en el suelo y de las que arriban a través de la dispersión, sólo una muy diminuta fracción germinará y dará plántulas. En este sentido, el número de plántulas que aparece será una función del número de “sitios seguros” que ofrece el ambiente, de manera que pueda proveer el estímulo necesario para romper la latencia y proporcionar los recursos necesarios (agua y oxígeno, entre otros) para favorecer el proceso de germinación. La densidad de plántulas es mayor en humedales leñosos con más áreas abiertas y micrositos favorables, seguramente por la disponibilidad de luz, tal como se evidenció en la estación II, es decir la formación de claros asociados con prácticas agrícolas de conuco, genera pulsos de reclutamiento de individuos de *M. flexuosa* relacionados con las nuevas condiciones de irradiación. La estructura poblacional en las diferentes comunidades de morichal, tiende a indicar que la germinación y el subsiguiente establecimiento de las plántulas no tienen una recurrencia anual, representando las fases más críticas en el ciclo de vida de la palma (Ponce *y col.*, 1996).

**Mortalidad y supervivencia plántulas.** La mortalidad de plántulas del moriche no varió entre los meses de muestreo, sin embargo, se aprecia una tendencia a ser mayor durante la sequía, hacia el mes de marzo-2001, es decir

cuando la lámina de agua desciende. En general en todo el periodo, el porcentaje de plántulas muertas respecto a las vivas fue de 48%. Zamora-Abrego *y col.* (2016), hallaron que la mortalidad de las primeras tres categorías de vida (transición semilla a plántula y de plántula a joven fue >95%. La mortalidad de las plántulas puede asociarse a factores bióticos denso-dependientes (Zamora-Abrego *y col.*, 2016), quienes lo explicaron a través del modelo Janzen-Connell (1971, cit. Cintra, 1997a), el cual describe el éxito de reclutamiento como resultado de la distancia espacial al parental. De allí que es mucho más probable que los propágulos que se encuentren lejos de la planta madre escapen de la depredación y logren una alta sobrevivencia, por lo que el máximo reclutamiento de plántulas puede ocurrir a cierta distancia de la planta madre. Aunado a esto, los propágulos de otras especies son capaces de colonizar el espacio vacío alrededor de la planta madre, lo que mantiene la diversidad vegetal (Cintra, 1997a).

Aunado a lo anterior, las causas de mortalidad en plántulas y su importancia relativa dependen de la estructura fisionómica de las comunidades, de la fauna asociada a cada ambiente, así como de la densidad de la población adulta de *M. flexuosa*, en este caso, la densidad de plántulas muertas en la cuenca alta del río Tigre, se relacionó positivamente con la densidad de adultos, lo que permite suponer, que, si hay más plántulas bajo la planta madre, más plántulas morirán al caer una hoja y más recursos habrá para los depredadores y herbívoros; además, si hay alta densidad de adultos, habrá limitaciones en la intensidad de luz que incide sobre el suelo, y consecuentemente afectará el crecimiento y supervivencia de las plántulas

Ponce *y col.* (1996) reportaron que las plántulas de *M. flexuosa* experimentan una alta mortalidad por depredación, presión de herbivoría y muerte accidental. Esta última, por pisoteo, caída de hojas y restos vegetales (hojarasca) provenientes de los adultos, o a factores, como acción de los depredadores (Zamora-Abrego *y col.*, 2016), profundidad de la hojarasca, entre otros. La hojarasca, su cantidad y composición química en el suelo puede facilitar o impedir la germinación y el crecimiento de las plántulas (emergencia, supervivencia y etapas tempranas del crecimiento (Wang *y col.*, 2022), al alterar o reducir la amplitud térmica, la humedad, la disponibilidad de luz (Facelli y Pickett, 1991; Baskin y Baskin, 1998), la composición de la comunidad microbiana, las tasas de ciclaje de nutrientes (Muturi *y col.*, 2017), liberación de sustancias tóxicas, sombrear las semillas y plántulas. Estos factores interactúan entre sí de manera compleja (Facelli y Pickett, 1991), y junto a las características de las semillas y posición de las mismas en la hojarasca (Olliff-Yang y Case, 2018), pueden constituirse en una barrera física que dificulta la emergencia de plántulas y brotes (Facelli y Pickett, 1991; Abbas *y col.* (2023). Wang *y col.* (2022) hallaron que la cubierta de la hojarasca tuvo un efecto negativo general en la emergencia y supervivencia de las plántulas, un efecto neutral en la raíz, hoja, biomasa total, y un efecto positivo en la biomasa del tallo y la altura de las

plántulas. Otro factor importante que regula la mortalidad de las plántulas es la profundidad a la cual germinan, de tal forma que les permita emerger. Muchas especies tienen lo que parece ser un mecanismo censor de profundidad, el cual previene la germinación a profundidades desfavorables. Factores bióticos, como depredación, enfermedades y competencia, también juegan un papel en el mantenimiento de un alto nivel de mortalidad. La competencia con las plantas vecinas (ya sea con individuos contemporáneos o vegetación pre-existente) es el mayor enfrentamiento de la colonización vía plántulas (Fenner, 1985).

Shaojun y Nilsson (1999) observaron que la germinación y el establecimiento de las especies arbóreas se vieron afectados por la hojarasca negativamente y en mayor medida que las hierbas y las gramíneas, al menos al principio de la etapa de colonización; lo cual contrasta con la suposición de que las semillas más grandes, con sus plántulas más altas harán que los árboles sean más tolerantes a la hojarasca. Además, las especies de semillas grandes se ven más afectadas por la química de la hojarasca que las de semillas pequeñas, las que su vez pueden ser fácilmente atacadas por patógenos y depredadores (Gross, 1984).

El tamaño y la morfología de la plántula juegan un papel en la susceptibilidad relativa de diferentes especies a la depredación y por ende en la mortalidad. La respuesta de la plántula al pastoreo es altamente dependiente de las condiciones ambientales. Si se comen los puntos de crecimiento, pero la plántula se encuentra en condiciones favorables de luz, la planta se desarrolla posteriormente y sobrevive, pero si se encuentra en sombra no se desarrolla (Fenner, 1985). Sin embargo, en palmas, el crecimiento a expensas de un único meristemo apical, las hace susceptibles a la mortalidad si este es destruido, por lo que la incidencia de muerte y sus causas son un parámetro importante para la dinámica de las poblaciones de *M. flexuosa* (Ponce y col., 1996).

Isaza y col. (2017), en un estudio demográfico de dos especies de palmas en la Amazonía colombiana, señalaron que, como ocurre en la mayoría de las palmeras, las plántulas tienen la menor probabilidad de supervivencia, que en el caso del moriche fue de 1%, convirtiéndose en un cuello de botella para el crecimiento de la población. Sin embargo, en este trabajo las curvas de supervivencia de las plántulas *M. flexuosa* mostraron una alta variabilidad en la cuenca alta del río Tigre. Así, dependiendo de la localidad (Figura 9a), va disminuyendo la probabilidad de vida de un individuo durante las primeras etapas de la vida, esto es, los individuos inmaduros experimentan una alta mortalidad (Halley y col., 2018). Por su parte, en la estación IV (Figura 9b), pareciera que la población invierte más energía en salvaguardar la descendencia, de modo que la mortalidad sea baja en las primeras etapas de la vida. Mientras que en las estaciones VII y VIII, la curva parece una estrategia de tipo II que se considera intermedia, con una mortalidad relativamente constante a lo largo de la vida (Rauschert, 2010; Halley y col., 2018) (Figura 9c). Esto indica que a medida que

nos alejamos de una estrategia de supervivencia Tipo I hacia una Tipo III, la variabilidad de la población refleja cada vez más la variación ambiental, especialmente en las etapas de vida más tempranas (Halley *y col.*, 2018).

En plántulas de *Astrocaryum* (palma) y *Dipteryx* (árbol), Cintra (1997b) encontró que los patrones de supervivencia dependen del año considerado, en algunos casos de la proximidad al adulto y en otros de la heterogeneidad espacial. Chacón y Armesto (2002) reportaron que la disponibilidad de luz tuvo un efecto positivo sobre la tasa de crecimiento de las plántulas del árbol *Gevuina avellana*, y su supervivencia, mientras que la acción de los herbívoros no tuvo efecto.

Entre los factores ambientales que influyen en la supervivencia de plántulas, está el hidropériodo anual. La inundación puede tener efectos adversos e incluso inhibir la germinación de palmas, como es el caso de *Oenocarpus bacaba* y *Socratea exorrhiza* (Manaos, Brasil), en las cuales también, la herbivoría y la densidad de las plantas adultas tuvo un efecto importante en el establecimiento de ambas palmas (Pacheco, 2001). Una forma de contrarrestar el efecto de la inundación, es la ubicación de la mayoría de las plántulas sobre montículos del suelo en la base de las palmas, como en lo señaló Bonadie y Bacon (1999) para el caso de *Pterocarpus*, quienes sugieren que la ubicación lejos del agua puede ser favorable para el establecimiento de las semillas (Bonadie y Bacon, 1999).

Cualquier actividad humana que perturbe la hidrología o incremente la carga de sedimentos, puede disminuir la habilidad de regenerarse de algunas especies (Cronk y Fennessy, 2001). Construir acequias y talar la vegetación típica de morichales para sustituirla por conucos, induce una tasa de recuperación más lenta respecto a los cultivos perennes sembrados en la vega del morichal. Asimismo, los suelos del morichal no pueden restituir superficialmente sus nutrientes en el tiempo adecuado y se empobrecen con rapidez; el agricultor o indígena conuquero migra hacia otro sector en la misma vega del morichal y en el proceso de regresión ecológica activado por la tala y construcción de acequias induce una sucesión ecológica que genera etapas de restablecimiento distintas a la que originalmente conformaron el morichal, de esta forma se altera el proceso evolutivo intrínseco de este sistema, con variaciones que pueden ser irreversibles (Segovia, 1997). En casos donde la baja supervivencia de plántulas se atribuye a las actividades antrópicas, si ésta no incrementa, entonces el sistema será reducido a niveles insuficientes para soportar la fauna que depende de ello. Se ha observado que las causas de la alta mortalidad de las plántulas son principalmente ambientales, como los cambios en el nivel de agua, aunado a la competencia con los arbustos de rápido crecimiento. Cualquier intento de restauración con implantación de semillas y plántulas puede llevarse a cabo durante la estación en donde la germinación natural es exitosa (Bonadie, 1998).

Por otro lado, la curva de supervivencia juega un papel importante en la sensibilidad de un organismo a la variabilidad climática, especialmente la distinción entre las estrategias de Tipo I, II y III. A menudo se supone que los organismos de Tipo I serán los más vulnerables al cambio climático. Sin embargo, el régimen predicho por los modelos climáticos presenta no solo un calentamiento global direccional sino también una variación climática creciente. Halley *y col.* (2018) sugieren que es probable que los organismos de Tipo III sean más sensibles a este tipo de variabilidad y, por lo tanto, más vulnerables y también que la efectividad de una acción de conservación específica depende del tipo de historia de vida. En particular, las mortalidades masivas en etapas tempranas intrínsecas a las especies de Tipo III crean una sensibilidad especial a la variabilidad ambiental que se refleja a nivel de población. Por lo tanto, al priorizar las acciones de conservación, debemos tratar a los organismos de Tipo III de manera diferente a los organismos de Tipo I. Mientras que las acciones de conservación más efectivas para las poblaciones de Tipo I es evitar matarlas, para las poblaciones Tipo III (con alta fecundidad y baja inversión parental), los objetivos de conservación deben enfocarse en proteger las etapas tempranas de la vida de los ambientes hostiles (Halley *y col.*, 2018). Asimismo, Halley *y col.* (2018), indican que las etapas de vida que tienen una mayor mortalidad contribuyen a una mayor variabilidad en las fluctuaciones de la población. De acuerdo a los resultados de *M. flexuosa* en el río Tigre, al tener distintas estrategias de supervivencia, es de suponer que tendrá mayor potencial de respuestas ante la variabilidad climática.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Diego Rodríguez († 2023) por su asesoría sobre estudios poblacionales en plantas. A la Gerencia del Distrito San Tomé de PDVSA y la Coordinación Operacional Oriente de PDVSA, FONACIT y CDCH-UCV por cubrir los aspectos financieros y logísticos de este proyecto desde marzo del 2000 hasta septiembre del 2001. A Jesús Segovia y al personal del Laboratorio de Petróleo de San Tomé - PDVSA, por apoyar todo el trabajo de campo y de laboratorio. A los señores Luis Rafael Yaguare, Franklin Díaz, Juan Guevara, Anselmo Boada y a la Dirección de la Escuela Granja El Vasquero, quienes facilitaron el acceso a las diferentes estaciones o sitios de muestreo.

## **LITERATURA CITADA**

- Abbas, A. M., M.M. Alomran, N.K. Alharbi y S.J. Novak. 2023. Suppression of seedling survival and recruitment of the invasive tree *Prosopis juliflora* in Saudi Arabia through its own leaf litter: Greenhouse and field assessments. *Plants* 12(4):959. <https://doi.org/10.3390/plants12040959>.
- Acevedo-Quintero, J. F. y J. G. Zamora-Abrego. 2016. Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonía colombiana. *Rev. Biol. Trop.* 64(1): 5-15.

- Banovetz, J. S. y S. M. Scheiver. 1994. The Effects of Seed Mass on the Seed Ecology of *Coreopsis lanceolata*. *The American Midland Naturalist* 131(1):65-74
- Baskin, C.C. y J.M. Baskin. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego. 666 pp.
- Batagliion, G. A., W. H. P. Paz, A. A. X. Adrião, J. M. da Rocha Albuquerque, F. M. A. da Silva, I. A. N. Numa, C. F. F. Angolini, G. M. Pastore, y H. H. F. Koolen. 2019. Bioactive compounds of buriti fruit (*Mauritia flexuosa* L.f.). En: *Bioactive Compounds in Underutilized Fruits and Nuts* (Murthy, H. N. y V. A. Bapat, Eds.). *Reference Series in Phytochemistry*, [https://doi.org/10.1007/978-3-030-06120-3\\_29](https://doi.org/10.1007/978-3-030-06120-3_29)
- Bonadie, W. A. 1998. The ecology of *Roystonea oleracea* palm swamp forest in the Nariva Swamp (Trinidad). *Wetlands* 18 (3): 249-255.
- Bonadie, W.A. y Bacon, P.R. 1999. The structure and ecology of *Mauritia setigera* palm swamp forest in Nariva swamp, Trinidad. *Tropical Ecology* 40 (2): 199-206.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4ta ed. Blackwell Pub., Oxford, UK. 759 pp.
- Busch, M. 2017. Ecología General. 2. Ecología de Poblaciones. Disponible en: <https://www.ege.fcen.uba.ar/wp-content/uploads/2014/05/Teopob1.pdf>. Consulta: 9/6/2021.
- Chacón, P. y Armesto, J. 2002. Interacciones entre luz, metabolitos secundarios y herbivoría: efectos sobre el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de *Gevuina avellana* (Proteaceae). *Libro de Resúmenes del VIII Congreso Latinoamericano de Botánica*. Cartagena de Indias, Colombia. 184 pp.
- Cintra, R. 1997a. A test of the Janzen-Connell model with two common tree, species in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 641-658.
- Cintra, R. 1997b. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 709-725.
- Cronk, J. K. y M. S. Fennessy. 2001. *Wetlands Plants: Biology and Ecology*. Lewis Publishers. USA. 462 pp.
- Escamilla Quiroga, D. y T. Bustos. 2018. Estructura poblacional y parámetros de aprovechamiento para la hoja de *Mauritia flexuosa* L.f. en los municipios de Vistahermosa y Puerto López (Meta). T.E.G Ingeniero Forestal, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá D.C.
- Facelli, J. M. y S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1-32.
- Fenner, M. 1998. The Phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 78-91.
- Freitas Alvarado, Luis, V. Dávila Macedo, P. Pérez Peña, R. Pezo Díaz y K. Mejía. 2020. Estructura poblacional de *Mauritia flexuosa* y *Oenocarpus bataua* en tres comunidades de la cuenca alta del Putumayo, frontera Perú – Colombia. *Ciencia Amazónica (Iquitos)* 8 (2): 151 – 166, <http://dx.doi.org/10.22386/ca.v8i2.294>.
- Godínez-Álvarez, H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, Roldán, L. Ríos Casanova y R. Lira. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 393- 403.
- González-B., V. 2016. Los palmares de pantano de *Mauritia flexuosa* en Suramérica: Una revisión. En: *XIV. Morichales, Cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina* (Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes Eds.). Cap. 2: 45-83. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.

- Gordon, E. 1999. Effect of size and number of seeds on germination and seedling size on six helophyte species. *Fragm. Flor. Geobot.* 44 (2): 429-436.
- Gross, K.L. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72: 369-387.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52(1): 107-145.
- Halley J.M., K.S. Van Houtan y N. Mantua. 2018. How survival curves affect populations' vulnerability to climate change. *PLoS One* 13(9): e0203124.
- Hammer, Ø. 1999-2015a. *PAST Ver. 3.10. Reference manual*. Natural History Museum, University of Oslo. Oslo, Noruega.
- Hammer, Ø. 1999-2015b. *PAST (Paleontological Statistics)*, Version 3.10. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. Londres. 892 pp.
- Hernández-Valencia, I., D. Guitián y V. González. 2017. Efectos del tamaño de semilla y escarificación del endocarpio sobre la germinación de *Mauritia Flexuosa* (Arecaceae). *Acta. Bot. Venez.* 40 (1): 97-118.
- Howe, H. F. y W. Richter. 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*: a within and between tree analysis. *Oecologia* 53: 347-351.
- Isaza, A. C., R. Bernal, G. Galeano y C. Martorell. 2017. Demography of *Euterpe precatória* and *Mauritia flexuosa* in the Amazon: application of integral projection models for their harvest. *Biotropica* 49 (5): 653-664. <https://doi.org/10.1111/btp.12424>
- Johansson, B. 2009. Stay below water! -a strategy to avoid seed predators: -seed survival and germination of *Mauritia flexuosa* in southeastern Peru. Master's thesis. Linköpings Universitet, Suecia. 34 pp.
- Llamozas, S., R. Duno de Stefano, W. Meier, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber y R. Ortiz. 2003. *Libro Rojo de la Flora Venezolana*. Provita, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Tobias Laser", Conservación Internacional. Caracas, Venezuela, 555 pp.
- Krebs, C.J. 1978. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Second Edition. Harper & Row, Nueva York, USA.
- MARNR - PDVSA. 1987. Monitoreo de aguas de los ríos de la Faja Petrolífera del Orinoco. Proyecto del Programa de Protección Ambiental. 140 pp.
- Márquez, L. E. y M. Briceño. 2000. Comparación estructural y florística de tres zonas con distinto grado de intervención en el Morichal Nicolasito, Santa Rita, Estado Guárico. XIV Congreso Venezolano de Botánica, Caracas.
- Mendieta-Aguilar G., L. F. Pacheco & A. I. Roldán. 2015. Dispersión de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) por frugívoros terrestres en Laguna Azul, Beni, Bolivia. *Acta Amazonica* 45(1): 45 - 56.
- Mitsch, W.J. y J.G. Gosselink. 2000. *Wetlands*. 3era edición. John y Wiley Sons, INC. New York. 920pp.
- Morláns, M. C. 2004. *Introducción a la Ecología de Poblaciones*. Disponible en: <https://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2010/08/Morlans-2004.pdf>. Consulta: 09/06/2021
- Novoa Ramírez, J. Y. 2010. Evaluación de las principales características poblacionales de *Mauritia flexuosa* frente al cambio climático en el área de conservación municipal asociación hídrica aguajal - Renacal Alto Mayo. Tesis de Grado de Ingeniero, Universidad Nacional de San Martín, Facultad de Ecología, Perú. 61 pp.
- Odum, E. P. 1993. *Ecology and our endangered life-support systems*. 2da. Ed. Sinaeur Associates, INC - Publisher, Sunderland. Massachusetts, USA.
- Olliff-Yang, L. R. y E. J. Case. 2018. The effects of leaf litter on germination in the serpentine endemic *Boechea constancei*. *MADROÑO* 65 (4): 159-167.

- Pacheco, M. W. A. 2001. Effects of flooding and herbivores on variation in recruitment of palms between habitats. *Journal of Ecology* 89: 358–366.
- Peña-Colmenarez, C. 2004. Variaciones en la estructura y composición florística de las comunidades de Morichal en la cuenca alta del río Tigre (Edo. Anzoátegui). Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Peña-Colmenarez, C. y E. Gordon-Colón. 2022. Algunos aspectos fenológicos y poblacionales de *Mauritia flexuosa* (Moriche) en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela). *Acta Bot. Venez.* 45(1-2):39-61.
- Peña-Colmenarez, C. y E. Gordon-Colón. 2019. Morichal de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela): Aguas, suelos y vegetación. *Acta Biol. Venez.* 39 (2): 137-228.
- Pettit, N.E. y R. H. Froend. 2001. Variability in flood disturbance and the impact on riparian tree recruitment in two contrasting river systems. *Wetlands Ecology and Management* 9: 13 – 25.
- Ponce, M. E. 2000. Algunos aspectos de la biología poblacional de *Mauritia flexuosa* L.f. (Palma moriche) en los Llanos Sur Orientales del Edo. Guárico, Venezuela. Tesis Doctoral. Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias, UCV. Caracas, Venezuela.
- Ponce, M. E. 2002. Patrones de caída de frutos en *Mauritia flexuosa* L.F. y fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas. *Acta Bot. Venez.* 25(1): 119-142.
- Ponce, M. E., F.W. Stauffer, M. L. Olivo & M.A. Ponce. 2000. *Mauritia flexuosa* L.F. (Arecaceae). Una revisión de su utilidad y estado de conservación en la cuenca Amazónica, con especial énfasis en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 23(1): 19-46.
- Ponce, M. E., J. Brandín, V. González y M. A. Ponce. 1996. Causas de la mortalidad en plántulas de *Mauritia flexuosa* L. f. (Palma moriche) en los Llanos Centro-Orientales de Venezuela. *ECOTROPICOS* 9 (1): 33-38.
- Rauschert, E. 2010. Survivorship Curves. *Nature Education Knowledge* 3(10):18.
- Segovia, J. 1997. Impactos ambientales globales sobre el área de las cabeceras del Río Casshama, altos de la comunidad indígena de Bajo Hondo. Nota Técnica. PDVSA. San Tomé.
- Shaojun X. y C. Nilsson. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984±994
- Trujillo-González, J., M. A. Torres-Mora y E. Santana-Castañeda. 2011. La palma de Moriche (*Mauritia flexuosa* L.f.) un ecosistema estratégico. *Revista Orinoquia* 15(1): 62-70.
- van der Hoek, Y., S. Álvarez Solas y M. C. Peñuela. 2019. The palm *Mauritia flexuosa*, a keystone plant resource on multiple fronts. *Biodiversity and Conservation* <https://doi.org/10.1007/s10531-018-01686-4>.
- van Eck, W. H. J. M., H. M. van de Steeg, C.W.P.M. Blom y H. de Kroon. 2005. Recruitment limitation along disturbance gradients in river floodplains. *Journal of Vegetation Science* 16: 103-110.
- Virapongse, A., B. A. Endress, M. P. Gilmore, C. Horn & C. Romulo. 2017. Ecology, livelihoods, and management of the *Mauritia flexuosa* palm in South America. *Global Ecology and Conservation* 10: 70-92
- Wang Z., D. Wang, Q. Liu, X. Xing, B. Liu, S. Jin y M. Tigabu. Meta-analysis of effects of forest litter on seedling establishment. *Forests* 13: 2-14. <https://doi.org/10.3390/f13050644>.
- Xiong, S., M.E. Johansson, F.M.R Hughes, A. Hayes, K. S. Richards y C. Nilsson. 2003. Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. *Journal of Ecology* 91: 976 – 986.



- Zhang H., F. Duan, Y. Li, Q. Wang, X. Lu, I. D. X. Gan, Z. Xie y J. Tang. 2020. Population structure and quantitative characteristics of *Tetracentron sinense* (Trochodendraceae) in Leigong Mountain Nature Reserve, China. *Botanical Sciences* 98(1): 86-100. 2020.
- Zamora-Abrego, J.G., E. Ruiz-Martínez, L.E. Urrego-Giraldo, Y.A. Galeano González, J.F. Acevedo-Quintero y M.C. Peñuela-Mora. 2016. Aproximación demográfica de una población de la palma *Mauritia flexuosa* en la Amazonia colombiana. En: *XIV. Morichales, Cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina* (Lasso, C.A., G. Colonnello y M. Moraes Eds.). Cap. 4, pp. 109-130. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia

**Anexo 1.** Tablas de vida de la primera cohorte de plántulas de *Mauritia flexuosa* en cada estación de muestreo en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

Estación II	X	Nx	lx	dx	qx	Lx	Estación III	X	Nx	lx	dx	qx	Lx
may-00	0	151	1,000	110,0	0,73	96	may-00	0	21	1,000	14,0	0,67	14,0
jul-00	1	41	0,272	28,0	0,68	27	jul-00	1	7	0,333	6,0	0,86	4,0
sept-00	2	13	0,086	7,0	0,54	9,5	sept-00	2	1	0,048	0,0	0,00	1,0
nov-00	3	6	0,040	5,0	0,83	3,5	nov-00	3	1	0,048	0,0	0,00	1,0
ene-01	4	1	0,007	0,0	0,00	1,0	ene-01	4	1	0,048	0,0	0,00	1,0
mar-01	5	1	0,007	0,0	0,00	1,0	mar-01	5	1	0,048	0,0	0,00	1,0
may-01	6	1	0,007				may-01	6	0	0,000	0,0	0,00	0,0
Estación IV	X	Nx	lx	dx	qx	Lx	Estación V	X	Nx	lx	dx	qx	Lx
may-00	0	7	1,000	0,0	0,00	7,0	may-00	0	55	1,000	33,0	0,60	38,5
jul-00	1	7	1,000	0,0	0,00	7,0	jul-00	1	22	0,400	8,00	0,36	18,0
sept-00	2	7	1,000	0,0	0,00	7,0	sept-00	2	14	0,255	6,00	0,43	11,0
nov-00	3	7	1,000	0,0	0,00	7,0	nov-00	3	8	0,145	1,00	0,13	7,5
ene-01	4	3	0,429	4,0	1,33	1,5	ene-01	4	7	0,127	0,00	0,00	7,0
mar-01	5	0	0,000	3,0	0,00	0,0	mar-01	5	7	0,127	2,00	0,29	6,0
may-01	6	0	0,000				may-01	6	5	0,091			
Estación VI	X	Nx	lx	dx	qx	Lx	Estación VII	X	Nx	lx	dx	qx	Lx
may-00	0	10	1,000	10,0	1,00	5,0	may-00	0	9	1,000	4,00	0,44	7,0
jul-00	1	0	0,000	0,0	0,00	0,0	jul-00	1	5	0,556	2,00	0,40	4,0
sept-00	2	0	0,000	0,0	0,00	0,0	sept-00	2	3	0,333	0,00	0,00	3,0
nov-00	3	0	0,000	0,0	0,00	0,0	nov-00	3	3	0,333	1,00	0,33	2,5
ene-01	4	0	0,000	0,0	0,00	0,0	ene-01	4	2	0,222	1,00	0,50	1,5
mar-01	5	0	0,000	0,0	0,00	0,0	mar-01	5	1	0,111	0,00	0,00	1,0
may-01	6	0	0,000				may-01	6	1	0,111			
Estación VIII	X	Nx	lx	dx	qx	Lx							
may-00	0	9	1,000	0,0	0,00	9,0							
jul-00	1	9	1,000	0,0	0,00	9,0							
sept-00	2	9	1,000	3,0	0,21	7,5							
nov-00	3	6	0,667	0,0	0,00	6,0							
ene-01	4	6	0,667	1,0	0,50	5,5							
mar-01	5	5	0,556	1,0	0,00	5,0							
may-01	6	4	0,444										