



UNIVERSIDAD REGIONAL AMAZÓNICA IKIAM
Facultad de Ciencias de la Vida
Ingeniería en Ecosistemas

Trabajo de titulación

**Estructura poblacional, fenología reproductiva y
productividad de *Euterpe precatoria* Mart. en un humedal
amazónico ecuatoriano**

Angel Dario Cajas Solórzano

Tutora: Ph. D María Cristina Peñuela

01 de septiembre del 2020, Ciudad de Tena, Ecuador

Declaración de derecho de autor, autenticidad y responsabilidad

Tena, 01 de septiembre de 2020

Yo, Angel Dario Cajas Solórzano con documento de identidad N° 1719183053, declaro que los resultados obtenidos en la investigación que presento en este documento final, previo a la obtención del título Ingeniero en Ecosistemas, son absolutamente inéditos, originales, auténticos y personales.

En virtud de lo cual, el contenido, criterios, opiniones, resultados, análisis, interpretaciones, conclusiones, recomendaciones y todos los demás aspectos vertidos en la presente investigación son de mi autoría y de mi absoluta responsabilidad.

Por la favorable atención a la presente, suscribo de usted,

Atentamente,

Firma:



Angel Dario Cajas Solórzano

Certificado de dirección de trabajo de integración curricular

Certifico que el trabajo de integración curricular titulado: “Estructura poblacional, fenología reproductiva y productividad de *Euterpe precatoria* Mart. en un humedal amazónico ecuatoriano” en la modalidad de: proyecto de investigación en formato tesis, fue realizado por: Angel Dario Cajas Solórzano, bajo mi dirección.

El mismo ha sido revisado en su totalidad y analizado por la herramienta de verificación de similitud de contenido; por lo tanto, cumple con los requisitos teóricos, científicos, técnicos, metodológicos y legales establecidos por la Universidad Regional Amazónica Ikiam, para su entrega y defensa.

Tena, 01 de septiembre de 2020

Firma:



.....
María Cristina Peñuela Mora

C.I: 1756861496

Aprobación del tribunal

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer a mi tutora Ph.D María Cristina Peñuela, quien me proporcionó la idea principal y varios recursos esenciales para la realización de este estudio, y con sus conocimientos y apoyo me guio a través de cada una de las etapas de este proyecto para alcanzar los resultados que buscaba.

Quiero agradecer específicamente a Juan Francisco Ponce, Kevin Feijoó, Mario Grefa, Mariela Bustillos, Mathew Tello, Camila Torres, Merleen Fieldbrigde y Katherine Benavides por su valiosa ayuda en las diferentes salidas de campo que se efectuaron a lo largo de esta investigación para la colecta de datos y muestras.

También quiero agradecer al señor Heckel Rivadeneyra por permitirme trabajar en su propiedad. Finalmente agradecer a la Agencia de Cooperación Alemana (GIZ) por ayudarme con algunos materiales y herramientas que fueron necesarios para llevar a cabo el proceso de investigación.

Por último, quiero agradecer a mi familia y a todos mis amigos, por apoyarme y estar a mi lado durante todo el proceso de construcción de este trabajo.

Muchas gracias a todos.

Dedicatoria

Esta tesis está dedicada especialmente a mis padres y a mi familia, por su amor, trabajo y sacrificio en todos estos años. Les agradezco por haber sido los principales promotores de mis sueños, por confiar y creer incondicionalmente en mis capacidades, y por los consejos, valores y principios que me han inculcado. Gracias a ustedes he logrado llegar hasta aquí y convertirme en lo que soy.

Lista de tablas

- Tabla 1.** Ocurrencia de estacionalidad de las fenofases de *E. precatória* en dos años de estudio (2018-2019) en un humedal de Napo, Ecuador. esp= inflorescencias en espata, f.e.= inflorescencias con flores estaminadas. f.p.= inflorescencias con flores pistiladas. b.f.= inflorescencias con flores pistiladas fecundadas. f.i.= infrutescencias inmaduras. f.m.= infrutescencias maduras. f.s.= infrutescencias secas.34
- Tabla 2.** Análisis de correlación de Pearson entre las fenofases de *E. precatória* y las variables climáticas de temperatura, humedad relativa y precipitación en un bosque de pantano en Napo, Ecuador.34
- Tabla 3.** Tamaño y peso promedio de las estructuras reproductivas de *E. precatória* extraídos de un bosque de pantano en Napo, Ecuador. N=17.38
- Tabla 4.** Comparación de valores de densidad por hectárea, de individuos de *E. precatória* en diversos estudios desarrollados en la cuenca amazónica.41
- Tabla 5.** Tipos de bosque, condiciones climáticas relacionadas a la fenología, sincronía de la floración/fructificación y precipitación de estudios realizados en *Euterpe precatória* en la Amazonia. La primera fila enmarcada representa el sitio de estudio del presente trabajo. La paleta de grises en orden de claro a más oscuro representa los sitios de menos a más estacionales en la tercera columna de índice de precipitación (CI), y de oscuro a claro los sitios de más y menos precipitación en la cuarta columna de Precipitación media anual. Las celdas coloreadas en la sexta columna de Relación Fenofase-Época, representan los sitios que coinciden con el patrón fenológico encontrado en este trabajo.45
- Tabla 6.** Comparación de diferentes variables de productividad de *E. precatória* en estudios del noroeste y este amazónico, incluido este estudio en Napo, Ecuador. Las celdas enmarcadas indican la comparación entre variables de mayor relevancia.....48

Lista de figuras

- Figura 1. Sitios de estudio de *E. precatoria* en la cuenca amazónica, resaltando la diferencia entre la amazonia oriental y la noroccidental que presenta mayor precipitación.**
Los puntos indican la localización y alcance de la investigación. Los puntos amarillos indican estudios de fenología, los verdes oscuros indican estudios de fenología, y productividad, los naranjas indican estudios de fenología, productividad y estructura poblacional, los verdes claros indican estudios de productividad y los rojos indican estudios de productividad y estructura poblacional.21
- Figura 2. Sitio de estudio. Parcela de 1 ha sobre un humedal amazónico, localizado en Misahuallí, Provincia de Napo.**
Los puntos indican la localización de individuos ≥ 10 cm de DAP, los rojos considerados adultos por la presencia o restos de partes reproductivas, los azules sin restos ni presencia de estas.25
- Figura 3. Clases de tamaño de *E. precatoria* consideradas en su estructura poblacional.**
a) Plántulas. b) Juveniles. c) Subadultos. d) Adultos.26
- Figura 4. Fenofases de *E. precatoria* consideradas para el monitoreo fenológico.**
a) Inflorescencia en espata (Ph: Ryan D. Gallivan/Palmweb). b) Inflorescencias estaminadas. c) Inflorescencias pistiladas. d) Inflorescencias fecundadas. e) Infrutescencias inmaduras (Ph: Mateus Silva Figueiredo/Wikimedia Commons) f) Infrutescencias maduras. g) Infrutescencias secas.27
- Figura 5. Método de colecta para estimar la productividad de frutos de *E. precatoria* en un humedal de Napo, Ecuador.**
a) Equipo de escalada. b) Escalador cortando la infrutescencia. c) Infrutescencia colgando de la cuerda. d) Raquila con frutos maduros. e) Bases remanentes de flores y frutos de las raquillas.29
- Figura 6. Estructura de población de *E. precatoria* en una parcela de 1 ha en Napo, Ecuador.**
Número y porcentaje de individuos de cada clase de tamaño: plántulas ≤ 50 cm de altura, juveniles > 50 cm de altura y sin tallo aéreo desarrollado, subadultos sin estructuras reproductivas y adultos ≥ 10 cm DAP individuos con estructuras reproductivas pasadas (cicatrices) o actuales.32
- Figura 7. Valores de precipitación y duración de fenofases durante el periodo de estudio (dic2017-dic2019). Proporción de individuos de *E. precatoria* en las fenofases:**
a) Inflorescencias en espata (esp), en amarillo; inflorescencias estaminadas (f.e.), en verde claro; inflorescencias pistiladas (f.p.), en verde oscuro e infrutescencias fecundadas (b.f.), en celeste. b) infrutescencias inmaduras (f.i.), en verde oscuro, infrutescencias maduras (f.m.) en púrpura e infrutescencias secas (f.s.), en beige.33

Figura 8. Diagramas circulares de las fenofases de *E. precatória* en (2018-2019), en un bosque de pantano en Napo, Ecuador.

a) Inflorescencias en espata, b) inflorescencias estaminadas, c) inflorescencias pistiladas, d) inflorescencias fecundadas, e) infrutescencias inmaduras, f) infrutescencias maduras y g) infrutescencias secas.
.....36

Figura 9. Fabricación del modelo de lo microtopografía y extracción de datos.

a) Malla de puntos con valores de micro altura en una parcela de pantano de 1 ha en Napo, Ecuador. El punto rojo representa el punto inicial. El recuadro rojo representa la dimensión de un cuadrante y las líneas azules las divisiones de los subcuadrantes (10x10 m). b) Modelo de microtopografía formato ráster de 1x1 m de resolución. c) Enlazamiento de valores de micro altura del modelo a cada individuo de *E. precatória* ≥ 10 cm DAP dentro de la parcela.39

Figura 10. Relaciones entre la microtopografía, la ocurrencia y la productividad.

a) Gráfica de regresión logística que muestra la probabilidad de ocurrencia de un individuo de *Euterpe precatória* en relación a un valor de micro altura. b) Regresión lineal del efecto de la micro altura en la producción de estructuras reproductivas de *E. precatória* en una hectárea de bosque de pantano en Napo, Ecuador.
.....39

Resumen

Los frutos de *Euterpe precatoria* son un importante recurso económico en países amazónicos como Brasil, Bolivia y Colombia. En la Amazonía ecuatoriana, una zona que necesita alternativas de mercado de producción sostenible, existe una subutilización de este recurso. Con el fin de generar conocimientos básicos para la elaboración de planes de uso y manejo sostenible de la especie, se estudió la estructura poblacional, la fenología reproductiva y productividad de frutos, y su relación con el clima y la microtopografía. Se registraron todos los individuos en un área de 3300m² dentro de una parcela de 1 ha ubicada en un pantano en Misahuallí, Napo. Se monitoreó mensualmente la fenología de 60 individuos adultos, a lo largo de dos años. Se colectó 17 infrutescencias para cuantificar la producción de frutos. Se realizó un modelo ráster de microtopografía de la parcela en relación a la ubicación de los individuos. La densidad total de individuos (1197 ind / ha) y de adultos (40 ind / ha) resultó menor comparada con registros de otros países. La estructura poblacional mostró un mayor porcentaje de individuos jóvenes (69 %) indicando que el desarrollo de la población es estable. Los picos sincrónicos de floración ocurrieron anualmente entre mayo y septiembre, y de fructificación entre octubre y abril, correlacionados con los meses más y menos lluviosas del año, respectivamente, contrario a la mayoría de estudios en otras partes de la Amazonía. En promedio, se registró una producción de 3,1 infrutescencias por individuo y un promedio de 4310 (954 - 8140) frutos producidos por infrutescencia. El potencial de producción estimado por unidad de área resultó en 907 ton / ha. Estos valores superan a la mayoría de registros en Brasil y Bolivia. La microtopografía del pantano, en relación a la inundabilidad, sugiere una mayor concentración de individuos en lugares más altos dentro de la parcela, aunque este patrón no muestra influencia en la productividad de frutos como se ha visto en otros estudios. Nuestros resultados servirán de línea base para las autoridades y comunidades interesadas en el manejo de esta especie.

Palabras clave: fenofase, sincronía, asaí, patrón fenológico, microtopografía.

Abstract

The fruits of *Euterpe precatoria* are an important economic resource in Amazonian countries such as Brazil, Bolivia and Colombia. In the Ecuadorian Amazonia, an area that needs market alternatives for sustainable production, there is an underutilization of this resource. In order to generate basic knowledge for the development of sustainable use and management plans for the species, we studied the population structure, reproductive phenology and fruit productivity, as well as their relationship with the climate and microtopography. All individuals were registered in an area of 3300m² within a 1-hectare plot located in a swamp in Misahuallí, Napo. The phenology of 60 adult individuals was monitored monthly, for two years. 17 infructescences were collected to quantify fruit production. A raster microtopography model of the plot was made in relation to the location of the individuals. The total density of individuals (1197 ind / ha) and adults (40 ind / ha) was lower compared to records from other countries. The population structure showed a higher percentage of young individuals (69%) indicating that the development of the population is stable. Synchronous peaks of flowering occurred annually between May and September, and fruiting between October and April, correlated with the rainiest and least rainy months of the year, respectively, contrary to most studies in other parts of the Amazon. On average, there was a production of 3.1 infructescences per individual and an average of 4310 (954 - 8140) fruits produced per fruit. The estimated production potential per unit area was 907 ton / ha. These values exceed the majority of records in Brazil and Bolivia. The microtopography of the swamp, in relation to flooding, suggests a higher concentration of individuals in higher places within the plot, although this pattern does not show influence on fruit productivity as has been seen in other studies. Our results will serve as a baseline for authorities and communities interested in the management of this species.

Keywords: phenophase, synchrony, asaí, phenological pattern, microtopography

Contenido

DERECHO DE AUTOR.....	II
CERTIFICADO DEL DIRECTOR.....	III
AGRADECIMIENTOS.....	V
DEDICATORIA.....	VI
INDICE DE TABLAS.....	VII
INDICE DE FIGURAS.....	VIII
RESUMEN.....	X
ABSTRACT.....	XI
<u>CAPITULO I: PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN</u>	14
<u>1.1</u> Antecedentes.....	14
<u>1.2</u> Planteamiento del problema.....	19
<u>1.3</u> Justificación.....	22
<u>1.4</u> Preguntas de investigación.....	23
<u>1.5</u> Hipótesis.....	23
<u>1.6</u> Objetivos de la investigación (generales y específicos)	24
<u>CAPITULO II: MARCO METODOLÓGICO</u>	24
<u>2.1</u> Área de estudio.....	24
<u>2.2</u> Estructura poblacional.....	25
<u>2.3</u> Fenología.....	26
<u>2.4</u> Productividad.....	27
<u>2.5</u> Microtopografía.....	29
<u>2.6</u> Análisis de datos.....	30
<u>CAPITULO III: PRESENTACIÓN DE DATOS Y RESULTADOS</u>	32
<u>3.1</u> Estructura poblacional.....	32
<u>3.2</u> Fenología.....	32
<u>3.3</u> Productividad.....	37
<u>3.4</u> Microtopografía.....	38
<u>CAPITULO IV: INTERPRETACIÓN Y DISCUSIÓN</u>	40
<u>4.1</u> Estructura poblacional.....	40
<u>4.2</u> Fenología.....	41

4.3 Productividad.....	47
4.4 Microtopografía.....	49
CAPITULO V: CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	51
REFERENCIAS	53

I. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

1.1 Antecedentes

La familia Arecaceae o de palmas es muy diversa con 2585 especies en el mundo distribuidas en 188 géneros¹. En el neotrópico se encuentran alrededor de 730 especies², de las cuales en la Amazonía se reportan 200 especies, pertenecientes a 39 géneros³. Ecuador contiene el 67 % (134) de las especies y el 82 % (32) de los géneros, por lo que es el país con la mayor concentración de especies de palmas de Sudamérica, a pesar de que sólo ocupa el 1.6 % de este territorio^{4,5}.

Las palmas son un componente abundante y característico de los bosques tropicales; se encuentran en todos los niveles, desde el sotobosque hasta el dosel, bajo condiciones ambientales contrastantes, y exhiben gran variedad de formas de crecimiento⁶. Constituyen el grupo de plantas útiles más importante en los bosques tropicales de América para las poblaciones rurales^{5,7,8}, y numerosos estudios han descrito su rol esencial en cubrir las necesidades básicas de subsistencia como alimento, medicinas, materia prima para construir viviendas y herramientas entre los indígenas y campesinos en los trópicos de América^{5,9-11}. Son el mayor componente de la dieta de numerosos especies de animales; por su características morfológicas, ya que poseen infrutescencias de gran tamaño con muchos frutos, y bromatológicas porque sus frutos contienen carbohidratos, aminoácidos esenciales y aceites ricos en ácidos grasos poliinsaturados^{12,13}.

Areceae comprende cinco subfamilias, de las cuales Arecoideae es la más grande y diversa¹⁴. Este taxón incluye la tribu Euterpeae que posee cinco géneros: *Euterpe*, *Hyospathe*, *Neonicholosonia*, *Oenocarpus* y *Prestoea*¹. El género *Euterpe* presenta 6 especies aceptadas nativas del neotrópico: *Euterpe broadwayi* Becc. Ex Broadway, *Euterpe catinga* Wallace, *Euterpe edulis* Mart., *Euterpe luminosa* A.J. Hend., Galeano & E. Meza, *Euterpe oleracea* Mart. y *Euterpe precatoria* Mart. Las dos últimas son conocidas por el consumo de su meristemo primario como palmito y la producción de frutos comúnmente llamados asái^{15,16}.

E. precatoria crece naturalmente desde Guatemala hasta Brasil y Bolivia en un rango altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 2000 m de elevación. Se encuentra en gran variedad de bosques, aunque es más común y abundante en tierras bajas de bosques inundados y de la cual existen dos variedades reconocidas: *E. precatoria* var. *longevaginata*

y *E. precatória* var. *precatória*^{6,17,18}. La palma es solitaria, con tallo de hasta 25 m de alto y 23 cm de diámetro, de hojas pinnadas y posee un cono de raíces epigeas de color rojizo. Los frutos son esféricos, de color negro violáceo cuando son maduros y de 1 a 2 cm de diámetro¹⁹. Esta especie se destaca por ser considerada la planta arbórea más abundante de la Amazonía²⁰.

En Ecuador existen varias poblaciones de *E. precatória* que se distribuyen en diferentes regiones climáticas como en el Chocó, en las estribaciones andinas occidentales y orientales que cubren un rango de altura desde los 200 hasta los 2000 m s.n.m., y en la región amazónica, donde la ocurrencia de grandes poblaciones de esta especie está asociada a zonas inundables¹⁸, aunque también se puede encontrar en bosques de tierra firme²¹.

En al menos cuatro países de la cuenca se extraen frutos y meristemas del ambiente natural para consumo y comercialización^{22,23}. La comercialización puede conducir al aprovechamiento irracional, que incluye la sobreexplotación y la cosecha destructiva, mediante la práctica insostenible de derribar las palmas para alcanzar sus infrutescencias o sus hojas²⁴. Las malas prácticas a veces se generan de la idea errónea de que un recurso abundante es un recurso inagotable, conduciéndolo a su sobreexplotación²⁵. Esto ha generado el agotamiento de algunas especies útiles cerca de los centros poblados, tal y como ha sucedido con las palmas *Mauritia flexuosa* L.f. y *Oenocarpus bataua* Mart. en los alrededores de Leticia, Colombia^{26,27}.

Manejo sostenible de la cosecha

La extracción con fines de subsistencia, en la mayor parte de los casos, se ha manejado de forma sostenible^{28,29}. El manejo sostenible de las especies es un concepto que se acuñó en el siglo XIX por Luis Tassy cuando estableció una regulación en la extracción de madera en un bosque para lograr un rendimiento anual lo más sostenible y ventajoso posible³⁰. Desde entonces el término se globalizó a partir de la conferencia de las Naciones Unidas para el Medio ambiente y Desarrollo en Río de Janeiro (Brasil) en 1992 como una necesidad de combatir la deforestación y después de Río se creó el panel Intergubernamental de Bosques. A partir de entonces el concepto se ha vuelto gradualmente más inclusivo considerando no solamente a las especies maderables, y por su puesto cientos de iniciativas se han propuesto^{31,32}. Este principio se ha definido como la necesidad de

mantener la capacidad productiva, la integridad ecológica de los bosques, y garantizar una distribución equitativa de las entradas y salidas del manejo forestal, así como la necesidad de organizar tales condiciones externas para que los administradores forestales puedan mantener sus prácticas de manejo ³³.

Una cosecha indiscriminada de los frutos en una población silvestre de una determinada especie, puede causar alteraciones en las dinámicas de reproducción y regeneración, provocando una disminución en la disponibilidad de este recurso a lo largo del tiempo ⁵. Para establecer buenas prácticas de manejo y mantener la producción sostenible de la especie, se requiere el conocimiento acerca de la estructura poblacional, de aspectos demográficos de las poblaciones, de la biología reproductiva, factores abióticos determinantes y demás aspectos ecológicos. De esta manera la evaluación combinada de estos factores sirven para predecir el impacto de un plan de aprovechamiento en la estabilidad de una población ^{19,34,35,36}.

A partir de diversos estudios ecológicos en algunos países de la cuenca amazónica, se han adelantado evaluaciones y recomendaciones para el manejo y aprovechamiento de algunas especies de palmas. Por ejemplo para el aprovechamiento de palmito de *E. oleracea* en el Chocó colombiano se recomienda un tallo de cosecha mayor a 8 cm de diámetro y 4 m de altura, una cosecha anual entre el 50 % y el 75 % de todos los tallos cosechables, combinada con un sistema de rotación de parcela de cosecha dentro de áreas debidamente planificadas ³⁷. En Bolivia para *Geonoma deversa* Kunth. se ha determinado que solo pueden ser cosechadas todas las hojas de algunos tallos de individuos de mínimo 2 m de altura, en un ciclo de entre 6 y 8 años ³⁸. Para especies como *Astrocaryum malybo* H. Karts, de la que se extraen las fibras de sus hojas para elaborar artesanías, en Colombia se ha recomendado proteger los remanentes de bosque mejor conservados con un dosel continuo donde la tasa de crecimiento de la población es mejor, y se debe evitar que mueran más de 34 individuos / h / año ³⁹. En algunos casos estas recomendaciones han llegado a ser parte de los planes de acción de los entes de control ²⁶.

Estructura de la población

La estructura de una población es la distribución de la abundancia de los individuos en las diferentes categorías de edad o tamaño, siendo un aspecto que refleja cómo ha venido funcionando la población y brinda una idea de cómo se proyectará en el futuro ⁴⁰. La

distribución de clases de tamaño, como adultos, juveniles y plántulas, puede ser usada como una señal para detectar un aprovechamiento inadecuado y destructivo en una población ⁴¹⁻⁴³. Por ejemplo, una población aprovechada de *E. oleracea* con pocos adultos y plántulas, donde se cosecha el palmito, en mayor medida de los individuos en estado juvenil, indica una transformación drástica en la dinámica de población impidiendo que se mantenga y se renueve permanentemente ⁴⁴

Fenología reproductiva

La fenología estudia la temporalidad de los eventos biológicos, consiste en la observación de fases del ciclo de vida o las actividades de plantas y animales en su ocurrencia temporal a través de un tiempo predeterminado ^{45,46}. Aspectos como la duración y la sincronía de los eventos fenológicos contribuyen a comprender la dinámica y a determinar la disponibilidad de recursos a lo largo del tiempo ⁴⁷. Investigaciones acerca del comportamiento fenológico de palmas en diferentes comunidades de bosque han encontrado una alta diversidad de patrones, especialmente en la ocurrencia y duración de eventos reproductivos tanto a nivel de especies como de poblaciones ^{35,48,49}. La sincronía de la población consiste en determinar el porcentaje de ocurrencia simultánea del mismo evento fenológico.

Se ha reconocido que los eventos fenológicos reproductivos y su grado de sincronía en palmas, puede tener relación con las condiciones climáticas de su entorno ^{50,51}. En el Este amazónico, en el bosque atlántico, se ha registrado relaciones entre la ocurrencia altamente sincrónica de la floración con la época más lluviosa del año, en especies como *Euterpe edulis* ^{48,52} y *Butia eriosphata* (Mrt.) Becc ⁵³. Por otro lado, en la Amazonía occidental se ha visto la influencia de la época menos lluviosa en una alta sincronía de floración en especies de palmas como *Wettinia quinaria* O. F. Cook and Doyle ⁵⁴, picos de fructificación durante la transición de época seca a húmeda en *Oenocarpus bataua* ⁵⁵, y la ocurrencia de un evento de floración de sincronía baja relacionado a otras variables como temperatura y humedad relativa en *Wettinia maynensis* Spruce ⁵⁶.

Productividad

En general la productividad y dinámica de los árboles del bosque primario amazónico ha registrado variaciones regionales mostrando un gradiente general de productividad de

Este a Oeste ^{57,58}. Los bosques en el Oeste tienden a tener una mayor productividad sobre el suelo, mientras que los del Este y el centro de la Amazonía es menor ⁵⁹⁻⁶¹. Estas diferencias se han aducido a la predominancia de lluvias todo el año en las estribaciones de la cordillera de los Andes, que pueden alcanzar niveles de hasta 6000 mm, con una mínima estacionalidad y a los suelos con mayores contenidos de nutrientes ⁶²⁻⁶⁴. Para la cuenca, Montufar & Pintaud ⁶⁵ realizaron una delimitación de esta zona determinada al oeste por la cordillera de los Andes, al noreste en Colombia por el cambio de tipo de vegetación debido al afloramiento de arenisca en la cuenca media del río Caquetá y en la Serranía de la Macarena, un cambio progresivo de clima perhúmedo a clima estacional hacia la parte sureste, que va al este hasta la localidad de Tefé, frente a la desembocadura del río Japurá en el río Amazonas, que marca el límite de distribución para varias especies de la amazonia oeste (Figura 1).

La productividad de frutos en palmas se ha cuantificado como producción estimada de frutos por individuo y por área, con base en la densidad de las poblaciones ^{19,66}. Conjuntamente para caracterizar la productividad también se utilizan varios descriptores de la cosecha como la intensidad, rendimiento y tiempo entre ciclos de producción ⁶⁷. Existe información sobre productividad de *E. oleracea* al Este de la Amazonía alrededor del estado de Pará, Brasil ⁶⁸⁻⁷², y en las tierras bajas del Suroeste amazónico para *E. precatória* ^{34,73,74}, mientras que pocos estudios se han desarrollado en la Amazonía noroccidental ^{19,74}.

E. precatória predomina en zonas bajas y húmedas de la Amazonía, ricas en suelos aluviales con mal drenaje y alta saturación ⁶. Adicionalmente, evidencias recientes sugieren que la distribución de las palmas en ambientes inundables está relacionada a nichos micro topográficos caracterizados por el nivel de drenaje e inundación ⁷⁵. Factores ambientales como la microtopografía y la variación de los regímenes hídricos influyen profundamente en la estructura y función de los ecosistemas de humedales afectando la diversidad, la productividad, el almacenamiento de carbono y el ciclo de nutrientes ⁷⁶⁻⁷⁹, por lo que estas variables deben considerarse al momento de estimar relaciones de productividad en áreas de humedales o pantano.

1.2 Planteamiento del problema

Manejo sostenible de la cosecha

A pesar de la extensa distribución de *E. precatória*, se ha reportado que la ausencia de información acerca del comportamiento de las poblaciones de *E. precatória* a nivel local, conduce a un manejo inadecuado en los métodos de extractivismo pudiendo amenazar la sostenibilidad local de esta especie ^{25,80}. En el norte de Bolivia, en el departamento de Santa Cruz, debido al auge del palmito desde 1992 se llegaron a cortar hasta el 90 % de los individuos adultos de *E. precatória*, llegando a extinguir varias poblaciones locales en menos de 4 años ^{81,82}. Estudios estimaban que las poblaciones silvestres del área se agotarían en 7 años aproximadamente, sin embargo, antes de sufrir estas consecuencias la extracción indiscriminada de este recurso cesó considerablemente debido a su contracción en el mercado ^{83,84}. En el sur de la Amazonia colombiana, donde se aprovechan sus frutos, se ha sugerido regular la extracción para alcanzar la sostenibilidad en la utilización del recurso con cuotas anuales de cosecha de 60-80 % de los frutos, y se han recomendado prácticas de manejo como: cosechar los frutos escalando la palma en lugar de talarla y rotación de áreas de cosecha ¹⁹. Isaza et al. ⁸⁵ indican que cada población tiene sus propios límites ya que depende específicamente de su entorno e historia, destacando con esto la importancia de los estudios comparativo. En Brasil se recomienda una cuota de cosecha del 50 % de frutos en poblaciones de bosques inundables y 25 % en tierra firme ⁸⁶.

En Ecuador se ha reportado que el aprovechamiento de esta especie proviene de poblaciones silvestres ^{87,88}, el cual se realiza mediante la tumba de la palma. La densidad de individuos en edad reproductiva de la especie es considerablemente baja (6 ind / ha)². Estos aspectos tienen implicaciones directas en la productividad de frutos, y en la cantidad de nuevos individuos que se incorporan en una población, determinando su permanencia a lo largo del tiempo.

Estructura de la población

Estudios sobre estructura poblacional realizados en poblaciones naturales aprovechadas de *E. precatória* ubicados en ambientes inundados, reportan densidades entre 916 y 2000 individuos por hectárea, desde plántulas hasta adultos, coincidiendo que la estructura de estas poblaciones siguen un patrón de J invertida, donde las plántulas representan el mayor porcentaje de abundancia ^{19,34}. Se han registrado valores de densidad

de individuos adultos de esta especie en estado fértil desde 30 hasta 248 individuos por hectárea, lo cual depende de los distintos factores ambientales de cada sitio que influyen en la sobrevivencia de las clases de tamaño más jóvenes^{19,49,74,89}. En poblaciones de *E. oleracea* en Belém, Brasil, se encontró una fuerte influencia de las épocas del año con bajas precipitaciones y altas temperatura en la mortalidad de las plántulas⁹⁰, así como también con una mayor entrada de luz solar en el bosque siendo un factor estresante que causa fotoinhibición⁹¹.

Para *Euterpe edulis* Mart., Fadini et al.⁹² determinaron que las altas tasas de depredación de semillas por los agutíes, dan como resultado una disminución de la población de plántulas y juveniles, lo que puede afectar negativamente el reclutamiento de nuevos adultos. Basados en diferencias demográficas de *E. precatoria* en bosques de distinto estado sucesional se ha sugerido que, factores que difieren entre estos, como la disponibilidad de luz y predación de semillas, podrían causar diferencias de abundancia entre plántulas e individuos reproductivos^{93,94}. En el caso de especies útiles, el mayor determinante de la alteración en la estructura y dinámica de las poblaciones son las prácticas de extracción indiscriminadas y el manejo inadecuado del recurso^{81,95}. Se sugiere que la cosecha de frutos es la práctica que menos impacto tiene en las poblaciones de palmas comparado con la extracción de hojas y el meristemo⁹⁶. Sin embargo, niveles desmedidos de cosecha de frutos en poblaciones naturales puede reducir considerablemente las tasas de regeneración, así como ocurrió con *Butia capitata* (Mart.) Becc. en Brasil⁹⁷.

Fenología de la especie

La mayoría de estudios fenológicos de *E. precatoria*, se han desarrollado en la parte central y sur de la Amazonía^{34,49,89,98} (Figura 1), donde la estacionalidad es altamente marcada, una estación seca entre mayo y septiembre y una estación de lluvias entre noviembre y marzo⁴⁹. Estudios fenológicos de esta especie realizados en Brasil, Colombia y Bolivia, ubicados en la zona central y sur de la cuenca amazónica, registraron picos de floración altamente sincrónicos entre los meses de octubre y marzo, relacionados a la época de lluvias de la región^{49,74,99}. Por lo contrario, en el Este amazónico de Brasil se ha reportado que los picos más intensos de floración de la especie suceden entre los meses

de septiembre y noviembre, coincidiendo con la estación seca de la región de su sitio de estudio ¹⁰⁰.

Productividad

Estudios realizados en Bolivia, Brasil y Colombia, cuyos niveles de precipitación media anual van desde los 2000 a 4300 mm, reportan rangos de producción de frutos desde los 1700 frutos en Riberalta, Bolivia, hasta 4400 frutos por infrutescencia en Leticia, Colombia; y de 1.6 a 2.8 infrutescencias, en promedio, por individuo ^{19,34,73} (Figura 1). La producción también se ha estudiado en relación a la inundabilidad; en Bolivia ⁷³ se observaron diferencias entre el potencial productivo de frutos maduros de asaí por hectárea entre bosque de várzea (120401) y bosque de tierra firme (12707), determinada por la alta densidad de individuos adultos (191 vs 68 individuos respectivamente) y una mayor producción de infrutescencias (3 infr / ind vs 2 infr / ind en tierra firme) ⁷³.

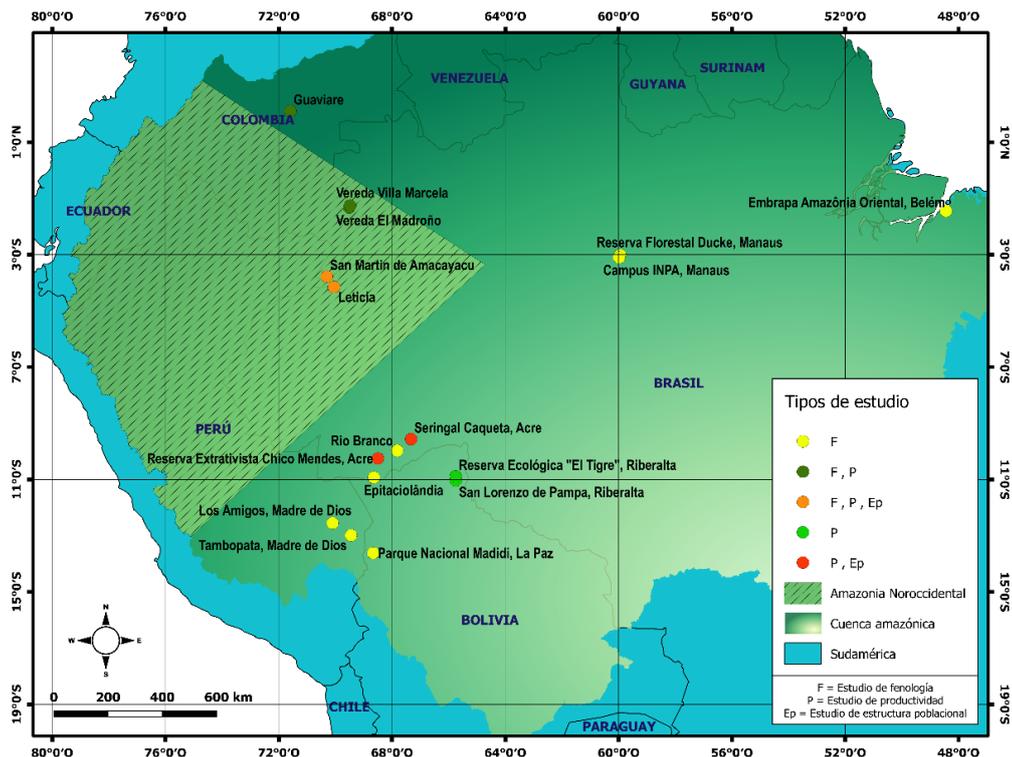


Figura 1. Sitios de estudio de *E. precatória* en la cuenca amazónica, resaltando la diferencia entre la amazonia oriental y la noroccidental que presenta mayor precipitación.

Los puntos indican la localización y alcance de la investigación. Los puntos amarillos indican estudios de fenología, los verdes oscuros indican estudios de fenología, y productividad, los naranjas indican estudios de fenología, productividad y estructura poblacional, los verdes claros indican estudios de productividad y los rojos indican estudios de productividad y estructura poblacional.

1.3 Justificación

El asaí es un recurso muy importante para los habitantes de la región del Chocó y de la Amazonia, el cual brinda diversos productos para la alimentación, medicina, construcción y en artesanías, constituyéndose en un elemento integral en la economía y cultura de los habitantes ¹⁶. En 2015, los datos del Instituto Brasileño de Geografía y Estadística (IBGE) mostraron que el estado de Pará, el mayor productor de asaí en el mundo, extraído de *E. oleracea*, produjo aproximadamente un millón de toneladas de frutos, lo que generó para la economía estatal un valor aproximado de 520 millones de dólares ¹⁰¹. En el mercado mundial, las ventas de asaí (que combinan *E. precatória* y *E. oleracea*) fueron de hasta USD 185 millones / año (informes SPINS 2013) ⁸⁵. De hecho Matos et al. ¹⁰² expresan que *E. precatória*, es una excelente opción para completar al abastecimiento de la demanda internacional.

E. precatória presenta los mayores valores de importancia económica y cultural entre las palmas amazónicas, debido a la variedad de servicios que ofrece y a la diversidad de grupos humanos que la cosechan ^{16,103,104}. Los frutos de *Euterpe* spp. por una lado tienen un alto contenido de carbohidratos y ácidos grasos monosaturados que proporcionan alta energía, y por otro, contienen diez veces más antioxidantes fenólicos que la uva, el aguacate y otros frutos con niveles elevados de antocianinas y carotenos ¹⁵. Estas características nutricionales han incitado a que el asaí, en los últimos 15 años, haya pasado de ser un alimento silvestre de pobladores rurales a un “súper alimento” de las grandes urbes del mundo ¹⁰⁵.

En Leticia, Colombia, el mercado de asaí representó una producción mensual de hasta COP 50 millones, generando más de 160 empleos ¹⁹. Desde el 2015 en Bolivia, la Asociación Boliviana para la Investigación y Conservación de Ecosistemas Andino-Amazónicos ACEAA está invirtiendo y apoyando la investigación sobre el potencial productivo de *E. precatória* para su manejo económico dentro del territorio de la Reserva Nacional de Vida Silvestre Amazónica Manuripi (RNVSA) ¹⁰⁶. Este estudio estimó una producción potencial de entre 26 y 48 mil toneladas de frutos de asaí por año, manejadas por cinco comunidades de la reserva, lo que podría representar un ingreso anual de 19 millones de dólares ¹⁰⁶.

En Ecuador, el mercado del asaí ha incursionado recientemente. A nivel nacional hay unos 60 restaurantes en Guayaquil, Quito, Cuenca, Machala, Salinas, Montañita que

ofrecen el producto en sus cartas ¹⁰⁷ y se pueden encontrar productos procesados importados del extranjero que promocionan el asaí en cadenas de mercados de las grandes ciudades a precios muy altos. Por ejemplo, la empresa Cultura Açaí (<http://www.culturaacai.com/>) con sede en Guayaquil, vende pulpa procesada bajo pedido y la distribuye a diferentes partes del país.

En la provincia de Napo, hacia el oriente del país, se encuentran poblaciones considerables de *E. precatória* en áreas pantanosas en las que predominan palmas de morete (*Mauritia flexuosa*); esta especie ha sido considerada hiperclave por la asociación que presenta con una gran diversidad de vertebrados, muchos de los cuales, son de gran importancia ecológica ¹⁰⁸. Estas asociaciones pueden estar influidas por la presencia de *E. precatória*. Considerando el alto valor nutricional de los frutos de *E. precatória* y el creciente interés en el mercado nacional y extranjero es importante generar bases de información que contribuyan al aprovechamiento sostenible de la especie en el Ecuador. Por lo anterior se plantea resolver las siguientes preguntas:

1.4 Preguntas de investigación

- ¿Cómo es la estructura poblacional de una población de *E. precatória* en un humedal amazónico ecuatoriano?
- ¿Cómo es el comportamiento fenológico de *E. precatória* en este humedal?
- ¿Cuáles factores abióticos, climáticos y topográficos, afectan la fenología de esta población de *E. precatória*?
- ¿Qué tan sincrónicos son los eventos fenológicos de la población de *E. precatória*?
- ¿Cómo es la productividad de esta población de *E. precatória*, comparado con otros lugares de la Amazonia más estacionales y con menor pluviosidad?

1.5 Hipótesis

Considerando que en ambientes inundados *E. precatória* tiende a ser más productiva que en tierra firme se plantean las siguientes hipótesis:

- La productividad de frutos de *E. precatória* ubicados en Ecuador será mayor a lo reportado hasta el momento en otros lugares, ya que tiene mayor precipitación y menor estacionalidad⁷⁴.

- La sincronía en los eventos fenológicos de *E. precatória* en un humedal de Napo será baja o nula comparada con otros ambientes más estacionales.
- Debido a las diferencias microtopográficas del humedal, los individuos ubicados en las zonas más bajas y más inundadas del humedal, serán más productivos que los individuos ubicados en zonas altas y secas.

1.6 Objetivos de la Investigación

General

Evaluar el comportamiento de la fenología reproductiva y la productividad de *E. precatória* en un humedal amazónico ubicado en la provincia de Napo para generar la línea base de conocimiento necesario para el manejo y aprovechamiento de la especie.

Específicos

- Describir la estructura poblacional de *E. precatória* en un humedal de la provincia de Napo.
- Evaluar cuales factores climáticos (precipitación, temperatura, humedad relativa) tienen una relación con los eventos fenológicos de *E. precatória* en esta región.
- Determinar la sincronía y duración de los eventos fenológicos reproductivos de *E. precatória*.
- Estimar la productividad y la eficiencia reproductiva de *E. precatória* en esta región.
- Analizar la influencia de la microtopografía en la distribución y productividad de *E. precatória*.

II. MARCO METODOLÓGICO

2.1 Área de estudio

La investigación se desarrolló en un humedal amazónico ubicado entre Misahuallí y Ahuano en el Cantón Misahuallí, provincia de Napo-Ecuador, (1°3'21.1"S; 77°40'10.1"O) a 450 m s.n.m. ¹⁰⁹. De acuerdo con el Ministerio del Ambiente del Ecuador, el área corresponde al ecosistema de Bosque inundado de palmas de la llanura aluvial de la Amazonía ¹¹⁰; sin embargo, difiere en su definición en el hecho de que el sitio de estudio no está inundado por aguas negras si no por aguas blancas provenientes en su mayoría por las lluvias y quebradas. El clima se caracteriza por una temperatura media anual de 25.5 °C,

precipitación anual de 3900 mm y la humedad relativa es 85 % (Estación meteorológica IKIAM)³³.

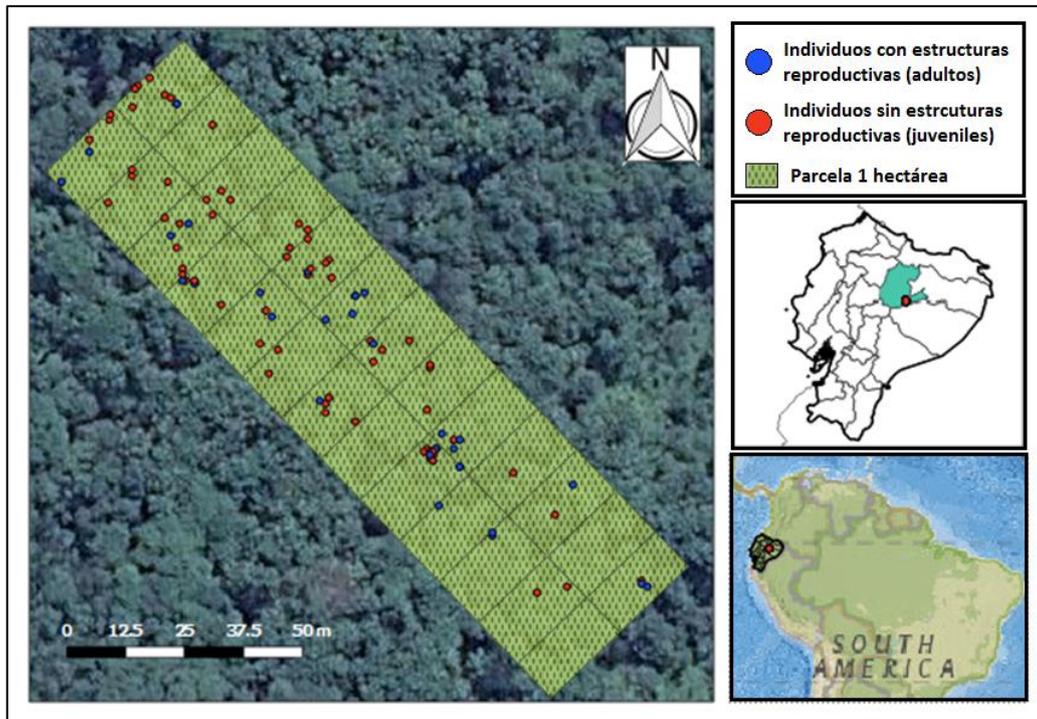


Figura 2. Sitio de estudio. Parcela de 1 ha sobre un humedal amazónico, localizado en Misahuallí, Provincia de Napo. Los puntos indican la localización de individuos ≥ 10 cm de DAP, los rojos considerados adultos por la presencia o restos de partes reproductivas, los azules sin restos ni presencia de estas.

2.2 Estructura poblacional

La estructura poblacional se estimó cuantificando el total de individuos de *E. precatoria* por unidad de área. Sobre una parcela previamente establecida de 1 ha (40 x 250 m) (Figura 1) donde dominan las especies *Mauritia flexuosa* (IVI: 30.24 %), *Swartzia* sp. (IVI: 14.71 %) y *E. precatoria* (IVI: 10.85 %) ¹¹¹. Se marcaron todos los individuos de *E. precatoria* ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) y posteriormente todos los individuos que presentaran estructuras reproductivas (adultos) independientemente del diámetro. Para las clases plántulas, juveniles y subadultos, se muestrearon individuos en un área de 3300 m², lo que corresponde a 33 subcuadrantes de 10x10 m de los 100 subcuadrantes en total que componen la parcela. Se marcaron y registraron todos los individuos de la especie y se clasificaron por clases de tamaño, siguiendo la metodología de Isaza et al. ¹⁹ y Rocha ³⁴ en: plántulas individuos ≤ 50 cm de altura; juveniles individuos >50 cm de altura y sin tallo aéreo desarrollado; subadultos individuos con tallo y sin estructuras reproductivas y

adultos individuos ≥ 10 cm DAP y con estructuras reproductivas pasadas (cicatrices) o actuales (Figura 3).

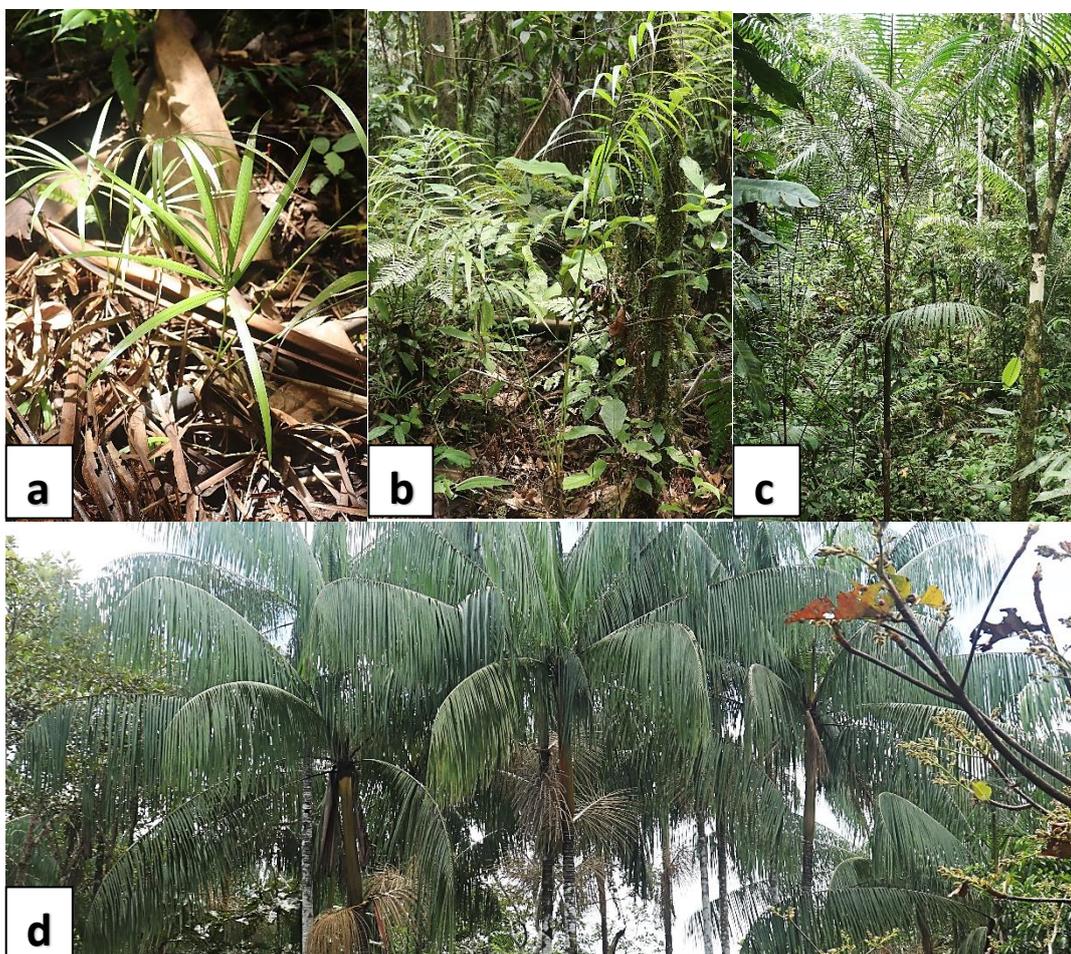


Figura 3. Clases de tamaño de *E. precatória* consideradas en su estructura poblacional.

a) Plántulas. b) Juveniles. c) Subadultos. d) Adultos.

2.3 Fenología

El seguimiento de las fenofases se realizó mediante el monitoreo mensual de los individuos entre diciembre 2017 y de 2019. Las fases fenológicas se registraron mediante observación directa con la ayuda de binoculares (10-30 x 50 Tasco) y se clasificaron en: inflorescencias en espata (esp; Figura 4a), inflorescencias con flores estaminadas (f.e.; Figura 4b), inflorescencias con flores pistiladas (f.p.; Figura 4c) y lluvia de machos, inflorescencias con flores pistiladas fecundadas (b.f.; Figura 4d), infrutescencias inmaduras (con frutos de coloración verde) (f.i.; Figura 4e), maduras (con frutos de coloración púrpura) (f.m.; Figura 4f) y seca (cuando la mayoría de frutos se caen y la infrutescencia se seca) (f.s.; Figura 4g) ^{35,66}. Para determinar correlaciones entre las variables climáticas y las

ocurrencias de los eventos fenológicos se obtuvieron datos mensuales de precipitación (mm), temperatura (°C) y humedad relativa (%) de la Estación Meteorológica Ikiam³³.

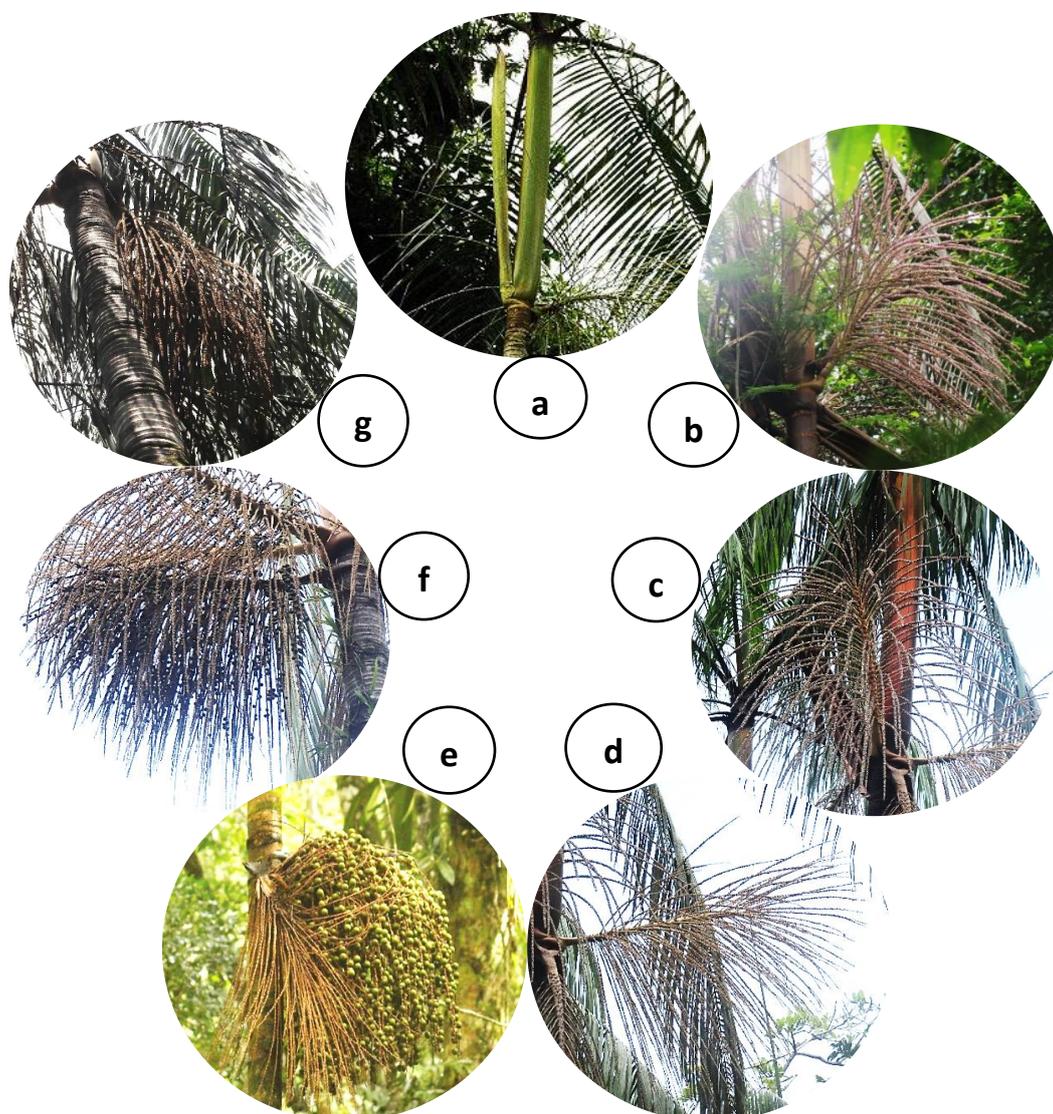


Figura 4. Fenofases de *E. precatória* consideradas para el monitoreo fenológico.

a) Inflorescencias en espata (Ph: Ryan D. Gallivan/Palmweb). b) Inflorescencias estaminadas. c) Inflorescencias pistiladas. d) Inflorescencias fecundadas. e) Infrutescencias inmaduras (Ph: Mateus Silva Figueiredo/Wikimedia Commons) f) Infrutescencias maduras. g) Infrutescencias secas.

2.4 Productividad

Con el fin de conocer el número de frutos por infrutescencia, por palma y por unidad de área, se colectaron en total 17 infrutescencias de diferentes individuos dentro y fuera de la parcela, los cuales fueron elegidos al azar. Para la colecta se utilizó un equipo de escalar específico para palmas con el fin de llegar a la infrutescencia, el cual se corta en la base con un machete y se baja con una cuerda (Figura 5 a-c).

De cada infrutescencia se cuantificó el número de raquillas y de cada una de estas se registró longitud, peso, y el número de frutos producidos con base en la identificación de sus restos en las bases remanentes de las flores (Figura 5 d-e). Con el fin de estimar la eficiencia reproductiva, calculando el porcentaje de flores pistiladas que se convirtieron en fruto, se cuantificó la cantidad de flores de las 17 infrutescencias colectadas en base a la identificación de las bases remanentes en todas sus raquillas. En primer lugar, se contaron todas las bases remanentes de las flores pistiladas ⁷³ de nueve infrutescencias. De estas nueve, se seleccionaron dos infrutescencias y se dividió aleatoriamente la cantidad total de sus raquillas en dos mitades. De cada infrutescencia, ambas mitades se contó el número total de bases por raquilla, y a su vez de una de las mitades se registró el número de bases existentes hasta llegar a 70 cm de longitud de la raquilla. Esto se hizo con el fin de obtener un promedio de bases por unidad de longitud de raquilla, y utilizar esta medida para predecir el número de bases en la otra mitad de raquillas en base a sus longitudes. Se compararon los valores predichos con los valores reales para conocer el error de predicción y se evaluaron diferentes cantidades de raquillas, con las que se obtiene el promedio, para establecer una muestra óptima de raquillas. A partir de esto, se determinó que un promedio de bases por unidad de longitud obtenido a partir de una cantidad de muestra al azar del 10 % de las raquillas de una infrutescencia, es suficiente para predecir el total de bases con un porcentaje de error menor al 3 %. Esta técnica se utilizó para predecir el número de bases y con esto el número de flores pistiladas de otras ocho infrutescencias utilizando las longitudes de sus raquillas.

Cada infrutescencia colectada fue desgranada, y se contaron el número de frutos por raquilla y se identificaron los vestigios de los frutos producidos que se desprendieron antes de la colecta con el fin de contabilizar el total de frutos producidos por cada infrutescencia. Los frutos fueron transportados al Laboratorio de Biología de la Universidad Regional Amazónica Ikiám donde se pesó el total de frutos con una balanza digital de precisión.

Para estimar el porcentaje de pulpa que contiene en promedio un fruto, se tomaron 200 frutos de dos infrutescencias en estado maduro. Cada fruto se pesó individualmente entero, la pulpa y la semilla en fresco. Después de secar en un horno (*Memmert Beschickung loading model 100–800*) a 60 °C por 36 horas inicialmente y después hasta que el peso fuera constante. De esta manera se determinó el contenido de agua y masa seca¹¹².

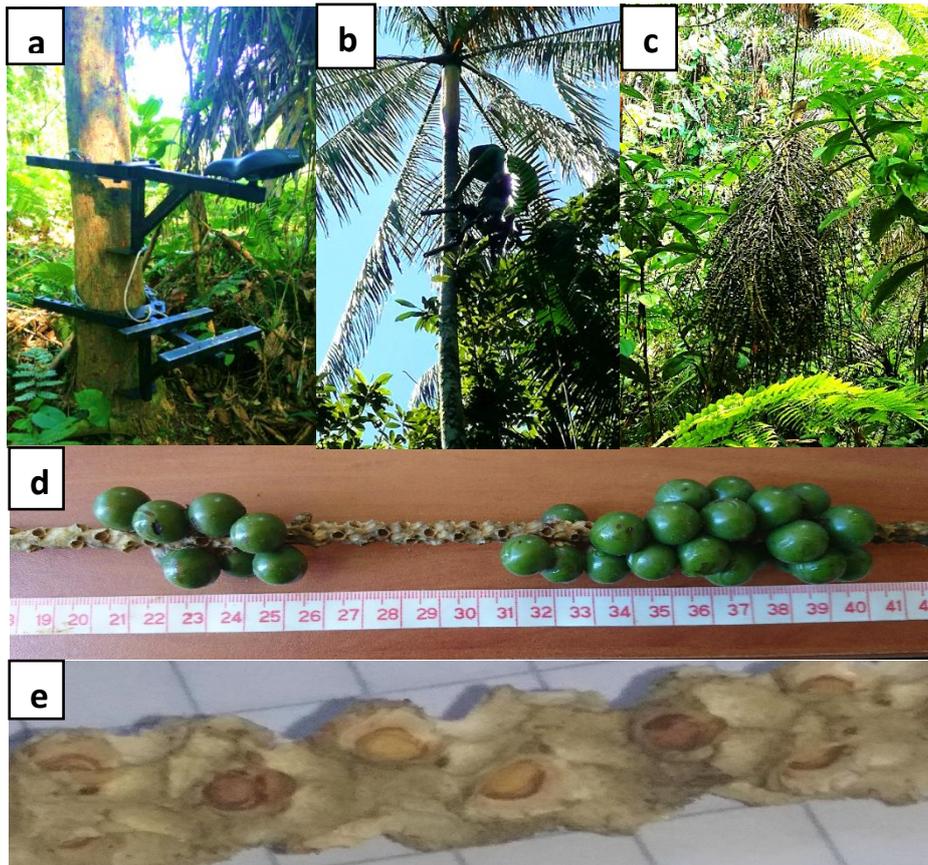


Figura 5. Método de colecta para estimar la productividad de frutos de *E. precatoria* en un humedal de Napo, Ecuador. a) Equipo de escalada. b) Escalador cortando la infrutescencia. c) Infrutescencia colgando de la cuerda. d) Raquila con frutos maduros. e) Bases remanentes de flores y frutos de las raquilas.

2.5 Microtopografía

Con el fin de mapear la microtopografía del terreno se utilizó una manguera con agua a manera de nivel para registrar las diferencias de micro altura en diferentes puntos localizados en las intersecciones de las subcuadrantes de la parcela ¹¹³. Con esta información se construyó una malla de puntos con valores de micro altura. Se seleccionó un punto inicial donde se estableció una altura de referencia de 1m, ubicado en el vértice superior derecho de la parcela (Figura 9a). A partir del punto inicial, el cual se georreferenció, se registró la variación de altura en los puntos ubicados en cada vértice, y se calculó las coordenadas de cada uno, separados longitudinalmente por 10 m y latitudinalmente por 5 m. A partir de la malla de datos (Figura 9a), en la cual cada punto está asociado a una coordenada y un valor de micro altura, se hizo una interpolación cúbica suavizada con la herramienta *Thin Plate Spline* en *QGIS 2.18.8*® dando como resultado un modelo de microtopografía (capa ráster) de 1 x 1 m de resolución y 40 x 250 m de extensión, donde cada pixel posee un valor de micro altura (cm) (Figura 9b). Las

coordenadas de los individuos de *E. precatória* ≥ 10 cm DAP se calibraron con base en la ubicación dentro de la parcela que fue tomada en coordenadas (eje Y y X) de las líneas de ancho y largo de cada subparcela en la parcela. Esta medición ofrece una mayor precisión y se usaron como referencia en el software GIS para ajustar la georreferenciación de la malla de puntos y así compensar el margen de error del GPS con el que se midió el punto inicial. Las coordenadas de los individuos se usaron en la herramienta *Point Sampling Tool* de QGIS para asociar un valor de microtopografía a cada individuo (Figura 6c). Se hizo lo mismo con 99 puntos aleatorios creados dentro del área de la parcela para un análisis estadístico comparativo, con el fin de saber si la distribución de la especie sigue un patrón al azar o no.

2.6 Análisis estadísticos

Estructura poblacional

Para las clases denominadas plántulas, juveniles y subadultos se multiplicó la densidad de individuos total y de cada clase de tamaño encontrada en 3300 m² por el área total de la parcela.

Fenología

Para definir la estacionalidad de cada evento fenológico, y comparar los patrones de ocurrencia entre años se utilizó estadística circular⁴⁷. Se usó el paquete *Circular*¹¹⁴ en *R Studio 4.0.2*®¹¹⁵ para calcular los parámetros: ángulo medio ($\bar{\alpha}$), el cual representa la tendencia central de ocurrencia de cada fenofase y permiten estimar sus fechas promedio; y vector medio (r), el cual representa una medida de concentración de la actividad fenológica y es interpretado como una media de la sincronía en cada fenofase. Con el fin de saber si la distribución de datos es uniforme estadísticamente a lo largo del año, se realizó un Test de Rayleigh para cada fenofase, en el cual con un valor de p-value < 0.05, se rechaza la hipótesis nula de que la distribución de los datos es uniforme y se confirma un patrón de distribución unimodal. Si el test de Rayleigh resulta significativo se procede a realizar el Test de Watson-William para saber si el periodo en el que ocurre cada fenofase durante un año es diferente estadísticamente del siguiente año. Mediante este test se comparan los ángulos medios ($\bar{\alpha}$) de ambos años en cada fenofase, y si el p-value es < 0.05 se rechaza la hipótesis nula de que son ángulos iguales y se confirma que las fenofases

ocurrieron en diferentes periodos. Las relaciones entre precipitación mensual y la proporción media mensual de individuos con flores, frutos verdes o frutos maduros, se determinaron mediante el coeficiente de correlación de Pearson (R) ³⁵. El índice de actividad se usó para evaluar la sincronía intraespecífica de flores, frutos verdes y frutos maduros ³⁵.

La sincronía de la población, entendida como la ocurrencia simultánea del mismo evento fenológico en los individuos muestreados, se evaluó mediante el índice de actividad (IA) propuesto por Bencke y Morellato ¹¹⁶. Éste es un índice cuantitativo que indica la proporción de individuos observados que manifiestan determinado evento fenológico en una población. Un evento es considerado como no sincrónico o asincrónico cuando menos del 20 % de los individuos presenta la fenofase en cuestión, poco sincrónico o con sincronía baja cuando la fenofase ocurre entre 21 y 60 % de los individuos, y con sincronía alta cuando más de 60 % de los individuos exhibe la fenofase.

Productividad

Los datos de fenología y de las muestras de infrutescencias se utilizaron para calcular el tiempo promedio del ciclo reproductivo, desde que sale la inflorescencia en la espata hasta que se caen los frutos de la infrutescencia y se seca. Se calculó el promedio del contenido de pulpa de los frutos maduros, el promedio de infrutescencias por palma, el promedio de frutos por infrutescencia, por individuos y por hectárea en cada periodo reproductivo, la eficiencia de producción de frutos (porcentaje de frutos producidos del total de flores pistiladas producidas) y una estimación el peso total de frutos por hectárea.

Microtopografía

Para analizar los datos de microtopografía se utilizó un modelo de regresión logística con el fin de descubrir si el patrón de ubicación de individuos de *E. precatória* dentro de la parcela es aleatorio o no. Se realizó un modelo lineal generalizado (GLM) con base en datos de presencia y ausencia asociados a valores del modelo ráster de microtopografía. Los datos de presencia, de valor 1, fueron todos aquellos pixeles del modelo (ráster) que coincidieron con la ubicación de individuos de asaí, mientras que los datos de ausencia, de valor 0, fueron los valores de los puntos aleatorios.

III. PRESENTACIÓN DE DATOS Y RESULTADOS

3.1 Estructura poblacional

Se encontraron 99 individuos ≥ 10 cm DAP en la parcela, de los cuales 59 no tuvieron estructuras reproductivas y 40 sí. En el muestreo de plántulas, juveniles y subadultos se encontró 210, 78 y 117 respectivamente en un área de 3300 m². Los valores extrapolados para el área total de la parcela de 1ha en estas categorías se muestran en la Figura 6.

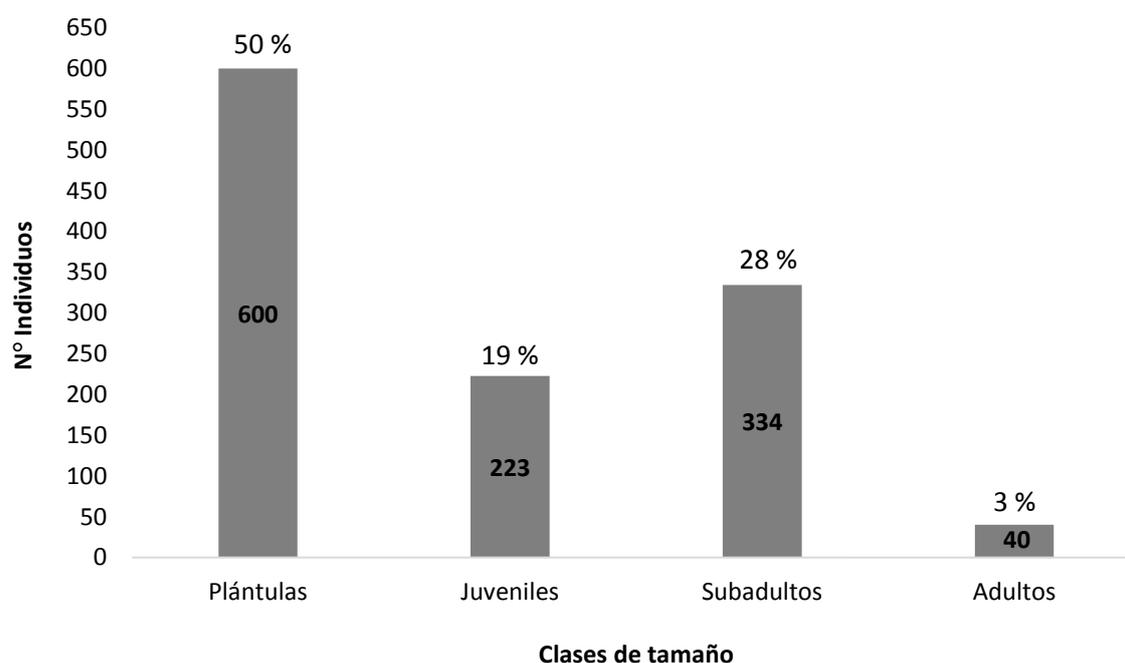


Figura 6. Estructura de población de *E. precatória* en una parcela de 1 ha en Napo, Ecuador.

Número y porcentaje de individuos de cada clase de tamaño por hectárea: plántulas ≤ 50 cm de altura, juveniles $>$ a 50 cm de altura y sin tallo aéreo desarrollado, subadultos sin estructuras reproductivas y adultos ≥ 10 cm DAP individuos con estructuras reproductivas pasadas (cicatrices) o actuales.

3.2 Fenología

La fenofase de floración presentó un patrón anual con una duración promedio de 5.1 ± 1.6 meses. Se presentó un pico de floración anual, para el 2018 entre junio-julio y para el 2019 en julio; en ambos años durante los meses de mayor precipitación (Figura 7). El tiempo medio de permanencia de la inflorescencia en espata, desde su aparición hasta que se rompe y expone las flores, fue de 32 días (SD = 7.3, n = 56); para la fenofase inflorescencia estaminada, fue 37 días (SD = 10.2, n = 59); para la fenofase inflorescencia pistilada, fue 40 días (SD = 14.9, n = 56) y para la fenofase de inflorescencias fecundadas, fue de 42 días (SD = 14, n = 56).

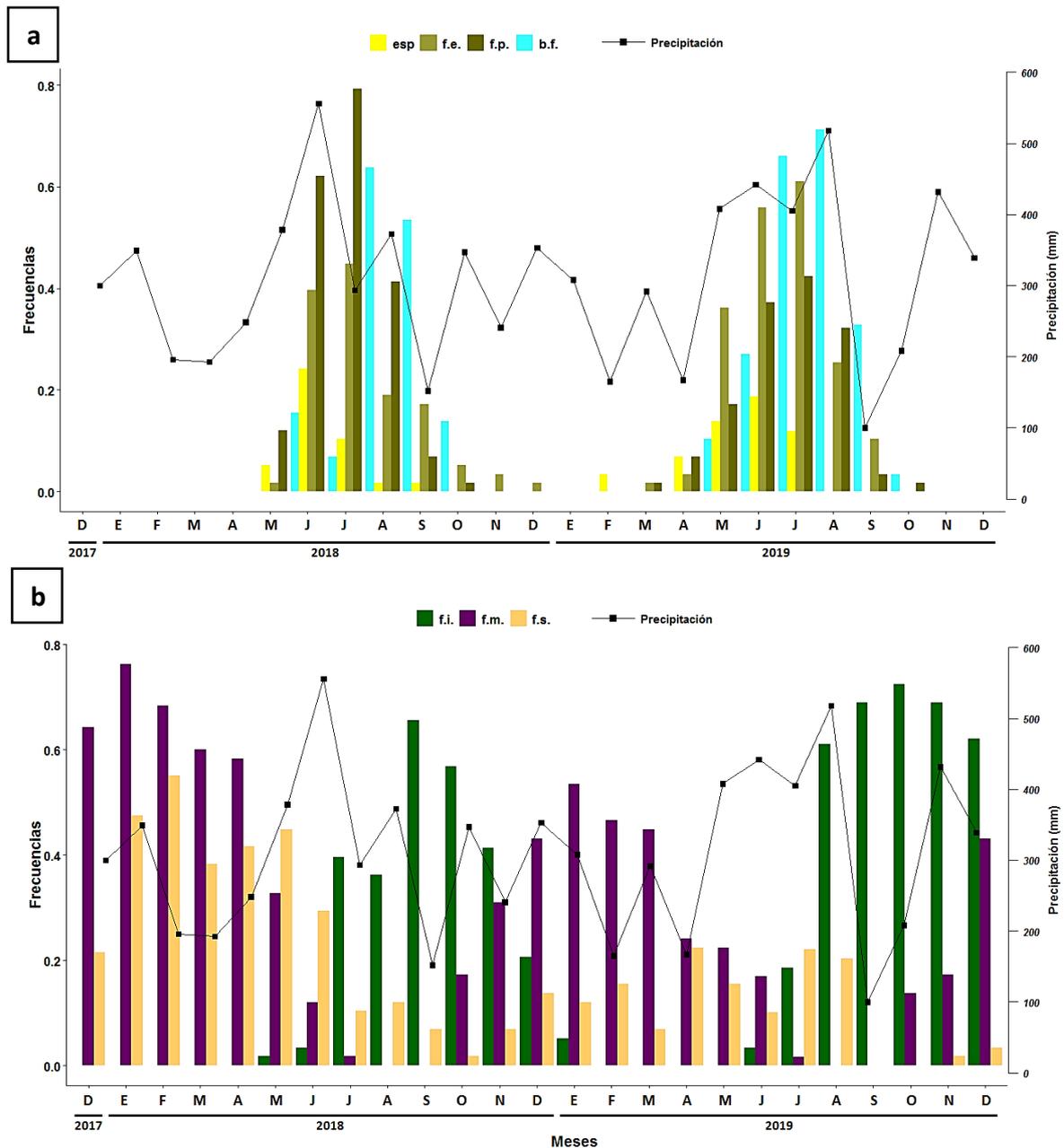


Figura 7. Valores de precipitación y duración de fenofases durante el periodo de estudio (dic2017-dic2019).

Proporción de individuos de *E. precatorea* en las fenofases:

a) Inflorescencias en espata (esp), en amarillo; inflorescencias estaminadas (f.e.), en verde claro; inflorescencias pistiladas (f.p.), en verde oscuro e infrutescencias fecundadas (b.f.), en celeste. b) infrutescencias inmaduras (f.i.), en verde oscuro, infrutescencias maduras (f.m.) en púrpura e infrutescencias secas (f.s.), en beige.

Los individuos adultos mostraron una floración simultánea, con un índice de actividad de 93 % para el 2018 y 100 % para 2019, lo cual indica un patrón altamente sincrónico. Las fechas promedio de cada fenofase de floración (esp, f.e., f.p., b.f.) fueron altamente significativas para cada año de estudio, mostrando un patrón altamente estacional y sincrónico con valores de vector medio de entre 0.77 y 0.89. (Tabla 1). La comparación de

las fechas medias de estas fenofases entre 2018 y 2019 (Test de Watson- Willians) mostró diferencias significativas, excepto para las inflorescencias pistiladas, lo que indica que todas menos esta fenofase, difirieron en el periodo de ocurrencia media entre ambos años (Tabla 1).

Tabla 1. Ocurrencia de estacionalidad de las fenofases de *E. precatória* en dos años de estudio (2018-2019) en un humedal de Napo, Ecuador. esp= inflorescencias en espata, f.e.= inflorescencias con flores estaminadas. f.p.= inflorescencias con flores pistiladas. b.f.= inflorescencias con flores pistiladas fecundadas. f.i.= infrutescencias inmaduras. f.m.= infrutescencias maduras. f.s.= infrutescencias secas.

Fenofase	2018							2019						
	esp	f.e.	f.p.	b.f.	f.i	f.m.	f.s.	esp	f.e.	f.p.	b.f.	f.i	f.m.	f.s.
Observaciones (n)	25	77	118	89	154	273	194	32	114	84	124	210	165	76
Angulo medio ($\bar{\alpha}$)	174.3	201.2	190.9	234.2	263.4	45.9	80.8	152.5	179.6	184.1	209.6	281.4	40.4	133.9
Fecha media	24- jun	21- jul	11- jul	23- ago	21- sep	16- feb	23- mar	02- jun	30- jun	24- may	30- jul	09- nov	10- feb	15- may
Vector medio (r)	0.89	0.77	0.88	0.86	0.71	0.55	0.45	0.81	0.81	0.79	0.84	0.7	0.52	0.37
Test de Rayleigh (p)	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005
Test de Watson-Willians (p)	<0.005	<0.005	>0.05	<0.005	<0.005	>0.05	<0.005							

El coeficiente de correlación de Pearson indicó una correlación positiva significativa entre las fenofases de inflorescencias en espata, inflorescencias estaminadas, inflorescencias pistiladas y la precipitación ($r = 0.5$, $p < 0.05$). Además, una correlación negativa significativa entre las fenofases de infrutescencias inmaduras y la temperatura ($r = -0.54$, $p < 0.05$) y una correlación positiva altamente significativa entre las infrutescencias maduras e infrutescencias secas con la temperatura ($r = 0.64 - 0.75$, $p < 0.005$) (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de correlación de Pearson entre las fenofases de *E. precatória* y las variables climáticas de temperatura, humedad relativa y precipitación en un bosque de pantano en Napo, Ecuador.

Fenofases	Temperatura	Humedad relativa	Precipitación
	promedio	promedio	acumulada
Correlación de Pearson			
Inflor. en espata	-0.1	0.25	0.5*
Inflor. estaminada	-0.25	0.23	0.5*
Inflor. pistilada	-0.13	0.1	0.51*
Inflor. fecundadas	-0.27	0.02	0.27
Infrut. inmaduras	-0.54*	0.12	-0.06
Infrut. maduras	0.64**	-0.38	-0.23

Infrut. secas	0.71**	-0.55*	0.04
Coefficiente de determinación			
Inflor. en espata	0.01	0.0625	0.25*
Inflor. estaminada	0.0625	0.0529	0.25*
Inflor. pistilada	0.0169	0.01	0.2601*
Inflor. fecundadas	0.0729	0.0004	0.0729
Infrut. Inmaduras	0.2916*	0.0144	0.0036
Infrut. maduras	0.4096**	0.1444	0.0529
Infrut. Secas	0.5041**	0.3025*	0.0016

*Valor significativo ($p < 0.05$)

** Valor altamente significativo ($p < 0.005$)

Las infrutescencias con frutos inmaduros, frutos maduros e infrutescencias secas también presentaron un patrón anual con dos picos de máxima fructificación en cada año durante la misma época. La fenofase de fructificación en general tuvo una duración de 9.8 (SD = 2.9) meses. El tiempo medio de duración de las infrutescencias inmaduras fue 110 días (SD = 32, $n = 51$); para la fenofase infrutescencia madura fue 140 días (SD = 39, $n = 50$) y para la fenofase infrutescencias secas de 58 días (SD = 23.7, $n = 54$). El primer pico de frutos inmaduros ocurrió en septiembre de 2018 con 65 % y el segundo pico en octubre de 2019 con 72 %. La fenofase de frutos maduros presentó su primer pico en el mes de enero de 2018 con 76 %, y el segundo pico que ocurrió al siguiente año en el mismo mes solo fue de 53 % (Figura 8). Las infrutescencias inmaduras ocurrieron durante la época de transición entre los meses más lluviosos a menos lluviosos, las infrutescencias maduras se presentaron en mayor medida durante los meses de menor precipitación de cada año, y las infrutescencias secas durante la transición de meses menos lluviosos a más lluviosos.

El Test de Rayleigh de cada fenofase de fructificación (f_i , f_m , f_s) fue altamente significativo para cada año de estudio, mostrando un patrón altamente estacional. Sin embargo, sólo el valor de vector medio de las infrutescencias inmaduras ($r = 0.71$) indicó un patrón sincrónico, mientras que los valores de vector medio de las infrutescencias maduras ($r = 0.55$) e infrutescencias secas ($r = 0.45$), indican una sincronía baja. (Tabla 1). La comparación de las fechas promedio de estas fenofases entre 2018 y 2019 (Test de Watson-Willians) mostraron diferencias significativas, excepto para las infrutescencias maduras, lo que indica que sólo este evento fenológico ocurrió en la misma fecha en ambos años (Tabla 1).

La presencia de flores, frutos verdes y frutos maduros tuvo lugar durante todo el año, en las épocas de mayor actividad descritas anteriormente. El tiempo transcurrido desde la aparición de una espata hasta la maduración y caída de sus frutos fue, en promedio, 461 días. Generalmente, se observaron 2 o 3 estructuras reproductivas simultáneas por individuo en igual estado de desarrollo; en pocos casos se encontraron 4 y hasta 7 de ellas en un mismo individuo. La población florece y fructifica al mismo tiempo, pero los individuos lo hacen asincrónicamente, es decir, un individuo puede florecer en años seguidos o en períodos alternados.

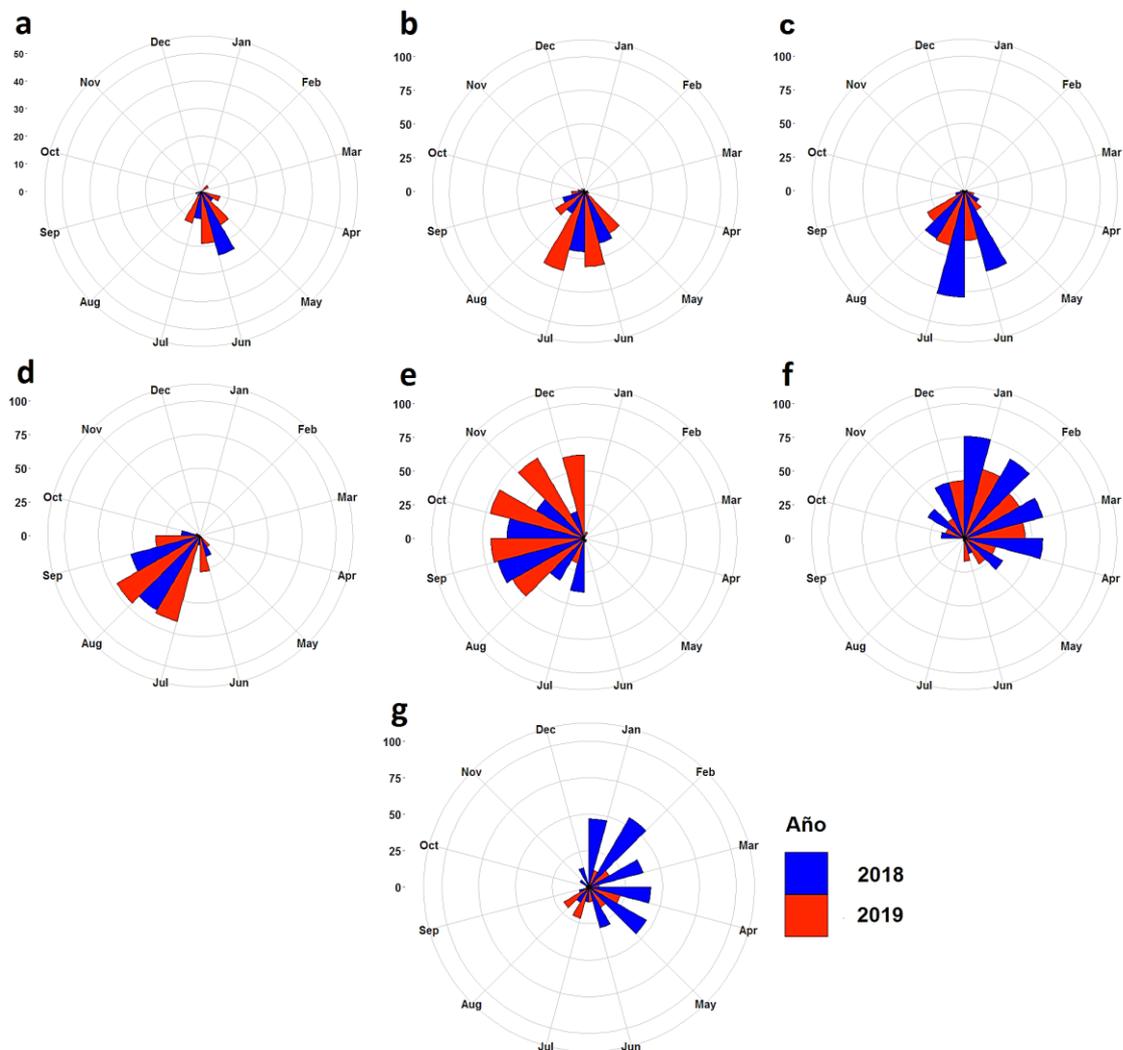


Figura 8. Diagramas circulares de las fenofases de *E. precatória* en (2018-2019), en un bosque de pantano en Napo, Ecuador. a) Inflorescencias en espata, b) inflorescencias estaminadas, c) inflorescencias pistiladas, d) inflorescencias fecundadas, e) infrutescencias inmaduras, f) infrutescencias maduras y g) infrutescencias secas.

3.3 Productividad

El 25 % de los individuos monitoreados produjeron menos de dos infrutescencias, 11 % produjo entre 2 y 3 infrutescencias y 64 % produjo más de 3 infrutescencias. No todas las infrutescencias producidas alcanzaron la fase de frutos maduros, solo el 56 % alcanzó la maduración. En una temporada de fructificación, un individuo puede producir un promedio de 4310 frutos (SD = 2126, n = 17), con un peso medio de 3.49 kg (SD = 1.8, n = 6), repartidos en una producción media de 3.1 (SD=0.85, n=59) infrutescencias por individuo, de los cuales maduran solo 1.7 (SD = 1.04, n = 60), aunque se ha encontrado que algunos individuos pueden tener simultáneamente hasta 5 infrutescencias con frutos. El peso medio de una infrutescencia de frutos maduros fue 6.02 kg (SD = 4.3, n = 9), con un promedio de 127 raquillas (SD = 19, n = 17) por infrutescencia, 33 frutos (SD = 15, n = 17) producidos por raquilla y 4310 frutos (SD = 2126, n = 17) producidos por infrutescencia, de los cuales un promedio de 2730 frutos (SD = 1906, n = 15) maduraron y permanecieron en la infrutescencia (Tabla 4). El promedio de flores pistiladas producidas por infrutescencia fue de 45894 (SD = 14314, n = 17), mientras que el de flores estaminadas fue casi siempre el doble: 91788 (SD = 28629, n = 17). Con base en la cantidad de flores producidas y la producción frutos que resultaron de esas flores por cada infrutescencia, se pudo calcular un porcentaje de productividad promedio de 9.18 % (SD = 3.4, n = 17) el cual representa la eficiencia reproductiva de la especie (Tabla 3).

El diámetro y peso promedio de los frutos enteros fue de 1.45 cm (SD = 0.07, n = 2) y 1.89 g (SD = 0.29, N = 2) respectivamente. La media de porcentaje de pulpa del fruto resultó en un 40.5 % (SD = 3.1, N = 2), mientras que el porcentaje de agua y el peso fresco de la pulpa por fruto fueron en promedio 47.9 % (SD = 3.41, n = 2) y 0.77 g (SD = 0.1, n = 2) respectivamente (Tabla 4). En base a todos estos resultados, se pudo realizar una proyección del potencial productivo resultando en 481016 frutos maduros y 907.4 kg por hectárea, por ciclo reproductivo (Tabla 3). Si se consideran el precio por kilogramo de frutos registrado en Colombia (USD 0,13 / kg)¹⁹, esta producción vendría a representar un ingreso anual por hectárea de 120 dólares, en cambio, según los precios de comercialización en Brasil (USD 0.55 / kg)¹¹⁷ esta costaría alrededor de 450 dólares. Con base en los registros de 2018 y 2019, estos resultados reflejan un alto porcentaje de aborto de inflorescencias e infrutescencias durante su desarrollo. Para los 40 individuos dentro de una hectárea de

terreno sucedió un promedio de 43 abortos por cada periodo reproductivo, lo que equivale a una media de 1,3 infrutescencias abortadas por individuo.

Tabla 3. Tamaño y peso promedio de las estructuras reproductivas de *E. precatória* extraídos de un bosque de pantano en Napo, Ecuador. N=17.

	\bar{X}	SD	n	min	max
Infrutescencias producidas por individuo (por ciclo reproductivo)	3.1	0.85	59	1	7
Peso por infrutescencia (kg)	6.02	4.26	9	1.65	15.65
Peso de frutos por infrutescencia (kg)	3.49	1.83	6	1.25	6.2
Frutos presentes en la infrutescencia	2730	1906	15	576	5952
Frutos producidos (inferidos)	4310	2126	17	954	8140
Número de raquillas por infrutescencia	127	19	17	93	163
Peso por raquilla (g)	7.56	2.21	9	4.69	11.44
Longitud de raquilla (cm)	70.71	11.54	17	46.92	88.81
Frutos producidos por raquilla	33	15	17	9	55
Flores pistiladas por infrutescencia	45894	14314	17	23780	69650
Flores estaminadas por infrutescencia	91788	28629	17	47559	139300
Error (estimación de flores) (%)	-1.00	1.06	8	-2.95	0.08
Flores pistiladas por raquilla	370	66	17	189	455
Longitud del raquis (cm)	78.02	12.63	13	55	99
Peso muestra de 100 frutos (g)	217.37	16.02	3	203.7	235
Eficiencia productiva (%)	9.18	3.41	17	2.77	14.11
Diámetro del fruto (cm)	1.45	0.07	2	1.20	1.60
Peso del fruto (g)	1.89	0.29	2	0.55	2.42
Porcentaje de pulpa por fruto (%)	40.5	3.11	2	31.88	58.51
Peso fresco de la pulpa por fruto (g)	0.77	0.10	2	0.39	1.08
Contenido de agua por fruto (%)	47.88	3.41	2	37.15	66.89
Proyección (potencial de producción por ciclo productivo)					
Número de frutos por hectárea			481016		
Peso de frutos por hectárea (kg)			907.4		

3.4 Microtopografía

La distribución y ocurrencia de los individuos de *E. precatória* dentro de la parcela no es aleatoria y está influenciada por el grado de inundación, como lo indica el modelo lineal generalizado realizado en base a los datos binarios de ausencia y presencia, que fue altamente significativo (p -value < 0.005). El gráfico de regresión logística (Figura 10a), indica una mayor probabilidad de ocurrencia de individuos de *E. precatória* en lugares altos del terreno y menos inundados. El 41.7 % de los individuos adultos dentro de la parcela tuvieron una probabilidad mayor al 50 % de ubicarse en lugares altos del terreno. El modelo de regresión lineal realizado entre el promedio de producción de infrutescencias por individuo y los valores de micro altura, no fue estadísticamente significativo (p -value > 0.05). A partir de la gráfica de regresión lineal (Figura 10b) se observa que no existe efecto de la micro altura o grado de inundación en la producción de infrutescencias en adultos.

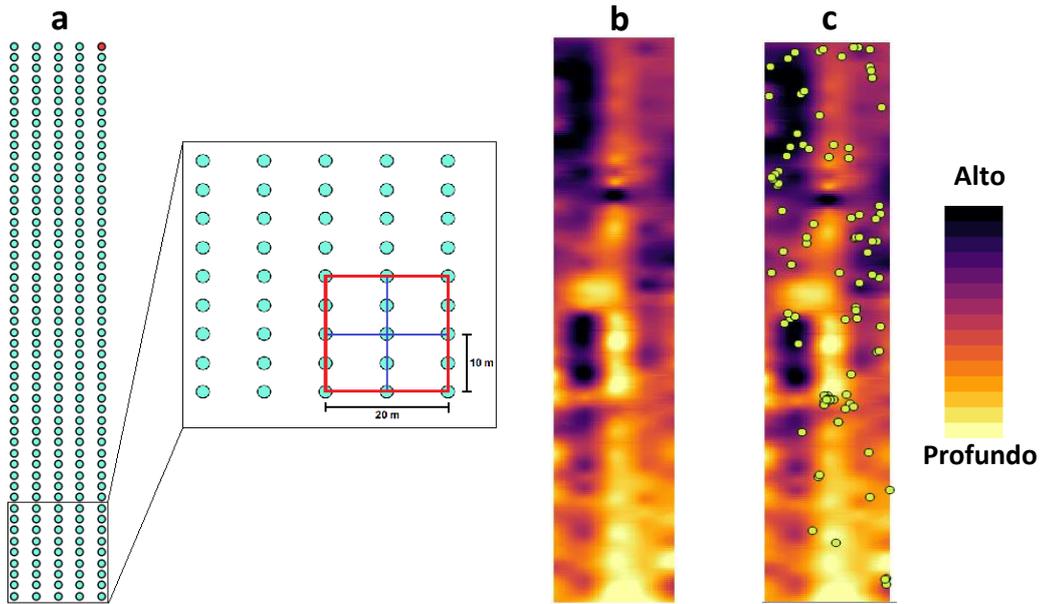


Figura 9. Fabricación del modelo de la microtopografía y extracción de datos.

a) Malla de puntos con valores de micro altura en una parcela de pantano de 1 ha en Napo, Ecuador. El punto rojo representa el punto inicial. El recuadro rojo representa la dimensión de un cuadrante y las líneas azules las divisiones de los subcuadrantes (10x10 m). b) Modelo de microtopografía formato ráster de 1x1 m de resolución. c) Enlazamiento de valores de micro altura del modelo a cada individuo de *E. precatoria* ≥ 10 cm DAP dentro de la parcela.

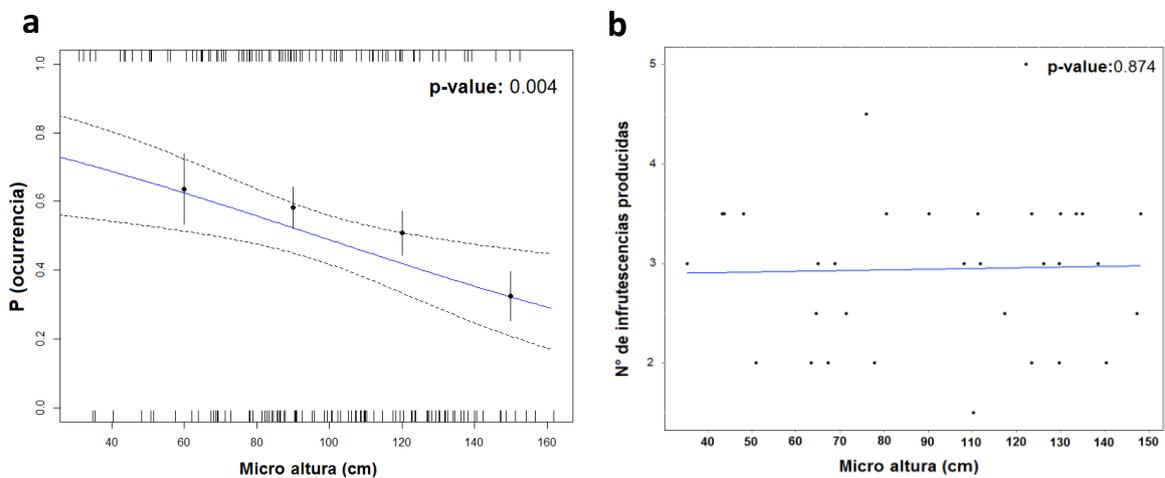


Figura 10. Relaciones entre la microtopografía, la ocurrencia y la productividad

a) Gráfica de regresión logística que muestra la probabilidad de ocurrencia de un individuo de *Euterpe precatoria* en relación a un valor de micro altura. b) Regresión lineal del efecto de la micro altura en la producción de estructuras reproductivas de *E. precatoria* en una hectárea de bosque de pantano en Napo, Ecuador.

IV. INTERPRETACIÓN Y DISCUSIÓN

4.1 Estructura poblacional

La densidad poblacional total en este estudio (1197 ind / ha) estuvo por debajo de los valores encontrados en otros bosques inundados en San Martín de Amacayacu, Colombia (1680 ind / ha)¹⁹ y en Acre, Brasil (1939 ind / ha)³⁴, y por otro lado superó la densidad de bosques estacionalmente inundados en Leticia (916 ind / ha)¹⁹. Así mismo, la densidad de individuos ≥ 10 cm DAP encontrada en este estudio (99 ind/ha), fue menor a lo registrado en bosques inundados en Riberalta, Bolivia (191 ind / ha)⁷³ y mayor a la densidad del Parque Madidi, Bolivia (32 ind / ha)⁴⁹. La densidad de individuos productivos (adultos) encontrados en este estudio (40 ind / ha), los cuales pertenecen a una población natural sin intervención, fue muy inferior a los valores registrados en bosques con algún grado de aprovechamiento y manejo de Brasil y Colombia^{19,34,74,118} (Tabla 4), pero mayor a lo encontrado por Isaza et al.¹⁹ (30 ind / ha) en el sur del departamento de Amazonas, Colombia, y por Carpio et al.¹¹⁹ (22 ind / ha) en la Reserva Manuripi en Bolivia.

Similar a lo encontrado en otras regiones cerca del 50 % de individuos encontrados en la parcelas fueron plántulas^{19,34,120}. Sin embargo, en la población estudiada la clase de tamaño de subadultos resultó en un 9 % más abundante que los juveniles. Aunque la diferencia no es muy drástica, y la cantidad sumada de las dos primeras etapas jóvenes sobrepasan mucho la abundancia de las dos últimas adultas. Este patrón puede deberse a que los criterios clásicos utilizados en este estudio para diferenciar las clases de tamaño no son suficientemente eficientes para distinguir cada etapa de crecimiento, lo que puede ocasionar frecuencias erróneas en las clases de tamaños¹²¹. Esto coincide con el estudio de Rocha³⁴, quien utiliza los mismos criterios de clasificación de clases de tamaño, y en varias localidades de su estudio muestra frecuencias de subadultos mayores que los juveniles. Aunque es probable que esta anomalía se deba a deficiencia en los criterios de identificación de clases que se usaron, de todas formas, se debe poner atención a la dinámica de la población en el futuro para saber si progresa adecuadamente, e implementar nuevos criterios de categorización basados en modelos estadísticos de los rasgos de la especie, como por ejemplo la relación entre la altura y la fertilidad, para mejorar la clasificación de individuos en la clase de tamaño adulto. Es bien conocido que en una población es viable y se encuentra en buen estado, cuando la distribución de

abundancias se concentra más en etapas jóvenes que adultas ¹²² . Por otro lado, distribuciones atípicas deben ser considerada en el manejo y aprovechamiento de estas plantas, ya que se ha sugerido que las poblaciones compuestas por pocos individuos jóvenes y adultos potencialmente pueden decrecer ¹²³.

Tabla 4. Comparación de valores de densidad por hectárea, de individuos de *E. precatoria* en diversos estudios desarrollados en la cuenca amazónica.

País	Sitio de estudio	Densidad (ind. /ha)	Referencia
Mayor a 10 cm DAP			
Ecuador	Misahualí	99	Este estudio
Bolivia	Riberalta	191	Velarde & Moraes ⁷³
Bolivia	Parque Madidi	44	Cabrera & Wallace ⁴⁹
Todas las clases de tamaño			
Ecuador	Misahualí	1197	Este estudio
Colombia	San Martin de Amacayacu	1680	Isaza et al. ¹⁹
Colombia	Leticia	916	Isaza et al. ¹⁹
Brasil	Acre	1939	Rocha E. ³⁴
Bolivia	RNVS Manuripi	144	Carpio et al. ¹¹⁹
Individuos adultos			
Ecuador	Misahualí	40	Este estudio
Bolivia	RNVS Manuripi	22	Carpio et al. ¹¹⁹
Brasil	Acre	60	Rocha E. ³⁴
Brasil	Manacapuru	170	Miranda et al. ¹¹⁸
Colombia	San Martin de Amacayacu	248	Isaza et al. ¹⁹
Colombia	Leticia	30	Isaza et al. ¹⁹
Colombia	Leticia	60	Arias J. ¹²⁴
Colombia	Tarapacá, Leticia y Puerto Nariño	50	Castaño et al. ²⁷
Colombia	Veredas El Madroño y Villa Marcela	104	Castro et al. ⁷⁴

4.2 Fenología

A nivel poblacional la fenología de *E. precatoria* presentó un patrón de ciclo reproductivo anual y regular a lo largo del tiempo, de acuerdo con la clasificación de Newstrom et al. ¹²⁵ (Figura 1), ya que la mayor producción de flores y frutos ocurrió durante una sola época del año, lo cual es respaldado en su totalidad por los resultados del Test de Rayleigh para todas la fenofases. Estos resultados coinciden con estudios en Brasil ^{126,89} y Colombia ¹⁹ donde encontraron picos de mayor producción de flores y frutos una vez cada año. Para otras especies como *E. oleracea* ³⁵ y *E. edulis* ¹²⁷⁻¹²⁹ también se han evidenciado

ciclos reproductivos anuales, por lo que parece ser un patrón generalizado para el género *Euterpe*.

La duración en promedio del periodo de floración en conjunto, que va desde las inflorescencias en espata hasta las inflorescencias fecundadas fue de 5.1 (SD = 1.6) meses. Esta duración corresponde a un comportamiento poblacional, es decir la duración desde que el primer individuo presentó la primera fenofase de floración hasta el registro del último individuo que presentó la última fase de floración. Este valor es mucho a mayor a lo registrado en Colombia, donde este periodo duró aproximadamente dos meses ^{19,130}. Sin embargo, se encuentra en el intervalo de duración encontrado en Manaus, Madre de Dios y Belém, con duraciones promedio de floración de entre 5 y 6 meses ^{51,98,126}. Los datos de duración de cada fenofase descrito en los resultados, no representan de manera continua las fases de biología floral de la especie, si no la duración de cada fenofase a nivel poblacional. Esto es debido a que la duración a nivel individual de las primeras fenofases de la floración son muy cortas, ocurriendo más de una en menos de 31 días según algunos registros ^{74,126}, de modo que en la mayoría de los casos estas fenofases ocurrieron entre una observación y la siguiente, a veces pasando de la primera a la última sin haber sido registradas. Para registrar la duración de las fases de la floración a nivel individual es aconsejable reducir los periodos de observación a 8 días. La duración promedio del periodo de fructificación en conjunto, que comprende las fenofases desde que los primeros individuos empiezan con la formación de los frutos hasta los últimos que los pierden (f.i., f.m. y f.s.), fue de 9.8 meses (SD = 2.9). Este resultado, al igual que con la floración, es mayor a lo registrado en Colombia (5 meses) o Acre, Brasil (7 meses) ^{19,34}. El ciclo reproductivo de esta población de *E. precatória* podría considerarse supranual ya que la duración se promedió en 14.7 meses. Sin embargo, se debe considerar que hay una sobreposición de 2 meses aproximadamente entre las últimas fenofases de fructificación con las primeras de floración (Figura 7).

Tanto los eventos fenológicos de floración, las infrutescencias inmaduras y el primer pico de las infrutescencias maduras fueron altamente sincrónicos, con valores de índice de actividad mayores al 60 %. Sin embargo, el segundo pico de la fenofase de infrutescencias maduras parece comportarse de forma asincrónica, lo cual probablemente se debe al alto porcentaje de abortos de frutos verdes que se produjo durante el ciclo productivo del 2019,

y la caída de las infrutescencias secas durante el intervalo entre un monitoreo y otro sin llegar a registrar el cambio de fase. Un impacto similar de los abortos en el comportamiento sincrónico fue reportado en una población de *E. oleracea* en el pacífico colombiano ³⁵. Las causas de los abortos no están bien determinadas y deberían evaluarse en investigaciones posteriores, no sólo por su efecto sobre la demografía de la especie, sino también por su importancia económica debido a la pérdida de frutos cosechables.

La alta sincronía en la floración de *E. precatória* probablemente responde a la floración sincronizada de otras especies de palmas para facilitar la polinización a través del aumento de la densidad de recursos y la estimulación de polinizadores locales ¹³¹. De esta forma, la gran abundancia y disponibilidad de polinizadores garantiza una polinización eficiente de cada especie, como ha sido explicado para otras plantas ¹³². De hecho estudios en Perú y Bolivia ^{51,133} reportan que comunidades de palmas donde se encuentra *E. precatória* coinciden en sus periodos de floración lo que reforzaría esta hipótesis, sin embargo, en este estudio no tenemos datos de la fenología de palmas adyacentes para verificar esto. A pesar de esto, varios estudios han demostrado que los picos de floración en una sola especie pueden ser suficientes para atraer más polinizadores y aumentar el éxito de la polinización ¹³⁴⁻¹³⁶.

Por otro lado, la alta sincronía de la fructificación puede facilitar la dispersión de semillas, ya que aumenta el número de animales frugívoros y con estos los servicios de dispersión ¹³⁷. La abundante disponibilidad de frutos ha demostrado ser una estrategia para satisfacer a los depredadores, de este modo se sacrifican un porcentaje de los frutos para que otros sobrevivan ¹³⁸. Estos frutos al caer cerca de la planta madre, crean un banco de semillas abundante con altas probabilidades de germinar, por lo tanto, puede ser un determinante en los patrones de distribución. Un pico abundante de frutos en una sola época del año tiene implicaciones tanto positivas como negativas en un plan de aprovechamiento de *E. precatória*. La concentración de disponibilidad del recurso permite una mejor planificación del manejo en cuanto al proceso de cosecha y a comercialización, focalizándose el esfuerzo de cosecha. Sin embargo, una oferta estacional del recurso provoca una variabilidad en los precios a nivel local, que cambian dependiendo la época del año, tal y como sucede con la palma corozo (*Bactris guineensis* (L.) H.E.Moore) en el

caribe colombiano, cuyos precios bajan cuando es época de cosecha y existe gran oferta, y suben el resto del año cuando hay escasez ⁶⁷.

Los resultados del test de Rayleigh indicaron que todas las fenofases de la población estudiada de *E. precatória* son estacionales, ocurren en un determinado periodo del año, y el análisis de correlación mostró que hay una ligera relación positiva entre la floración y la precipitación, y una relación entre las fenofases de fructificación y temperatura. En teoría se esperaría que en regiones cercanas a la línea ecuatorial la lluvia cayera de manera uniforme a lo largo del año, pero en realidad no existe ninguna región donde la lluvia no muestre ningún grado de estacionalidad ¹³⁹. En el caso de la región amazónica noroccidental, tiene los índices de concentración de precipitación (CI) más bajos de la cuenca amazónica (0.47 - 0.52) ¹⁴⁰ (Tabla 5), ya que llueve todos los meses. A pesar de que la precipitación estacional es baja, se ha demostrado que los patrones fenológicos de las especies adaptadas a ambientes inundables, puede responder a pequeños cambios en el grado de inundabilidad, el cual está directamente relacionado a los niveles de precipitación ¹⁴¹ como ocurre con *Bactris glauscescens* Drude. en el Pantanal, Brasil ¹⁴² y *Bactris bidentula* Spruce. en los Llanos de Mojos, Bolivia ¹⁴³.

Estudios fenológicos sobre *E. precatória* realizados en esta región, en bosques inundados de Leticia y la zona de la Pedrera ^{19,74}, mostraron sincronía en las fenofases de floración y fructificación en respuesta a los periodos menos y más lluviosos del año respectivamente, lo cual coincide con el comportamiento sincrónico observado en este estudio, pero representa un patrón de relación al clima contrario. Esto se repite en poblaciones de *E. precatória* en zonas un poco más estacionales como en bosques de tierra firme de Manaus ^{98,99}, con alta sincronía, y de Belém ¹⁰⁰ con sincronía baja donde los valores de CI están entre 0.5 - 0.6. Por otro lado, en el sureste de la cuenca amazónica, la región de mayor estacionalidad con valores de entre 0.6 y 0.71 CI, tres estudios realizados en bosques con gradientes de inundabilidad de Brasil ^{34,89} y Bolivia ¹³³, registraron el mismo patrón de relación entre la precipitación y la época de máxima floración, al igual que en este estudio, pero con niveles de sincronía más bajos (Tabla 5). Así mismo, en estudios fenológicos de la especie hermana, *Euterpe edulis* en el bosque atlántico y estudios de otras especies de palmas, se han descrito un patrón de floración similar durante periodo de lluvias más intensas ^{52,144-146}.

Tabla 5. Tipos de bosque, condiciones climáticas relacionadas a la fenología, sincronía de la floración/fructificación y precipitación de estudios realizados en *E. precatória* en la Amazonia. La primera fila enmarcada representa el sitio de estudio del presente trabajo. La paleta de grises en orden de claro a más oscuro representa los sitios de menos a más estacionales en la tercera columna de índice de precipitación (CI), y de oscuro a claro los sitios de más y menos precipitación en la cuarta columna de Precipitación media anual. Las celdas coloreadas en la sexta columna de Relación Fenofase-Época, representan los sitios que coinciden con el patrón fenológico encontrado en este trabajo.

País	Sitio de estudio	CI	Precipitación media anual	Tipo de bosque	Relación Fenofase-Época	Sincronía	Referencia bibliográfica
Ecuador	Misahuallí, Napo	0.47-0.51	3900 mm	Bosque inundado	Floración - Época lluviosa Fructificación-Época seca	Sincronía alta	Este estudio
Colombia	Vereda El Madroño y Vereda Villa Marcela	0.47-0.52	4311 mm	Bosque inundado	Floración - Época seca Fructificación-Época lluviosa	Sincronía alta	Castro S. ⁷⁴
Colombia	San Martín de Amacayacu y Leticia	0.47-0.52	3315 mm	Bosque inundado	Floración - Época seca Fructificación-Época lluviosa	Sincronía alta	Isaza et al. ¹⁹
Brasil	Embrapa Amazônia Oriental, Belém	0.50-0.60	2600-2900 mm	Tierra firme	Floración - Época seca Fructificación-Época lluviosa	Sincronía baja	Jesús & Oliveira ¹⁰⁰
Brasil	Reserva Florestal Ducke, Manaus, Amazonas	0.50-0.60	2362 mm ±400mm	Tierra firme	Floración - Época lluviosa	n/a	Kuchmeister et al. ¹⁴⁹
Brasil	Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus	0.50-0.60	2000-2400 mm	Tierra firme	Floración - Época seca Fructificación-Época lluviosa	Sincronía baja	Raupp S. ⁹⁹
Brasil	Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus	0.50-0.60	2000-2400 mm	Tierra firme	Floración - Época seca Fructificación-Época lluviosa	Sincronía alta	Gama M. ⁹⁸
Bolivia	Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi, La Paz	0.60-0.71	3000 mm	Gradiente Tierra firme - bosque inundado	Floración - Época lluviosa Fructificación-Época seca	Asincrónicos	Cabrera & Wallace ¹³⁰
Perú	Los Amigos y Tambopata, Madre de Dios	0.60-0.71	2900 mm	Gradiente Tierra firme - bosque inundado	Floración - Época seca Fructificación-Época lluviosa	Asincrónicos	Ureta et al ⁵¹
Brasil	Rio Branco y Epitaciolândia	0.60-0.71	1600-2100 mm	Bosque inundado	Floración - Época lluviosa Fructificación-Época seca	n/a	Costa J.A. ⁸⁹
Brasil	Reserva Extrativista Chico Mendes, Acre	0.60-0.71	2000 mm	Tierra firme y bosque inundado	Fructificación - Época seca	n/a	Rocha E. ³⁴

CI= Índice de concentración de la precipitación. Permite estimar el grado de estacionalidad de lluvias. Datos obtenidos de Zubieta et al. ¹³⁷

La relación encontrada en este estudio entre la ocurrencia de las infrutescencias maduras y los meses del año con mayor temperatura ha sido registrada en otras especies de palmas como *Butia capitata*¹⁴⁷ y *Euterpe edulis*¹⁴⁸. Algunos autores han observado que las altas temperaturas elevan la tasa de producción de etileno en los frutos^{149,150}, estimulando la maduración de los frutos¹⁵¹. Se observa que el comportamiento fenológico de *E. precatoria* difiere entre sitios de estudio lo que resalta la importancia de los estudios locales para determinar las mejores estrategias de manejo.

Los patrones fenológicos de *E. precatoria* en relación al clima parecen variar independientemente de la estacionalidad, los niveles de precipitación o el tipo de ambiente, por lo que, para llegar a entender los determinantes ambientales de la floración y fructificación, sería fundamental evaluar otros factores como los polinizadores, la radiación solar y el estrés hídrico. En regiones muy húmedas y poco estacionales como la Amazonía noroccidental, aumentos en la precipitación pueden tener poca influencia en el comportamiento de las plantas¹⁵², lo que explicaría la débil correlación encontrada en este estudio entre la floración y la precipitación. En cambio, el estrés hídrico provocado por periodos continuos de mínima precipitación podría representar un mejor estímulo al inicio de las fenofases, por lo que es recomendable evaluar este factor en futuros estudios.

La ocurrencia de cada evento fenológico en épocas distintas puede ser influenciado por el comportamiento de polinizadores y dispersores de semillas¹⁵³. La competencia por polinizadores ha sido considerada como una de las principales fuerzas selectivas que definen el tiempo de floración en las plantas¹⁵⁴. Debido a la alta heterogeneidad de ecosistemas en la región amazónica los picos de ocurrencia de las fenofases pueden estar relacionados con características ecológicas evolutivas, ya que, tanto a nivel local como regional, se ha demostrado que los rasgos florales pueden variar significativamente como resultado de la competencia por polinizadores^{155,156}. Esta misma relación se ha propuesto para otras especies de palma como *Oenocarpus bataua*⁶⁶, así como para muchos bosques tropicales, donde factores endógenos asociados o no a factores ambientales, definen fuertemente las respuestas fenológicas de los árboles¹⁵⁷.

4.3 Productividad

Un bajo porcentaje de flores logran convertirse en frutos maduros, lo cual pudo haberse debido a la escasa polinización de las flores, así como la desecación de las infrutescencias durante la etapa de desarrollo del fruto. Del promedio de 107 inflorescencias producidas por ciclo reproductivo por hectárea, sólo el 60 % de las infrutescencias lograron producir frutos y madurar. Casi todos los valores representativos de la productividad de frutos encontrados en este estudio fueron mayores comparados con otros lugares de la Amazonía con niveles inferiores de precipitación y productividad primaria neta (NPP), como Brasil y Bolivia (Tabla 6). El número promedio de raquillas y flores pistiladas por infrutescencia son mayores a lo registrado en Manaus, Brasil ¹²⁶, y el promedio de flores pistiladas por raquilla es mayor a lo encontrado en Riberalta, Bolivia ⁷³. Así mismo los promedios de infrutescencias por individuo, del peso y el número de frutos por cada infrutescencia y el peso de cada fruto, son mayores a los valores de producción de Acre, Brasil ³⁴ y Riberalta, Bolivia ⁷³. Esto se refleja en que, en este estudio el potencial de producción de frutos por ciclo reproductivo (907 kg / ha), fue el doble de lo reportado en Acre (450 kg / ha) ³⁴ y casi siete veces mayor a lo encontrado en Riberalta (132 kg / ha) ⁷³. Una excepción a esta situación fue lo encontrado por Miranda et al. ¹¹⁸ en Manacapuru, Brasil, donde la producción de frutos por hectárea resultó el doble, lo cual es debido a que la densidad poblacional es casi cuatro veces superior a la de este estudio, además de que es una zona de tierra negra altamente fértil ¹⁵⁸.

Los estudios realizados en la zona del trapecio amazónico en Colombia, con valores de precipitación y NPP inferiores a este estudio, pero mayores a los trabajos en Brasil y Bolivia, muestran variación en los valores de producción, siendo algunos superiores a lo encontrado en este estudio, como el número y peso de frutos por infrutescencias ^{19,74} y otros inferiores como el número de infrutescencias por individuo y el peso por fruto ^{19,74,124} (Tabla 5). El peso de frutos por hectárea reportado por Isaza et al. ¹⁹ en San Martín de Amacayacu fue casi el doble de lo encontrado en este estudio. La mayor productividad por área en este sitio comparado con este estudio está evidentemente determinada por la mayor cantidad de frutos por infrutescencia y la gran densidad de individuos reproductivos. Sin embargo, a pesar de que la densidad de individuos es casi cinco veces mayor, el peso de producción por hectárea solo supera a este estudio por el doble.

Tabla 6. Comparación de diferentes variables de productividad de *E. precatoria* en estudios del noroeste y este amazónico, incluido este estudio en Napo, Ecuador. Las celdas enmarcadas indican la comparación entre variables de mayor relevancia.

	Ecuador Este estudio	Colombia (Isaza et al. 2014)	Colombia (Isaza et al. 2014)	Colombia (Castro et al. 2015)	Brasil (Kuchmeister & Silberbauer-Gottsberger, 1997)	Brasil (Rocha E. 2004)	Bolivia (Velarde & Moraes, 2008)
Precipitación promedio anual (mm)	3900	3300	3300	4000	2362	2000 mm	1700 mm
NPP (gC/m ²)	15289	9426	9426	9080	7413	8855	8922
Densidad de individuos productivos	40	188	30	104	-	60	171
Infrutescencias producidas (por ciclo reproductivo)	3.1 (1-7)	2	-	-	-	2.4 (1-3)	2.8
Peso de frutos por infrutescencia (kg)	3.49 (1.3-6.2)	5.8	-	9.5	-	3 (1-7.5)	-
Frutos presentes por infrutescencia	2730 (576-5952)	3438	-	6892	-	2673 (877-4424)	1748
Frutos producidos (inferidos)	4310 (954-8140)	-	-	-	-	-	-
Número de raquillas por infrutescencia	127 (93-163)	-	-	-	120	-	-
Flores pistiladas por infrutescencia	45894 (23.8-69.7 k)	-	-	-	36850	-	-
Flores pistiladas por raquilla	370 (189-455)	-	-	-	-	-	133
Eficiencia productividad (%)	9.2 (2.8-14.1)	-	-	-	-	-	-
Diámetro del fruto (cm)	1.45 (1.2-1.6)	-	-	-	-	-	1.15
Peso del fruto (g)	1.9 (0.6-2.4)	-	-	1.5	-	1.14	1.1
Porcentaje de pulpa por fruto (%)	40.5 (31.9-58.1)	-	-	-	-	-	-
Potencial de producción (por periodo productivo)							
Número de frutos por hectárea	481016	-	-	-	-	-	120401
Peso de frutos por hectárea (kg)	907.4	2100	-	-	-	450	132

NPP= net primary productivity. Datos obtenidos de Robinson et al.¹⁵⁹

4.4 Microtopografía

La distribución de *E. precatoria* dentro de la parcela ubicada en humedal permanentemente inundado mostró un patrón altamente significativo de ocurrencia asociado a lugares altos y menos inundados del terreno. Svenning ¹⁶⁰ registró un comportamiento similar en el Parque Nacional Yasuní, donde al comparar parcelas inundadas y de tierra firme con *E. precatoria*, a pesar de que fue más abundante en sitios generalmente inundados, mostró una preferencia por los lugares más elevados del terreno. Este comportamiento se ha reportado en otros bosques tropicales donde ciertas especies tanto de árboles como palmas, adaptadas a ambientes inundados, se concentran en sitios elevados ^{161,162}. Una posible explicación a este patrón es que, en ambientes inundados existen mejores condiciones óxicas y una mejor disponibilidad de nutrientes en los montículos, lo que puede conducir a ventajas competitivas y favorecer la supervivencia y las tasas de crecimiento a largo plazo ¹⁶¹. Minick et al. ¹⁶³ demostró que los sitios elevados en un humedal al presentar mayores niveles de respiración del suelo y actividad enzimática impulsa grandes tasas de ciclos de carbono y nutrientes en comparación con los sitios anegados, lo cual que puede favorecer en la supervivencia de las plántulas que germinaron en estos sitios. También es importante considerar seriamente la posibilidad de que este patrón de agregación en zonas altas se deba en parte a la alta probabilidad de germinación de individuos cerca de una planta madre como ya se había discutido anteriormente. Este factor podría afectar la validez del modelo estadístico ya que la dependencia entre individuos conllevaría una correlación espacial, la cual no pudo ser evaluada en este estudio. Sin embargo, un estudio de distribución espacial en Brasil confirmó estadísticamente que *E. precatoria* tiene un patrón agregado ¹⁶⁴, y del mismo modo otros estudios han evidenciado el mismo patrón en especies hermanas como *E. edulis* y *E. oleracea* ^{165,166}.

En ecosistemas estacionalmente inundados algunas especies de palmas no pueden germinar en ambientes anóxicos, por lo que aprovechan cuando caen en sitios favorables o esperan a que baje el nivel freático ¹⁶⁷. En base a lo anterior se puede deducir que en un humedal permanentemente inundado y donde hay poca variación de la capa freática, las semillas de *E. precatoria* que caen en los sitios mejor drenados tiene mayor probabilidad de germinación. Myers R. ¹⁶⁸ demostró que la germinación de las semillas de una especie

de palma de pantano como *Raphia taedigera* Mart., es inhibida por periodos prolongados de inundación. De hecho, la mayoría de las especies características de los bosques inundados estacionalmente no pueden germinar bajo una columna de agua de más de unos pocos centímetros ¹⁶⁹. Considerando este antecedente, es recomendable realizar experimentos de germinación de *E. precatória* con el fin de evaluar este comportamiento en ambientes permanentemente inundados como el de este estudio. Este representa un aspecto fundamental en proyectos de restauración de ecosistemas que presentan esta especie y sobre todo si serán destinados al aprovechamiento. Es importante tener en cuenta el comportamiento germinativo antes discutido en la planificación de los sitios de siembra para asegurar un buen porcentaje de germinación y sobrevivencia de las plántulas, de modo que en el futuro la disponibilidad del recurso sea abundante.

En este estudio no se evidenció relación entre la distribución microtopográfica de individuos de *E. precatória* con la productividad de frutos. Otros estudios han encontrado que en bosques inundados la producción de frutos en esta especie es mayor comparada con bosques de tierra firme ^{34,73}. Sin embargo, en estos estudios la disponibilidad de agua en el suelo en los ecosistemas comparados es completamente distinta. En cambio, en el presente estudio, la diferencia máxima entre el punto menos y más inundado, apenas fue de un metro, lo que probablemente no fue suficiente para influir en la productividad de *E. precatória*. La mayor producción de infrutescencias que se ha registrado en poblaciones de esta especie en ambientes inundados, comparado con aquellas presentes en suelos bien drenados, puede deberse a la mayor disponibilidad de agua ya que esta especie está adaptada a las condiciones de inundación ¹⁷⁰. La ausencia de algún comportamiento relativo a la productividad en el resultado de este trabajo se debe probablemente al reducido número de individuos reproductivos en el área de la parcela y la gran variación entre ellos. De todas formas, también es recomendable evaluar otras variables respectivas a la productividad que pudieran tener más sensibilidad ante la inundabilidad.

V. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

En este estudio, se reporta una baja densidad de individuos de la especie sean o no reproductivos, comparada a otros estudios en la cuenca. Sin embargo, la distribución de clases de tamaño muestra que hay un número mayor de individuos en las clases juveniles con respecto al de adultos indicando que la población es estable.

El ciclo reproductivo a nivel poblacional fue anual, indicando que éste es el comportamiento de la especie; y estacional donde la fenofases de floración ocurre entre mayo y septiembre con pico sincrónico en julio y la fructificación ocurre entre octubre y abril con un pico de frutos maduros en enero, los cuales se relacionaron a los periodos más y menos lluviosos de cada año respectivamente. La sincronía de la fructificación específicamente se traduce en una oferta abundante y estacional del recurso, lo cual es probable que ecológicamente responda a los beneficios de los dispersores. Esta sincronía ya establece un avance para la planificación de cosechas, y posteriormente su comportamiento en el mercado en función de su abundancia. Así como su consideración para establecer estrategias de manejo postcosecha como procesar el producto para su conservación y venta de forma regular a lo largo del año con el fin de evitar la variación de los precios.

La productividad de frutos por unidad de superficie en cada ciclo reproductivo supera los niveles de productividad de otros lugares de la cuenca amazónica donde este recurso es enormemente aprovechado. Por lo tanto, la especie tiene el potencial de ser aprovechada y competir con otros sitios altamente productivos, siempre y cuando se implementen técnicas adecuadas de manejo centradas en conservar las poblaciones actuales y aumentar las densidades de individuos reproductivos. Algunas de estas técnicas para mejorar la productividad consisten en conservar del flujo hidrológico de estos ecosistemas inundados, preservar las poblaciones de polinizadores locales, cuidar los individuos jóvenes y restaurar las poblaciones degradadas.

El grado de inundabilidad a pequeña escala dependiente de la microtopografía en un pantano, es un factor determinante en la distribución de *E. precatória*, ya que la ocurrencia de los individuos en este tipo de ambiente está mayormente relacionada a lugares elevados. Este factor por tanto es una consideración a tomar en cuenta en la planificación del manejo de esta especie, especialmente en prácticas de reforestación o cultivos en

bosques inundados o pantanos, donde se recomienda ubicar las plántulas o intentar germinar semillas en los lugares más altos del terreno, con el fin de asegurar la probabilidad de supervivencia de las plantas.

A través de este estudio se ha avanzado en el conocimiento de *E. precatoria* en Ecuador, ya que se conoce que presenta una producción anual, con un pico de frutos relacionado a la temperatura, una alta productividad de frutos por unidad de área, y la preferencia de la especie por ubicarse en las partes más altas de ambientes inundados. Sin embargo, quedan varios aspectos que deben ser resueltos para poder dar mejores lineamientos de manejo.

Se requiere llevar a cabo registros fenológicos en otras poblaciones tanto en humedales como en tierra firme, y estudiar los patrones de asociación entre *E. precatoria* tanto con los polinizadores, como con los dispersores de semillas para considerar esta relación en el manejo y la gestión del recurso. De este modo se podrá comprender mejor la realidad del comportamiento fenológico de esta especie a nivel regional y saber cómo los factores tanto abióticos como bióticos afectan los patrones de floración y fructificación, evaluando su influencia en el tiempo de ocurrencia de los eventos fenológicos entre ambientes contrastantes. Del mismo modo es necesario realizar estudios de dinámica de población y modelar distintos escenarios de extracción con el fin de establecer cuotas óptimas de cosecha que permitan un aprovechamiento sostenible del recurso. Por otra parte, es recomendable la realización de estudios bromatológicos y evaluaciones de la capacidad antioxidante para comparar posibles diferencias en el valor nutricional de los frutos de esta región con otras partes de la Amazonía. Por último y no menos importante, es indispensable registrar los conocimientos acerca de *E. precatoria* y sus usos en las comunidades indígenas de la Amazonía ecuatoriana. Complementar esta información sería de gran utilidad para mejorar cualquier programa de aprovechamiento y manejo que se realice a partir de la línea base de información obtenida del presente trabajo.

REFERENCIAS

1. Govaerts R, Dransfield J, Zona SF, Hodel DR, Henderson A. World checklist of Arecaceae. Richmond, UK: facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew See <http://wcsp.science.kew.org> Retrieved June. 2015;
2. Weigned M, Balslev H, Pedersen D, Gruezmacher M, Mittelbach M, Millan B, et al. Comercialización de productos de palmas nativas: estado general y tendencias futuras. Cosecha Palmas en el Noroeste Suramérica Bases Científicas Para Su Manejo Conserv; Balslev, H, Macia, M, Navarrete, H, Eds. 2015;103-74.
3. Pedersen HB, Balslev H. Palmas utiles: especies ecuatorianas para agroforestería y extractivismo. Editorial Abya Yala; 1993.
4. Pintaud J-C, Galeano G, Balslev H, Bernal R, Borchsenius F, Ferreira E, et al. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. Revista peruana de biología. 2008;15:7-30.
5. Valencia R, Montúfar R (edit), Navarrete H (edit), Balslev H (Edit). Palmas ecuatorianas: biología y uso sostenible. Herbario QCA de la PUCE; 2013.
6. Henderson A. The palms of the Amazon. Oxford University Press; 1995.
7. Balslev H (Edit), Macía MJ, Navarrete H (edit). Progresos y logros alcanzados en cinco años de estudio de las palmas. Cosecha Palmas en el Noroeste Suramérica Bases Científicas Para Su Manejo Conserv; Balslev, H, Macia, M, Navarrete, H, Eds. 2015;7-12.
8. Balslev H, Kahn F, Millan B, Svenning J-C, Kristiansen T, Borchsenius F, et al. Species diversity and growth forms in tropical American palm communities. The Botanical Review. 2011;77(4):381-425.
9. Galeano G. Forest use at the Pacific Coast of Chocó, Colômbia: a quantitative approach. Economic Botany. 2000;54(3):358-76.
10. Brokamp G, Valderrama N, Mittelbach M, Barfod AS, Weigend M. Trade in palm products in north-western South America. The Botanical Review. 2011;77(4):571-606.
11. Macía MJ. Multiplicity in palm uses by the Huaorani of Amazonian Ecuador. Botanical Journal of the Linnean Society. 2004;144(2):149-59.
12. Castillo YM, Lares M, Hernandez MS. Caracterización bromatológica y fisicoquímica del fruto amazónico Asái (Euterpe precatoria Mart). Vitae. 2012;19(1):S309-11.
13. Dávila Guerrero EJ, Merino Zegarra C, Mejía Carhuanca KM, García De Sotero DE, Sauvain M, Sotero Solís VE. Caracterización química de tres palmeras del género Attalea. Revista de la Sociedad Química del Perú. 2011;77(3):218-24.
14. Asmussen CB, Dransfield J, Deickmann V, Barfod AS, Pintaud J-C, Baker WJ. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. Botanical Journal of the Linnean Society. 2006;151(1):15-38.

15. Kang J, Thakali KM, Xie C, Kondo M, Tong Y, Ou B, et al. Bioactivities of açáí (*Euterpe precatoria* Mart.) fruit pulp, superior antioxidant and anti-inflammatory properties to *Euterpe oleracea* Mart. *Food Chemistry*. 2012;133(3):671-7.
16. Macía MJ, Armesilla PJ, Cámara-Leret R, Paniagua-Zambrana N, Villalba S, Balslev H, et al. Palm uses in northwestern South America: a quantitative review. *The Botanical Review*. 2011;77(4):462-570.
17. Henderson A, Galeano G. *Euterpe*, *Prestoea*, and *Neonicholsonia* (Palmae). *Flora Neotropica*. 1996;1-89.
18. Pintaud JC, Montúfar R, Anthelme F, José M. *Patrones genéticos y ecológicos de las palmas: La influencia humana*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador; 2015.
19. Isaza Aranguren C, Galeano G, Bernal R. MANEJO ACTUAL DEL ASAÍ (*Euterpe precatoria* Mart.) PARA LA PRODUCCIÓN DE FRUTOS EN EL SUR DE LA AMAZONIA COLOMBIANA Management of asaí (*Euterpe precatoria* Mart.) for fruit production in southern Colombian Amazonia Título corto: Manejo de asaí en la Amazoni. *Colombia Forestal*. 2014;17(1).
20. Ter Steege H, Pitman NC, Sabatier D, Baraloto C, Salomão RP, Guevara JE, et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*. 2013;342(6156).
21. Isaza C. Asaí (*Euterpe precatoria*). En: *Cosechar sin destruir Aprovechamiento Sostenible de Palmas Colombianas*. Bogotá: Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.; 2013. p. 47-53.
22. Bussmann RW, Zambrana NYP. Facing global markets-usage changes in Western Amazonian plants: the example of *Euterpe precatoria* Mart. and *E. oleracea* Mart. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2012;81(4).
23. Paniagua-Zambrana N, Bussmann RW, Macía MJ. The socioeconomic context of the use of *Euterpe precatoria* Mart. and *E. oleracea* Mart. in Bolivia and Peru. *Journal of ethnobiology and ethnomedicine*. 2017;13(1):32.
24. Bernal R, Torres C, García N, Isaza C, Navarro J, Vallejo MI, et al. Palm management in south america. *The Botanical Review*. 2011;77(4):607-46.
25. Bernal R, Torres C, García N, Isaza C, Navarro J, Vallejo MI, et al. Sostenibilidad de la cosecha de palmas. *Cosecha Palmas en el Noroeste Suramérica Bases Científicas Para Su Manejo Conserv*; Balslev, H, Macía, M, Navarrete, H, Eds. 2015;131-212.
26. Galeano G, Bernal R, Figueroa Y. Plan de conservación, manejo y uso sostenible de las palmas de Colombia. Bogotá: Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible y Universidad Nacional de Colombia. 2015;27-38.
27. Castaño-Arboleda N, Cárdenas D, Rodríguez EO. *Ecología, aprovechamiento y manejo sostenible de nueve especies de plantas del departamento del Amazonas, generadoras de productos maderables y no maderables*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas" SINCHI"; 2007.
28. Coomes OT. A century of rain forest use in western Amazonia: lessons for extraction-based conservation of tropical forest resources. *Forest & Conservation History*. 1995;39(3):108-20.

29. Stanley D, Voeks R, Short L. Is non-timber forest product harvest sustainable in the less developed world? A systematic review of the recent economic and ecological literature. *Ethnobiology and Conservation*. 2012;1.
30. Von Gadow K, Pukkala T, Tomé M. Sustainable forest management. Vol. 1. Springer Science & Business Media; 2012.
31. Newton AC. Conservation of tree species through sustainable use: how can it be achieved in practice? *Oryx*. 2008;42(2):195-205.
32. De Beer JH, McDermott MJ. The economic value of non-timber forest products in Southeast Asia: with emphasis on Indonesia, Malaysia and Thailand. *The economic value of non-timber forest products in Southeast Asia: with emphasis on Indonesia, Malaysia and Thailand*. 1989;
33. Laboratorio de Cambio Global. Estación Meteorológica Ikiam. Universidad Regional Amazónica Ikiam, Napo, Ecuador; 2020.
34. Rocha E. Potencial ecológico para o manejo de frutos de açazeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) em áreas extrativistas no Acre, Brasil. *Acta amazónica*. 2004;34(2):237-50.
35. Cifuentes L, Moreno F, Andrés Arango D. Comportamiento fenológico de *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó biogeográfico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. junio de 2013;84(2):591-9.
36. Mandle L, Ticktin T. Interactions among fire, grazing, harvest and abiotic conditions shape palm demographic responses to disturbance. *Journal of Ecology*. 2012;100(4):997-1008.
37. Vallejo MI, Galeano G, Bernal R, Zuidema PA. The fate of populations of *Euterpe oleracea* harvested for palm heart in Colombia. *Forest ecology and management*. 2014;318:274-84.
38. República de Bolivia. Norma Técnica para Aprovechamiento Comercial Sostenible de Recursos Forestales No Maderables en Bosques y Tierras Forestales Naturales. Resolución ministerial 22. 2006;
39. García N, Galeano G, Bernal R. Demography of *Astrocaryum malybo* H. Karst. (Arecaceae) in Colombia, recommendations for its management and conservation. *Colombia forestal*. 2017;20(2):107-17.
40. Galeano G, Bernal R, Isaza C, Navarro J, García N, Vallejo MI, et al. Evaluación de la sostenibilidad del manejo de palmas. *Ecología en Bolivia*. 2010;45(3):85-101.
41. Hall P, Bawa K. Methods to assess the impact of extraction of non-timber tropical forest products on plant populations. *Economic botany*. 1993;47(3):234-47.
42. Peters CM. Sustainable harvest of non-timber plant resources in tropical moist forest: an ecological primer. Biodiversity support program Washington, DC; 1994.
43. Peters CM. The ecology and management of non-timber forest resources. The World Bank; 1996.
44. Vallejo M. Impacto de la cosecha de palmito sobre la estructura y dinámica poblacional de *Euterpe oleracea* en la Costa Pacífica colombiana. Tesis de doctorado, Universidad Nacional de Colombia; 2013.

45. Lieth H. Phenology and seasonality modeling. Vol. 8. Springer Science & Business Media; 2013.
46. Williams L, Meave J. Patrones fenológicos. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales* Eds M Guariguata, G Catan Edición LUR Cartago, Costa Rica p. 2002;408-31.
47. Morellato LPC, Talora DC, Takahasi A, Bencke CC, Romera EC, Zipparro VB. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study 1. *Biotropica*. 2000;32(4b):811-23.
48. Genini J, Galetti M, Morellato LPC. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora-morphology, distribution, functional ecology of plants*. 2009;204(2):131-145.
49. Cabrera WH, Wallace R. Densidad y distribución espacial de palmeras arborescentes en un bosque preandino-amazónico de Bolivia. *Ecología en Bolivia*. 2007;42(2):121-35.
50. Peres CA. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*. 1994;285-94.
51. Adriánzén MU, Martínez MP, Trujillo RT, Hartley AZ. Fenología de palmeras arborescentes nativas de Madre De Dios-Perú. *Intropica: Revista del Instituto de Investigaciones Tropicales*. 2014;9(1):60-74.
52. Castro ER, Galetti M, Morellato LPC. Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. *Australian Journal of Botany*. 2007;55(7):725-35.
53. Garcia VA, Barbedo CJ. Phenology of *Bactris gasipaes* Kunth, *Euterpe edulis* Mart. e *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman in the Vale do Ribeira, São Paulo State, Brazil. *Hoehnea*. 2016;43(1):135-49.
54. Núñez LA, Bernal R, Knudsen JT. Diurnal palm pollination by mystropine beetles: is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution*. 2005;254(3-4):149-71.
55. Miller C. Fruit production of the unguahua palm (*Oenocarpus bataua* subsp. *bataua*, Arecaceae) in an indigenous managed reserve. *Economic Botany*. 2002;56(2):165.
56. Peñuela MC, Bustillos-Lema M, Álvarez-Solas S, Núñez-Avellaneda LA. Reproductive phenology variation of the multiple inflorescence-palm tree *Wettinia maynensis* in relation to climate, in a Piedmont forest in western Amazonia. *Trees*. 2019;33(3):867-76.
57. Malhi Y, Metcalfe DB, Silva-Espejo JE, Jimenez E, Navarrete D, Almeida S, et al. Above-and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. 2009;
58. Malhi Y, Aragao LEO, Metcalfe DB, Paiva R, Quesada CA, Almeida S, et al. Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. *Global Change Biology*. 2009;15(5):1255-74.
59. Quesada CA, Phillips OL, Schwarz M, Czimczik CI, Baker TR, Patiño S, et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*. 2012;9(6):2203-46.

60. Malhi Y, Baker TR, Phillips OL, Almeida S, Alvarez E, Arroyo L, et al. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global change biology*. 2004;10(5):563-91.
61. Baker TR, Phillips OL, Malhi Y, Almeida S, Arroyo L, Di Fiore A, et al. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*. 2004;359(1443):353-65.
62. Räsänen M, Neller R, Salo J, Jungner H. Recent and ancient fluvial deposition systems in the Amazonian foreland basin, Peru. *Geological Magazine*. 1992;129(3):293-306.
63. Hoorn C, Wesselingh FP, Ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, et al. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *science*. 2010;330(6006):927-31.
64. VILLAR JCE, Ronchail J, LAVADO W, CARRANZA J, Cochonneau G, DE OLIVEIRA E, et al. Variabilidad espacio-temporal de las lluvias en la cuenca amazónica y su relación con la variabilidad hidrológica regional. Un enfoque particular sobre la región andina Spatio-temporal rainfall variability in the Amazon basin and its relationship to regional hydrological variability. A particular focus in the Andean region. *Revista Peruana Geo-Atmosférica*. 2010;2:99-130.
65. Montufar R, Pintaud J-C. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian terra firme palm communities. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2006;151(1):127-40.
66. Cifuentes L, Moreno F, Arango DA. Fenología reproductiva y productividad de *Oenocarpus bataua* (Mart.) en bosques inundables del Chocó Biogeográfico, Colombia. *Biota Neotropica*. 2010;10(4):101-9.
67. Galeano G. Cosechar sin destruir Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de ...; 2013.
68. CYMERYS M, SHANLEY P, Vogt N, Brondízio E. Açai (euterpe oleracea Mart). Frutíferas e plantas úteis na vida amazônica S I: Cifor. 2005;163-70.
69. NOGUEIRA O, FIGUEIRÊDO F, MÜLLER A. Sistema de Produção do Açai, Embrapa Amazônia Oriental, Sistemas de Produção. 2005;
70. Xavier LNB, Oliveira E de A, Oliveira A de. Extrativismo e manejo do açai: atrativo amazônico favorecendo a economia regional. XIII Encontro Latino Americano de Iniciação Científica e IX Encontro Latino Americano de Pós-Graduação João Pessoa: Universidade do Vale do Paraíba Brasil. 2011;
71. Santos AB. A produção de frutos de açai (Euterpe oleracea M.) em Limoeiro do Ajuru, Pará: desafios e oportunidades para a ação coletiva de comercialização. 2018;
72. de Sousa PC, de Andrade VMS. POTENCIALIDADE NA PRODUÇÃO DE EUTERPE OLERACEA MART (AÇAÍ) EM COMUNIDADES TRADICIONAIS NA AMAZÔNIA. 2018;
73. Velarde V. MJ, Moraes R. M. Densidad de individuos adultos y producción de frutos del asaí (Euterpe precatoria, Arecaceae) en Riberalta, Bolivia. *Ecología en Bolivia*. 2008;43(2):99-110.

74. Castro SY. Asaí (Euterpe precatoria): Cadena de valor en el sur de la región amazónica. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-Sinchi; 2015.
75. Svenning J-C. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*. 2001;67(1):1-53.
76. Bendix J, Hupp CR. Hydrological and geomorphological impacts on riparian plant communities. *Hydrological processes*. 2000;14(16 - 17):2977-90.
77. Van Der Valk AG. Water-level fluctuations in North American prairie wetlands. *Hydrobiologia*. 2005;539(1):171-88.
78. Elozegi A, Díez J, Mutz M. Effects of hydromorphological integrity on biodiversity and functioning of river ecosystems. *Hydrobiologia*. 2010;657(1):199-215.
79. McLaughlin DL, Cohen MJ. Realizing ecosystem services: wetland hydrologic function along a gradient of ecosystem condition. *Ecological Applications*. 2013;23(7):1619-31.
80. Stonian D. What goes up must come down: the economy of palm-heart (Euterpe precatoria Mart.) in the northern Bolivian Amazon. Forest products, livelihoods and conservation—case studies of non—timber forest product systems. 2004;111-34.
81. Zuidema PA. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. 2000.
82. Stoian D. Shifts in forest product extraction: the post-rubber era in the Bolivian Amazon. *International Tree Crops Journal*. 2000;10(4):277-97.
83. Stoian D. Todo lo que sube tiene que bajar: la economía del palmito (Euterpe precatoria Mart.) en el norte amazónico de Bolivia. Productos forestales, medios de subsistencia y conservación: Estudios de caso sobre sistemas de manejo de productos forestales no maderables. 2004;3:117-40.
84. Hofmann K. Die palmherzen industrie in nordost Bolivien. The palm heart industry in northeast Bolivia. [Master's Thesis.]. [German]: Fribrugo University; 1997.
85. Isaza C, Bernal R, Galeano G, Martorell C. Demography of Euterpe precatoria and Mauritia flexuosa in the Amazon: application of integral projection models for their harvest. *Biotropica*. 2017;49(5):653-64.
86. Rocha E. Aspectos ecológicos e sócio-econômicos do manejo de Euterpe precatoria Mart.(Açaí) em áreas extrativistas no Acre, Brasil. Universidade de São Paulo; 2002.
87. Bernal R, Torres C, García N, Isaza C, Navarro J, Vallejo MI, et al. Palm management in south america. *The Botanical Review*. 2011;77(4):607-46.
88. Cámara-Leret R, Paniagua-Zambrana N, Balslev H, Macía MJ. Ethnobotanical knowledge is vastly under-documented in northwestern South America. *PLoS One*. 2014;9(1):e85794.
89. Costa JA. Metodologia para Manejo da Espécie "Açaí"(Euterpe precatoria): um modelo para conservação da biodiversidade e incremento de renda em áreas extrativistas. Rio Branco: Pesacre/Sefe. 2001;

90. de Sousa L, Jardim MAG. Sobrevivência e Mortalidade de Plantas de Açazeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) Cultivadas em Capoeira no Nordeste Paraense. *Revista Brasileira de Biociências*. 2007;5(S1):255-7.
91. Cunha AS, Vitorino MI, Gonçalves Jardim MA, Leão de Sousa AM, Quaresma AC, Gomes de Oliveira F, et al. Analysis of the establishment of seedlings of açai (*Euterpe Oleracea* Mart.) In the understory of a forest of amazon floodplain. *Earth Interactions*. 2013;17(9):1-11.
92. Fadini RF, Fleury M, Donatti CI, Galetti M. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. *acta oecologica*. 2009;35(2):188-96.
93. Avalos G, Fernández Otárola M, Engeln JT. Successional stage, fragmentation and exposure to extraction influence the population structure of *Euterpe precatoria* (Arecaceae). *Revista de biologia tropical*. 2013;61(3):1415-24.
94. Otárola MF, Avalos G. Demographic variation across successional stages and their effects on the population dynamics of the neotropical palm *Euterpe precatoria*. *American journal of botany*. 2014;101(6):1023-8.
95. Galeano G, Bernal R. *Palmas de Colombia: guía de campo*. 2010.
96. Endress BA, Gorchoff DL, Noble RB. Non - timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological applications*. 2004;14(4):1139-53.
97. Sá D, Scariot A, Ferreira JB. Effects of ecological and anthropogenic factors on population demography of the harvested *Butia capitata* palm in the Brazilian Cerrado. *Biodiversity and Conservation*. 2020;29(5):1571-88.
98. Gama MAM da. Estudo comparativo da biologia reprodutiva de *Euterpe oleracea* Martius e *Euterpe precatoria* Martius (Arecaceae), na região de Manaus-AM. 2004;
99. Raupp SV. Distribuição, abundância e fenologia reprodutiva de palmeiras em uma floresta de terra firme da Amazônia Central. 2010;
100. de JESUS LR, OLIVEIRA M. Monitoramento fenológico do açai-do-amazonas (*Euterpe precatoria* Mart.) nas condições de Belém, PA. En: Embrapa Amazônia Oriental-Artigo em anais de congresso (ALICE). In: SEMINÁRIO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA, 18.; SEMINÁRIO DE PÓS-GRADUAÇÃO DA ...; 2014.
101. Baltazar Ramos VI, Sandoval Aquino EA, Toledo Ruiz MV. Investigación aplicada para el estudio del Acaí como cultivo alternativo en beneficio de las comunidades nativas de la selva baja del Perú. 2018;
102. Matos CBE, Sampaio P, Rivas AA, Matos JC, Hodges DG. Economic profile of two species of Genus der *Euterpe*, producers of açai fruits, from the Pará and Amazonas States-Brazil. *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology*. 2017;2(4):238858.
103. Kvist LP, Andersen MK, HESSELSØE M, Vanclay JK. Estimating use-values and relative importance of Amazonian flood plain trees and forests to local inhabitants. *The Commonwealth Forestry Review*. 1995;293-300.
104. Moraes R. *Flora de palmeras de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Carrera de Biología ...; 2004.

105. Ellin A. Pressing açai for answers. *New York Times*. 2009;11.
106. Roque-Marca N, Poma A, Larrea-Alcázar DM. Evaluación del potencial productivo de asaí nativo (*Euterpe precatoria*) en cinco comunidades de la Reserva Nacional de Vida Silvestre Amazónica Manuripi, Pando (Bolivia). Asociación Boliviana para la Investigación y Conservación de Ecosistemas Andino-Amazónicos (ACEAA), La Paz, Bolivia. 2016;
107. El Universo. Deportista apostó por el açai y lo trajo al Ecuador. 12 de junio de 2018; Disponible en: <https://www.eluniverso.com/noticias/2018/06/12/nota/6806273/deportista-aposto-acai-trajo-ecuador>
108. van der Hoek Y, Solas SÁ, Peñuela MC. The palm *Mauritia flexuosa*, a keystone plant resource on multiple fronts. *Biodiversity and Conservation*. 2019;28(3):539-51.
109. Löwenberg-neto P. Neotropical region: a shapefile of Morrone's (2014) biogeographical regionalisation. 2014;(May):2-3.
110. Ministerio del Ambiente del Ecuador. Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. 2013;
111. Peñuela MC, Urrego LE, Tello M. Estructura y diversidad de dos bosques de *Mauritia flexuosa* (moretales) de diferente hidrología en la Amazonía ecuatoriana. Memorias: XII Congreso Latinoamericano de Botánica: 21-28 octubre 2018. En Quito-Ecuador.: Instituto Tecnológico de Santo Domingo.; 2018. p. 438.
112. Velarde MJE, Moraes M. Características morfológicas en la producción de frutos de asaí (*Euterpe precatoria*, *Arecaceae*): Elementos indispensables para el control de calidad. 2008;
113. López-Rosas H, Moreno-Casasola P. Invader versus natives: effects of hydroperiod on competition between hydrophytes in a tropical freshwater marsh. *Basic and Applied Ecology*. 2012;13(1):40-9.
114. Agostinelli C, Lund U. R package 'circular': Circular Statistics (version 0.4-7). URL <https://r-forge.r-project.org/projects/circular>. 2013;
115. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing [Internet]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2020. Disponible en: <https://www.R-project.org/>
116. BENCKE CS, MORELLATO LPC. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Brazilian Journal of Botany*. 2002;25(3):269-75.
117. Lopes E, Soares-Filho B, Souza F, Rajão R, Merry F, Ribeiro SC. Mapping the socio-ecology of Non Timber Forest Products (NTFP) extraction in the Brazilian Amazon: The case of açai (*Euterpe precatoria* Mart) in Acre. *Landscape and Urban Planning*. 2019;188:110-7.
118. de Andrade Miranda IP, Marques Barbosa E, Rabelo A, Ferreira Santiago F. Palmas de comunidades ribereñas como recurso sustentable en la Amazonía brasileña. *Revista Peruana de Biología*. 2008;15:115-20.

119. Carpio G, Argote AP, Cruz JS. Los usos del asaí: aprovechamiento en comunidades de la Reserva Manuripi; diagnóstico y propuesta. PIEB; 2010.
120. Brum HD, Souza AF. Flood disturbance and shade stress shape the population structure of açai palm *Euterpe precatoria*, the most abundant Amazon species. *Botany*. 2020;98(3):147-60.
121. Easterling MR, Ellner SP, Dixon PM. Size - specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology*. 2000;81(3):694-708.
122. Condit R, Sukumar R, Hubbell SP, Foster RB. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist*. 1998;152(4):495-509.
123. Elzinga CL, Salzer DW, Willoughby JW, Gibbs JP. Monitoring plant and animal populations: a handbook for field biologists. John Wiley & Sons; 2009.
124. Arias J. Oferta de productos forestales maderables y no maderables con potencial económico en un bosque de tierra firme de la Amazonia colombiana. Trabajo de Grado de Maestría Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia, Colombia. 2005;
125. Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*. 1994;141-59.
126. Kuchmeister H, Silberbauer--gottsberger I. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Systematics and Evolution*. 1997;206:71-97.
127. Talora DC, Morellato LPC. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Brazilian Journal of Botany*. 2000;23(1):13-26.
128. Bencke CC, Morellato LPC. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Brazilian Journal of Botany*. 2002;25(2):237-48.
129. Calvi GP, Piña-Rodrigues FC. Fenologia e produção de sementes de *Euterpe edulis*-Mart em trecho de floresta de altitude no Município de Miguel Pereira-RJ. *Revista Universidade Rural*. 2005;25(1):33-40.
130. García A. Fenología reproductiva de tres especies de palmas amazónicas en el centro de formación El Trueno. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-Sinchi; 2011. (Proyecto: Investigación, innovación y alternativas tecnológicas de Aprovechamiento sostenible de los recursos naturales).
131. Sakai S, Momose K, Yumoto T, Nagamitsu T, Nagamasu H, Hamid AA, et al. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *American journal of botany*. 1999;86(10):1414-36.
132. Ghazoul J. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of ecology*. 2006;295-304.

133. Cabrera WH, Wallace R. Patrones fenológicos de ocho especies de palmeras en un bosque amazónico de Bolivia phenological patterns of eight palm species in an amazon forest of Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 2013;(21).
134. Dominguez CA, Dirzo R. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: Variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology*. 1995;9(2):204-16.
135. Méndez M, Díaz A. Flowering dynamics in *Arum italicum* (Araceae): relative role of inflorescence traits, flowering synchrony, and pollination context on fruit initiation. *American Journal of Botany*. 2001;88(10):1774-80.
136. Sun H-Q, Alexandersson R, Ge S. Positive effects of flower abundance and synchronous flowering on pollination success, and pollinia dispersal in rewardless *Changnienia amoena* (Orchidaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 2010;99(3):477-88.
137. Wheelwright NT, Orians GH. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *The American Naturalist*. 1982;119(3):402-13.
138. Curran LM, Leighton M. Vertebrate responses to spatiotemporal variation in seed production of mast - fruiting Dipterocarpaceae. *Ecological Monographs*. 2000;70(1):101-28.
139. Williams L, Meave J. Patrones fenológicos. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales* Eds M Guariguata, G Catan Edición LUR Cartago, Costa Rica p. 2002;408-31.
140. Zubieta R, Saavedra M, Espinoza JC, Ronchail J, Sulca J, Drapeau G, et al. Assessing precipitation concentration in the Amazon basin from different satellite - based data sets. *International Journal of Climatology*. 2019;39(7):3171-87.
141. Schöngart J, Piedade MTF, Ludwigshausen S, Horna V, Worbes M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*. 2002;581-97.
142. Sório VF, Damasceno-Junior GA, Parolin P. Dispersal of palm seeds (*Bactris glaucescens* Drude) by the fish *Piaractus mesopotamicus* in the Brazilian Pantanal. *Ecotropica*. 2014;20(1/2):75-82.
143. Moraes M, Sarmiento J. Contribución al estudio de biología reproductiva de una especie de *bactris* (palmae) en el bosque de galería. *Bulletin de l'Institut français d'études andines* (Depto Beni, Bolivia). 1992;21(2):685-98.
144. De Steven D, Windsor DM, Putz FE, de Leon B. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*. 1987;342-56.
145. Martín S, Quesada M. Phenology, Sexual Expression, and Reproductive Success of the Rare Neotropical Palm *Geonoma epetiolata* 1. *Biotropica*. 2001;33(4):596-605.
146. Mantovani A, Morellato LPC. Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral do palmito. *Euterpe edulis* Martius (palmito): biologia, conservação e manejo Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. 2000;

147. Rosa L, Castellani T, Reis A. Biologia reprodutiva de *Butia capitata* (Martius) Beccari var. *odorata* (Palmae) na região de restinga do município de Laguna, SC. *Revista Brasileira de Botânica*. 1998;21:131-42.
148. Galetti M. Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. *Ecotropica*. 1999;5:115-22.
149. Hays DB, Do JH, Mason RE, Morgan G, Finlayson SA. Heat stress induced ethylene production in developing wheat grains induces kernel abortion and increased maturation in a susceptible cultivar. *Plant Science*. 2007;172(6):1113-23.
150. Weixin C, Meixia S, Zhengyong W. Studies on physiology and technology of ripening in banana. *Journal of South China Agricultural University (China)*. 1993;
151. Watkins CB. Ethylene synthesis, mode of action, consequences and control. Fruit quality and its biological basis. 2002;180-224.
152. Borchert R. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. En: *Potential impacts of climate change on tropical forest ecosystems*. Springer; 1998. p. 241-53.
153. Jardim MAG, Kageyama PY. Fenologia de floração e frutificação em população natural de açazeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) no estuário amazônico. *IPEF*. 1994;47:62-5.
154. Rathcke B, Lacey EP. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual review of ecology and systematics*. 1985;16(1):179-214.
155. Stanton M, Young HJ, Ellstrand NC, Clegg JM. Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental populations of wild radish, *Raphanus sativus* L. *Evolution*. 1991;45(2):268-80.
156. Eckhart VM. Spatio-temporal variation in abundance and variation in foraging behavior of the pollinators of gynodioecious *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Oikos*. 1992;573-86.
157. Borchert R, Rivera G. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiology*. 2001;21(4):213-21.
158. Moreira A. Fertilidade, matéria orgânica e substâncias húmicas em solos antropogênicos da Amazônia Ocidental. *Bragantia*. 2007;66(2):307-15.
159. Robinson NP, Allred BW, Smith WK, Jones MO, Moreno A, Erickson TA, et al. Terrestrial primary production for the conterminous United States derived from Landsat 30 m and MODIS 250 m. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. 2018;4(3):264-80.
160. Svenning J-C. Microhabitat specialization in a species - rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology*. 1999;87(1):55-65.
161. Lampela M, Jauhiainen J, Kämäri I, Koskinen M, Tanhuanpää T, Valkeapää A, et al. Ground surface microtopography and vegetation patterns in a tropical peat swamp forest. *Catena*. 2016;139:127-36.
162. Souza AF, Martins FR. Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. *Ecological Research*. 2004;19(5):521-32.

163. Minick KJ, Kelley AM, Miao G, Li X, Noormets A, Mitra B, et al. Microtopography alters hydrology, phenol oxidase activity and nutrient availability in organic soils of a coastal freshwater forested wetland. *Wetlands*. 2019;39(2):263-73.
164. Cochev JS, Rossi AAB, Rodrigues A de S, Zortea KÉM, Neves SMA da S. Dinâmica espaço-temporal da paisagem e estrutura populacional de *Euterpe precatoria* Mart. em fragmento florestal no município mato-grossense de Alta Floresta, Brasil. *Ciência Florestal*. 2019;29(3):1398-414.
165. de Matos Bentes-Gama M, Scolforo JRS, Gama JRV. POTENCIAL PRODUTIVO DE MADEIRA E PALMITO DE UMA FLORESTA SECUNDÁRIA DE VÁRZEA BAIXA NO ESTUÁRIO AMAZÔNICO1. *Revista Árvore*. 2002;26(3):311-9.
166. Oliveira KF de, Fisch STV, Duarte J de S, Danelli MF, Martins LF da S, Joly CA. Estrutura e distribuição espacial de populações de palmeiras em diferentes altitudes na Serra do Mar, Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Rodriguésia*. 2014;65(4):1043-55.
167. Gomes PB, Válio IFM, Martins FR. Germination of *Geonoma brevispatha* (Arecaceae) in laboratory and its relation to the palm spatial distribution in a swamp forest. *Aquatic botany*. 2006;85(1):16-20.
168. Myers RL. Germinación de semillas y supervivencia de plántulas en pantanos dominados por yolillo *Raphia taedigera* (Arecaceae) en las Llanuras de Tortuguero, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 2013;61(1):47-66.
169. De Souza AF, De Andrade ACS, Ramos FN, Loureiro MB. Ecophysiology and morphology of seed germination of the neotropical lowland tree *Genipa americana* (Rubiaceae). *Journal of Tropical Ecology*. 1999;667-80.
170. Moreno LR, Moreno OI. Colecciones de las palmeras de Bolivia. *Palmae–Arecaceae Editorial FAN*, Santa Cruz de La Sierra, Bolivia. 2006;