



PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Estructura poblacional, productividad y fenología floral  
de *Phytelephas aequatorialis* (tagua)  
en la costa ecuatoriana.

Disertación previa a la obtención del título de licenciada  
en Ciencias Biológicas

JANICE MARÍA JÁCOME ANDRADE

Quito, 2013

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Janice María Jácome Andrade ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

PhD. Rommel Montúfar

Director de Disertación

Quito, 20 de Mayo de 2013

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Janice María Jácome Andrade ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Ph.D. Rommel Montúfar

Director de Disertación

Quito, 20 de Mayo de 2013

***A mi familia y amigos,  
a todos aquellos que caminaron junto a mí.***

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres, Mónica y Gustavo, por haber comprendido y apoyado cada uno de mis pasos en este camino que apenas comienza; agradezco sus consejos y regaños. A mis hermanos, Hugo y María José, por incentivar siempre la culminación de este proyecto, por darme una mano y una palabra certera en el momento que lo necesité. A mis abuelos maternos Hugo y Saady, que consienten cada una de mis locuras, que me despedían muy temprano en la mañana y me recibían al caer el sol, después del recorrido diario desde los sitios de estudio hasta mi ciudad, Chone. Gracias a todos ellos por haber sido parte de alguna de tantas agotadoras, mas divertidas jornadas en el campo. Agradezco a mi abuela materna, Gloria, a mis tíos y tías, primos y primas y demás familiares que mostraron siempre su cariño hacia mí y su interés por mi trabajo.

A mis amigas, Tanita, Andre, Anita, Gaby, Mery, Vane, Luz, Stephy; todas ellas compañeras de clase, no sólo de biología, sino de muchas áreas de la vida. Gracias por las risas, las conversaciones, la amistad. Un agradecimiento especial a aquellas personas que colaboraron en otras áreas del estudio, como economía, geografía, antropología; un millón de gracias por la ayuda, la fuerza transmitida y los desvelos.

Un agradecimiento especial al Ph.D. Rommel Montúfar, director de disertación, por haberme brindado la oportunidad de involucrarme en éste y otros proyectos relacionados a las palmeras. A los científicos del proyecto FP7-PALMS de la

Unión Europea, por sus consejos y colaboración. Agradezco al Dr. Hugo Navarrete y al Lic. Álvaro Pérez, por su paciencia e interés en la lectura de mi disertación escrita, por sus correcciones y sugerencias al contenido de la misma, por sus aportes y gran conocimiento en el área de investigación en que este proyecto de tesis se desenvuelve.

Gracias a los propietarios de los terrenos en donde desarrollé la fase de campo, por su amabilidad y colaboración desinteresada. A los ayudantes de campo, por su dedicación, experiencia y sabiduría en torno a los ambientes estudiados.

A todas y cada una de las personas quienes de una u otra forma hicieron posible esta investigación, muchas gracias.

## TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	3
3. INTRODUCCIÓN.....	5
3.1. EXTRACCIÓN DE RECURSOS FORESTALES NO MADERABLES Y SU IMPORTANCIA EN LA CONSERVACIÓN.....	5
3.2. CASO DE ESTUDIO: <i>Phytelephas aequatorialis</i> .....	7
3.2.1. DESCRIPCIÓN BOTÁNICA.....	7
3.2.2. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA.....	8
3.2.3. ECOLOGÍA.....	9
3.2.4. USOS.....	11
3.2.5. MERCADO DE LOS PRODUCTOS DERIVADOS.....	12
3.2.5.1. La Tagua.....	12
3.2.5.2. El cade.....	13
3.2.6. SITUACIÓN ACTUAL DE MANEJO DEL RECURSO.....	14
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
4.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	17
4.2. NIVELES DE PRECIPITACIÓN.....	18
4.3. ESTRUCTURA POBLACIONAL.....	19
4.4. PRODUCCIÓN DE HOJAS.....	20
4.4.1. APROVECHAMIENTO DEL RECURSO: CADE.....	21
4.5. ESTIMACIÓN DEL CRECIMIENTO ANUAL DE LA PLANTA.....	21

4.6. MONITOREO DE BROTES FOLIARES.....	22
4.7. PÉRDIDA FOLIAR.....	22
4.8. PRODUCCIÓN DE SEMILLAS.....	22
4.9. FENOLOGÍA FLORAL.....	23
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	27
5.1. NIVELES DE PRECIPITACIÓN.....	27
5.2. ESTRUCTURA POBLACIONAL.....	28
5.2.1. CANUTO (PASTIZAL).....	28
5.2.2. JUNÍN (BOSQUE SECUNDARIO EN RECUPERACIÓN).....	30
5.3. PRODUCCIÓN DE HOJAS.....	32
5.3.1. APROVECHAMIENTO DEL RECURSO: CADE.....	35
5.4. ESTIMACIÓN DEL CRECIMIENTO ANUAL DE LA PLANTA.....	37
5.5. MONITOREO DE BROTES FOLIARES.....	40
5.6. PÉRDIDA FOLIAR.....	41
5.7. PRODUCCIÓN DE SEMILLAS.....	42
5.8. FENOLOGÍA FLORAL.....	45
6. CONCLUSIONES.....	50
7. LITERATURA CITADA.....	52
8. FIGURAS.....	64
9. TABLAS.....	83
10. ANEXOS.....	91

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio.....	64
Figura 2. Individuos mapeados en la localidad de Canuto.....	65
Figura 3. Individuos mapeados en la localidad de Junín.....	66
Figura 4. Brote foliar (cogollo).....	67
Figura 5. Tallo de <i>Phytelephas aequatorialis</i> .....	68
Figura 6. Estructuras florales masculinas y femeninas.....	69
Figura 7. Niveles mensuales de precipitación en la localidad de Canuto durante el período julio de 2011 a julio de 2012.....	70
Figura 8. Niveles mensuales de precipitación en la localidad de Junín durante el período julio de 2011 a julio de 2012.....	71
Figura 9. Niveles mensuales de precipitación en la ciudad de Portoviejo durante el período julio de 2011 a julio de 2012.....	72
Figura 10. (A) Estructura poblacional y (B) Proporción de sexos en Canuto.....	73
Figura 11. (A) Estructura poblacional y (B) Proporción de sexos en Junín.....	74
Figura 12. Número de hojas producidas en (A) Canuto y (B) Junín, de julio de 2011 a julio de 2012.....	75
Figura 13. Comparación del ritmo de crecimiento de machos y hembras entre las localidades estudiadas.....	76
Figura 14. Número de hojas muertas en (A) Canuto y (B) Junín, de julio de 2011 a julio de 2012.....	77
Figura 15. Número de brotes florales femeninos en (A) Canuto y (B) Junín, de septiembre de 2011 a julio de 2012.....	78

Figura 16. Número de inflorescencias femeninas frescas en (A) Canuto y (B) Junín, de septiembre de 2011 a julio de 2012.....	79
Figura 17. Número de apéndices florales masculinos en (A) Canuto y (B) Junín, de septiembre de 2011 a julio de 2012.....	80
Figura 18. Número de infrutescencias producidas en (A) Canuto y (B) Junín, de julio de 2011 a julio de 2012.....	81
Figura 19. Número de infrutescencias abiertas en (A) Canuto y (B) Junín, de julio de 2011 a julio de 2012.....	82

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Estructura poblacional en Canuto.....	83
Tabla 2. Estructura poblacional en Junín.....	84
Tabla 3. Comparación de la producción de hojas entre las localidades estudiadas.....	85
Tabla 4. Crecimiento de brotes foliares (cogollos) en hembras y machos en Canuto.....	86
Tabla 5. Crecimiento de brotes foliares (cogollos) en hembras y machos en Junín.....	87
Tabla 6. Comparación de la producción de brotes florales e inflorescencias femeninas frescas entre las localidades estudiadas.....	88
Tabla 7. Comparación de la reposición de infrutescencias (pérdidas y ganancias) entre las localidades estudiadas.....	89
Tabla 8. Comparación de la duración de fenofases entre las localidades estudiadas.....	90

## LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Individuos adultos en la localidad de Canuto.....	91
Anexo 2. Individuos juveniles en la localidad de Junín.....	92
Anexo 3. Localidades estudiadas: (A) Canuto y (B) Junín.....	93
Anexo 4. Principales recursos derivados de <i>Phytelephas aequatorialis</i> :	
(A) un techo elaborado con cade y (B) semillas secas de tagua.....	94

## 1. RESUMEN

Durante un año se estudiaron 2 poblaciones de *Phytelephas aequatorialis* (tagua) en la provincia de Manabí. En la población de Canuto, ubicada sobre un pastizal, los individuos están sometidos a la cosecha regular de hojas (cade) y semillas (tagua o marfil vegetal); mientras que la población de Junín forma parte de un bosque secundario en recuperación, cosechado esporádicamente. La estructura poblacional en Canuto se restringe a la presencia de plántulas y juveniles pequeños (0–1 m de altura) y adultos de categorías superiores (tronco de 4–8 m de alto); en cambio en Junín la población es más estable, aunque no cuenta con estadíos como juveniles de categorías superiores y subadultos.

En ambas localidades la estación lluviosa se presentó desde enero hasta mayo de 2012. Sin embargo, no se encontró sincronía entre los niveles de precipitación y los de productividad. Los individuos de Canuto fueron más productivos en cuanto a hojas y semillas. En ambas localidades los machos fueron más productivos que las hembras en cuanto a hojas. Se determinó que el ritmo de crecimiento de las palmas en Canuto es más acelerado que en Junín y que en ambas localidades los machos crecen más rápido que las hembras. El desarrollo de una infrutescencia requiere de ~3 años en ambos sitios.

Para los campesinos de la zona, la venta de cade es más rentable que la de tagua, pues se cosecha anualmente y se aprovechan las hembras y los machos. El nivel de comercialización del cade es local y regional, en tanto que el de la

tagua es nacional e internacional y en los últimos años ha recobrado importancia en lo que a comercio exterior se refiere. Es importante que se generen y que se dé cumplimiento a normativas de regulación de mercado y de aprovechamiento de recursos forestales no maderables; de igual manera, que se manejen adecuadamente los actuales terrenos de cosecha, sobre todo permitiendo la regeneración natural de las poblaciones de esta especie, endémica del Ecuador occidental.

**Palabras clave:** bosque secundario, cade, Ecuador, fenología, pastizal, *Phytelephas aequatorialis*, productividad, tagua.

## 2. ABSTRACT

Two populations of *Phytelephas aequatorialis* (vegetable ivory palm) were studied in Manabí province during a year. In the Canuto population, located in a pastureland, leaves (cade) and seeds (tagua or vegetable ivory) are harvested regularly; the Junín population is located in a secondary forest in recovery, where palms are harvested sporadically. Population structure in Canuto is restricted to the presence of seedlings and little juveniles (0–1 m height) and older adults (stem of 4–8 m height); while in Junín the population is more stable, although there are not older juveniles and subadults.

In both localities the rainy season occurred from January to May 2012. Moreover, there was not synchrony between precipitation and productivity levels. Canuto individuals were more productive in terms of leaves and seeds. In both localities males were more productive than females in terms of leaves. Canuto palms, in average, grew faster than those of Junín. Also, in both localities, males grew faster than females. The infructescence development requires ~3 years in both sites.

For the zone farmers, cade sale is more profitable than tagua sale, because they can harvest males and females every year. Commercialization level of cade is local and regional, while that of tagua is national and international and has recovered commercial importance in the international market in the last years. It is important to generate and to comply with market and exploitation of non-timber forest resources regulations; also, to develop a correct management of actual

harvest sites, principally permitting the natural regeneration of the populations of this species, endemic to western Ecuador.

**Key words:** cade, Ecuador, pastureland, phenology, *Phytelephas aequatorialis*, productivity, secondary forest, tagua.

### 3. INTRODUCCIÓN

#### 3.1. EXTRACCIÓN DE RECURSOS FORESTALES NO MADERABLES Y SU IMPORTANCIA EN LA CONSERVACIÓN

La extracción de recursos forestales no maderables ha sido considerada como una alternativa de conservación de los ecosistemas en América Latina (Freckleton *et al.*, 2003) y regiones tropicales a nivel mundial; ya que esta actividad, realizada de manera responsable y no exhaustiva, puede ser una opción sustentable a través del tiempo. Sin embargo, los productos extraídos de bosques tropicales han sufrido fuertes presiones comerciales, que conllevan un costo ecológico difícil de cuantificar (Uma *et al.*, 2004).

Existe debate a cerca de las bondades y desventajas del extractivismo. Por un lado se han establecido costos ambientales directos, como la declinación de la abundancia del recurso, cambios en la demografía y dinámica poblacional o variación en los regímenes de precipitación a nivel local (Olmsted & Álvarez, 1995). Sin embargo, existen también costos indirectos, tales como desbalances en la cadena alimenticia y varios ciclos ecológicos, reducción del flujo génico, cuellos de botella génicos (Uma *et al.*, 2004). A nivel de comunidades humanas se pueden citar varios conflictos relacionados, como la pérdida del conocimiento etnobotánico (Pinard & Putz, 1992), la inequidad en la cadena de valor de los productos (en la cual se van a ver beneficiados los comerciantes finales, mientras que los primeros eslabones apenas subsisten con los ingresos generados), la

falta de incentivos y capacitación para que los cultivadores o propietarios de las tierras practiquen un mejor manejo de los recursos. Existe además el riesgo inminente de que la demanda exceda la capacidad de producción y, en consecuencia, que se merme progresivamente el recurso, antes de lograr la estabilización de los mercados y la regulación del marco legal en torno al aprovechamiento de los recursos (Uma *et al.*, 2004).

Por otro lado existe la idea de que el extractivismo, aplicado adecuadamente, puede ser una alternativa a la protección de bosques naturales, promoviendo el cultivo de plantas nativas y tornando a los bosques en sistemas agroforestales de baja productividad; de esta manera las especies se protegen, al ser mantenidas en un estado seminatural, en lugar de recurrir a la tala de bosques. Además se incrementará la diversidad de plantas nativas y se facilitará la domesticación de nuevas especies (Borgtoft-Pedersen, 1992).

Las palmas constituyen uno de los grupos vegetales de mayor utilidad para las poblaciones locales (Borgtoft-Pedersen & Skov, 2001), principalmente en regiones tropicales (Byg & Balslev, 2006). Sin embargo, en el país, su aplicabilidad como modelos extractivistas ha sido pobremente explotada (Borgtoft-Pedersen & Balslev, 1992). En Ecuador el extractivismo de muchos productos forestales no maderables ha tenido más importancia económica a escala local, que nacional o internacional, pues representa para varias poblaciones rurales la mayor fuente de ingresos económicos (Kvist *et al.*, 2006); como ejemplos se pueden citar las hojas

de cade o la fibra de mocora. Por otro lado la tagua y la paja toquilla son ejemplos de productos con importancia comercial en el mercado exterior.

Debido a la inequidad existente en la cadena de valor de los productos mencionados, ya sean éstos comercializados a nivel local, regional, nacional o internacional, los esfuerzos en relación a este tema deben orientarse hacia una mejora de las ganancias de las personas involucradas en el extractivismo de los recursos, o hacia la exploración de fuentes alternativas de ingresos. Es indispensable además el intercambio de conocimientos, con la finalidad de generar una conciencia de conservación del recurso en todos los actores relacionados a esta actividad comercial. Y, principalmente, la generación de políticas gubernamentales y marcos legales claros e idóneos, que se encaminen a lograr una correcta utilización de las tierras (Southgate *et al.*, 1996).

### **3.2. CASO DE ESTUDIO: *Phytelephas aequatorialis***

#### **3.2.1. DESCRIPCIÓN BOTÁNICA**

*Phytelephas aequatorialis* Spruce (tagua) es una palmera dioica solitaria. Tiene un tallo de hasta 10 m de altura y de 20–30 cm de diámetro, con la presencia de remanentes foliares. Corona con 8–20 hojas (6–8 m de largo, con 200–300 pinas de cada lado, dispuestas en grupos y orientadas en varios planos) (Barfod, 1991). Inflorescencia masculina en espiga y péndula, de 1–2.5 m de largo y 10–20 cm de diámetro, con 300–500 flores de color crema o amarillo (Dransfield & Uhl, 2008).

Inflorescencia femenina erecta, de ~40 cm de largo, con 15–20 flores de ~20 cm de largo. Infrutescencia esférica de ~30 cm de diámetro, 8–15 kg, de consistencia compacta y con proyecciones cónicas de ~1 cm, con ~10–30 frutos cónicos, cada uno de los cuales alberga 5–7 semillas de ~5 cm de largo (Borchsenius *et al.*, 1998).

### 3.2.2. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

*Phytelephas aequatorialis* es endémica del litoral y las regiones tropicales y subtropicales de las estribaciones occidentales de Ecuador, encontrándose tanto en bosques deciduos y semideciduos, como premontanos y montanos, hasta 1500 msnm. Se distribuye en las provincias de Esmeraldas, Manabí, Guayas, Santa Elena, Los Ríos, El Oro, Loja, Santo Domingo de los Tsáchilas, Pichincha, Imbabura, Cañar, Azuay, Bolívar, Cotopaxi, Chimborazo (Borchsenius *et al.*, 1998; Kvist *et al.*, 2006). Probablemente su distribución se extienda también a la provincia del Carchi (en la frontera con Esmeraldas) (Sørensen, 2012).

Se desconoce la existencia de la especie en Perú, país en el que posiblemente habite la región tumbesina, fronteriza con Ecuador. Por otra parte, es muy probable que se encuentre en la región del Chocó colombiano, también fronteriza con Ecuador, mas no se tienen datos que confirmen esta idea.

### 3.2.3. ECOLOGÍA

A pesar de la importancia económica de esta especie como recurso forestal no maderable, poco se conoce sobre su ecología. Se destaca la falta de conocimiento sobre interacciones con otros organismos, así como el ciclo fenológico de la palma. El tema más estudiado ha sido la polinización y el desarrollo floral en varias especies de la subfamilia, así como las interacciones con insectos (Barfod, 1991). En el caso de *P. aequatorialis* se ha estudiado la relación con poblaciones de *Rhodnius* y los posibles riesgos que la infestación y ocupación de la palmera por parte de los insectos conllevarían para la población humana (Abad *et al.*, 2005). Otro aspecto de interés ha sido la predación de semillas de Phytelphantoideae por parte de varias especies de crisomélidos (Johnson *et al.*, 1995). Se ha estudiado la predación de semillas de *P. aequatorialis* por parte de *Caryoborus chiriquensis*; el ataque de estos crisomélidos fue registrado para poblaciones de palmeras ubicadas en las estribaciones de los Andes occidentales ecuatorianos, no así para poblaciones de la costa (Borgtoft-Pedersen, 1995).

Un estudio importante constituye el realizado por Velásquez-Runk en 1998 en la provincia de Esmeraldas, en el que se determinó, en cuanto a demografía, que en sitios muy inundables hay una menor población de juveniles en comparación con sitios poco inundables, ya que las inundaciones impiden que las plántulas se establezcan.

Estudios demográficos de varias especies de palmas evidencian, en poblaciones naturales, un alto número de estadíos juveniles superiores (individuos no reproductivos con hábito en roseta); en zonas alteradas la falta de estos estadíos limita, por consecuencia, la regeneración natural. En terrenos no intervenidos se han registrado proporciones de 1.5:1 adultos por cada subadulto (Velásquez-Runk, 1998); la misma proporción se registra en *Phytelephas seemannii* en cuanto a número de adultos por cada juvenil (Bernal, 1998).

En áreas naturales la proporción esperada de sexos (femenino : masculino) es de 1:1. Sin embargo, se pueden presentar variaciones muy drásticas, sobre todo en poblaciones manejadas, de acuerdo al uso que se dé al recurso (Bernal *et al.*, 2011). Si se cosechan las hojas es común la preferencia por los machos, pues se piensa que son más productivos en ese sentido; se prefieren a las hembras si las personas se dedican al comercio de la tagua. En muchas poblaciones se aprovechan ambos recursos, por lo que la proporción de sexos se acerca al valor esperado.

Durante la época seca hay un mayor número de semillas disponibles, debido a que la hojarasca es más abundante y ayuda a esconder las semillas; además, durante el verano se abren más infrutescencias. La germinación alcanza también niveles más altos en comparación con la época lluviosa. Se estima que el periodo de dormancia puede demorar más de 2 años (Barfod, 1991), por lo que el reclutamiento de semillas podría estar relacionado al cambio en el potencial del agua después de la época lluviosa, cuando las semillas han tenido el tiempo

suficiente de dormancia. En sitios inundables los niveles de germinación más bajos se deben a que el cambio de potencial es mínimo. En cuanto a productividad, tanto de hojas como de infrutescencias, no se registran diferencias estacionales, aún así, las zonas inundables se ven afectadas negativamente en comparación a las secas (Velásquez-Runk, 1998).

#### 3.2.4. USOS

Tradicionalmente *Phytelephas aequatorialis* ha tenido varios usos entre las poblaciones humanas. El mesocarpio de los frutos y la inflorescencia masculina son consumidos por animales y humanos; las personas consumen el mesocarpio crudo o tostado y, en cuanto a la inflorescencia, en ocasiones se introduce una porción de la espiga o de la bráctea en la leche, hasta obtener un perfume y sabor ligeramente distintos. Además la gente se alimenta ocasionalmente del palmito y, con más regularidad, del endospermo inmaduro. El endospermo maduro y endurecido constituye la tagua, recurso de mayor utilidad y materia prima para la fabricación de múltiples productos, tales como las animelas de tagua (base para la fabricación de botones), joyería y artesanías. Los desperdicios generados a partir del trabajo con tagua se emplean para la elaboración de balanceados, combustible o a manera de lastre sobre las vías (Koziol & Borgtoft-Pedersen, 1993). Las hojas de esta especie, localmente denominadas “cade”, son comúnmente comercializadas en las regiones rurales del litoral y se emplean para el techado de viviendas.

### 3.2.5. MERCADO DE LOS PRODUCTOS DERIVADOS

#### 3.2.5.1. La Tagua

A finales del siglo XIX la tagua constituyó el segundo producto de exportación del país (Koziol & Borgtoft-Pedersen, 1993), después del cacao (Acosta-Solís, 1948). La curva de producción tuvo su mayor pico en 1929, cuando se exportaron 25 000 toneladas por ingresos totales de 15 000 000 USD (cantidad equivalente al año 2006) (Borchsenius & Moraes, 2006). A pesar de que la industria decayó después de la segunda guerra mundial, ésta no desapareció por completo (Barfod *et al.*, 1990).

Actualmente el mercado de la tagua es de gran interés debido a su recuperación y dinamismo creciente durante los últimos años. En términos de exportaciones totales de tagua en el año 2007 se recaudaron 11 373 060 USD, registrándose un incremento de 13% con respecto al 2006. Sin embargo, para el año 2008 sólo se registraron ingresos por 7 628 140 USD. Entre 2004 y 2008 los principales destinos de exportación fueron: Italia con 34% del material exportado, Hong Kong (20%), China (10%), España (10%), Estados Unidos (5%), Corea del Sur (5%), Japón (4%), Portugal (3%) y otros países (9%) (CORPEI, 2009).

Para el caso de América Latina, Brasil, Chile, México y Venezuela son los países que brindan mejores oportunidades comerciales para productos elaborados de tagua. Varios países compran la materia prima y elaboran el producto terminado,

tal es el caso de China y la India, grandes potencias comerciales en la actualidad, y que pueden representar un riesgo para los productores ecuatorianos (Cañarte & Proaño, 2002).

Entre 2003 y 2007 89% del material exportado correspondió a formas (animelas) para botones, esbozos y demás partes de botones de plástico o de tagua (primer rubro), 6% a botones de tagua (segundo rubro) y 5% a manufacturas moldeadas o talladas de materias vegetales o minerales (tercer rubro) (CORPEI, 2009). En 2012 se exportaron 787.70 toneladas del primer rubro, generando 7 693.11 USD (FOB - Free On Board); 3.61 toneladas del segundo rubro, correspondientes a 27.25 USD (FOB), y 118.59 toneladas del tercer rubro, generando ingresos por 1004.64 USD (FOB) (Banco Central del Ecuador, 2013).

#### 3.2.5.2. El cade

La actividad comercial relacionada a la cosecha de cade ha sido pobremente estudiada en Ecuador. A nivel local y regional tiene mucha importancia y genera una alta demanda por parte de los usuarios (Brokamp *et al.*, 2011). Generalmente la cosecha se realiza cada año o bajo pedido y se obtienen 8–13 hojas por planta. Se toma en cuenta la vigencia de la luna menguante para la cosecha; pues las personas afirman que si las hojas se cortan en otra época del año, el techo de cade se apolilla al poco tiempo de instalarse. Un techo de cade puede durar 5–6 años, dependiendo del clima y el mantenimiento que se dé a la estructura. Al año 2012 el ciento de hojas o ramas (equivalente a 200 tapas o mitades longitudinales

de las hojas) tuvo un precio de ~35 USD. Se necesitan alrededor de 5 ramas (10 tapas) para cubrir 1 m<sup>2</sup> de techo. El precio se incrementa cada año y varía de acuerdo a la calidad del material y la época del año; durante el invierno la actividad merma, debido a dificultades para el secado y transporte de las hojas, así como para la instalación de los techados.

El tratamiento que se da a las hojas, una vez cosechadas, consiste en cortar el peciolo, desechar la parte central y más robusta del raquis, con lo que se obtienen 2 tapas, cada una de las cuales es doblada, de tal manera que se obtiene una pieza de 1 m de largo; la unidad de comercialización es el ciento, constituido por 4 o 5 fardos de 25 y 20 piezas, respectivamente. Las tapas son apiladas y secadas al sol o a la sombra, en sitios libres de humedad. Las hojas se venden cuando su color ha cambiado parcialmente de verde a café, pues al mantenerse fresca una pequeña porción de las hojas, no se vuelven tan quebradizas y la instalación del techado se torna más sencilla.

### 3.2.6. SITUACIÓN ACTUAL DE MANEJO DEL RECURSO

La agroforestería es un sistema adoptado en los trópicos desde la antigüedad, pero que actualmente no se aplica con idoneidad. Tras 150 años de extractivismo de *Phytelephas aequatorialis* y su uso en agroforestería, la cosecha e industrialización de sus productos derivados ha pasado de ser una actividad de subsistencia, a una comercial e incluso destructiva. La palma de tagua ha sido empleada como componente arbóreo en sistemas silvopastoriles y agroforestales,

mismos que manejados adecuadamente podrían ser una alternativa a la recuperación de los ecosistemas (Borgtoft-Pedersen & Balslev, 1992).

La zona en la que se realizó el estudio ha sido, tradicionalmente, productora de recursos derivados de *P. aequatorialis* y tiene un gran potencial para el aprovechamiento de estos recursos, debido a la creciente demanda del marfil vegetal a nivel nacional e internacional y, en menor medida, a la demanda que el cade genera a nivel local y provincial. A pesar de esto no existen estudios que permitan tener una noción del estado de conservación de las poblaciones, sobre todo en la provincia de Manabí.

Varias son las razones que promueven la realización de este estudio, entre las que se pueden citar: la falta de información sobre la ecología de *Phytelephas aequatorialis*, la necesidad de un comercio más justo para los primeros eslabones de la cadena de valor de sus productos derivados, la ausencia de regulaciones claras para evitar la sobreexplotación, la necesidad de conocer el estado actual de conservación de las poblaciones. Toda esta información será de importancia para la elaboración de planes de manejo sustentables y que se adapten a la realidad de todos los actores involucrados.

Por consiguiente este trabajo de tesis tuvo, como objetivo general, aportar al conocimiento de la ecología de *Phytelephas aequatorialis* a través del estudio de la fenología floral y el nivel de producción de sus recursos derivados (cade y tagua) en distintos ambientes. Los objetivos específicos fueron: a) estudiar la

estructura poblacional de *P. aequatorialis* en ambientes con distinto nivel de disturbio humano, b) describir la productividad de estructuras vegetativas y reproductivas y los beneficios económicos generados y c) estudiar el impacto del disturbio humano en la fenología de la especie.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Se estudiaron 2 poblaciones ubicadas en la provincia de Manabí (Figura 1), categorizadas como bosque seco tropical (Holdridge *et al.*, 1971). La primera población fue establecida en la parroquia Canuto del cantón Chone (00°49'18" S 80°08'43" W) (Figura 2) y la segunda en la localidad Balsa Tumbada, cantón Junín (00°56'20" S 80°14'24" W) (Figura 3).

La población de Canuto se ubica sobre un pastizal, a 37 msnm. El terreno es plano y comprende una cuadrícula de 72 x 72 m (5184 m<sup>2</sup>), dividida en 9 subcuadrantes de 24 x 24 m (576 m<sup>2</sup>). En este sitio el ganado ingresa con regularidad a pastar. No existe un sistema de riego. Las hojas de cade se cosechan anualmente. Las semillas de tagua se recogen al caer al suelo. El terreno se encuentra libre de maleza y hojarasca; existe predominancia de pasto sobre cultivos. El área de estudio está delimitada por sistemas agroforestales y guaduales, donde también hay palmas de tagua. El terreno, y las palmas en general, se exponen a una alta incidencia de luz solar; en una escala de 1–5, siendo 5 la exposición total a la luz solar, el área tiene una categoría 4.5. Las palmas adultas, en general, tienen baja cobertura de plantas epífitas, lianas y hongos en sus troncos y coronas.

La población de Balsa Tumbada se ubica sobre una colina con pendiente de 38.68°, en un bosque secundario en recuperación. El punto más bajo se

encuentra a 93 msnm y el más alto a 123 msnm. El terreno comprende un rectángulo de 96 x 48 m (4608 m<sup>2</sup>), distribuido en 8 cuadrantes de 24 x 24 m (576 m<sup>2</sup>). Desde hace una década aproximadamente se ha permitido la recuperación del tagual en el lugar. No existe un sistema de riego. Las hojas de cade no se cosechan con regularidad; lo mismo sucede con las semillas. La incidencia de luz solar es limitada (categoría 2.5); el terreno presenta maleza y hojarasca. Los troncos de muchas de las palmas están cubiertos, ya sea parcial o totalmente, por hongos, líquenes y remanentes de hojas; los troncos y las coronas presentan lianas y helechos. En el terreno se encuentran unas pocas matas de cacao y café, que se cultivaban antes de la recuperación del bosque. El área está delimitada por sistemas agroforestales, donde se hallan varias palmas de tagua.

#### **4.2. NIVELES DE PRECIPITACIÓN**

Se obtuvieron datos mensuales de precipitación de estaciones meteorológicas cercanas, pertenecientes al INAMHI (Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología) y con un radio de acción de 10 km a la redonda. Para la localidad de Canuto se tomaron datos de la estación Chone - Universidad Católica, código M162, de tipo climatológica principal, ubicada en las coordenadas 00°42'18" S 80°06'31" W a 182 msnm. Para la localidad de Junín se tomaron datos de la estación Junín, código M462, de tipo pluviométrica, ubicada en las coordenadas 00°56'04" S 80°12'30" W a 20 msnm. Como datos complementarios se obtuvieron los niveles de precipitación de la estación Portoviejo - Universidad Técnica de Manabí, código M005, de tipo agrometeorológica, ubicada en las coordenadas

01°02'26" S 80°27'54" W a 46 msnm.

### 4.3. ESTRUCTURA POBLACIONAL

Se realizaron 6 salidas al campo, durante la primera semana de los meses de julio, septiembre y noviembre de 2011 y febrero, mayo y julio de 2012. Durante la primera salida al campo (julio de 2011) se marcaron y enumeraron todos los individuos adultos; alrededor del tronco se colocó una cinta plástica rígida de color amarillo, en la que se escribió con tinta permanente el número de identificación de cada palma. Se realizó el mapeo usando un GPS, con lo que se obtuvieron las coordenadas UTM y altitud a la que se encuentra cada individuo. Además se tomaron en cuenta las siguientes variables por individuo:

- Sexo: A la cinta de marcaje se enlazaron cintas plásticas flexibles color rosa para las hembras y azul para los machos.
- Altura: se empleó una estaca de madera para medir la altura del tronco, desde el punto más bajo de contacto con el suelo hasta el punto donde se observan los raquis de las hojas.
- Estadío: los individuos se clasificaron en 4 estadíos de adultez, teniéndose por consiguiente:

A1 (adulto 1): tronco de 0–2 m de alto, A2 (adulto 2): tronco de 2–4 m, A3 (adulto 3): tronco de 4–6 m y A4 (adulto 4): tronco de 6–8 m de alto.

Se censaron (mas no se geo referenciaron) los individuos en estadíos tempranos de crecimiento, vivos y muertos. Los individuos fueron medidos con una estaca de

madera, desde el punto más bajo de contacto con el suelo hasta la punta de la hoja más larga. Se categorizaron de la siguiente manera (tanto para individuos vivos como muertos, en grupos separados):

P (plántula): individuo de 0–0.5 m de alto, J1 (juvenil 1): individuo de 0.5–1 m, J2 (juvenil 2): individuo de 1–1.5 m, J3 (juvenil 3): individuo de 1.5–2 m, J4 (juvenil 4): individuo de 2–2.5 m, J5 (juvenil 5): individuo de 2.5–3 m y J6 (juvenil 6): individuo con altura >3 m.

Con los datos de estructura poblacional se obtuvo la proporción de sexos en cada población, así como la proporción de individuos pertenecientes a cada estadio y, en un momento histórico, la proporción de individuos jóvenes muertos.

#### **4.4. PRODUCCIÓN DE HOJAS**

Durante el primer censo se registró el número de hojas expandidas vivas y se cortaron las hojas muertas de todos los adultos. Posteriormente se marcaron los brotes foliares (cogollos); a cada uno de ellos se le enlazó una cinta plástica flexible alrededor de la base, dejando un espacio amplio para el surgimiento de nuevas hojas. Cuando hubieron 2 o 3 cogollos en la misma planta se enumeraron las cintas: la 1 se enlazó al cogollo más corto, la 2 al mediano y la 3 al más largo. Durante cada uno de los censos subsiguientes se registró el número de hojas que nacieron dentro de cada cinta (a partir de cada cogollo marcado) (Figura 4).

#### 4.4.1. APROVECHAMIENTO DEL RECURSO: CADE

Se consultó a los propietarios de los terrenos, así como a compradores y vendedores de cade de la región, en torno al comercio del producto. Se dio un valor económico a cada localidad en términos de la producción anual de hojas.

#### 4.5. ESTIMACIÓN DEL CRECIMIENTO ANUAL DE LA PLANTA

Se determinó la cantidad de cicatrices foliares en 30 individuos, 15 hembras y 15 machos en cada localidad, independientemente de la altura de la planta. Se realizó el siguiente procedimiento: se tomó una porción de 30 cm, entre 1 y 1.30 m de altura del tronco y se contó el número de marcas (puntas) en cada una de las 5 hileras verticales que cada tronco presenta; 2 marcas forman la cicatriz de una fronda, de tal manera que el número de marcas se dividió para 2 (Figura 5). En cada localidad se obtuvo un valor promedio para hembras, uno para machos y uno general, mismos que al relacionarse con sus respectivas medias de producción anual de hojas, resultaron en valores de crecimiento anual. Para aproximarse a la edad real de los individuos se tomó un valor promedio de 10 años, desde la germinación hasta el apareamiento de un tronco visible; en ambas localidades este valor se añadió a la edad estimada por medio de las cicatrices foliares.

#### **4.6. MONITOREO DE BROTES FOLIARES**

En cada localidad se monitoreó el desarrollo de 10 brotes foliares, hasta el momento de su expansión en hoja. Se marcaron 5 hembras y 5 machos en noviembre de 2011 y se realizó una única medición en febrero de 2012. En las plantas que presentaron 3 cogollos diferenciados se escogió el mediano; mientras que en las plantas que presentaron un cogollo diferenciado y 2 unificados en una misma estructura, se escogió el lóbulo más grande de la estructura unificada.

#### **4.7. PÉRDIDA FOLIAR**

Se registró el número de hojas que habían muerto en cada individuo (a partir de las hojas expandidas contabilizadas en el primer censo). Se definió como hoja muerta a aquella que se encontraba totalmente seca, incluyendo el raquis. Se obtuvieron valores totales de pérdida foliar, en el año y en cada período; así como también la media de hojas que cada planta perdió durante el año.

#### **4.8. PRODUCCIÓN DE SEMILLAS**

Durante el censo inicial se realizó el marcaje de las infrutescencias en toda las hembras; se amarraron piolas al pedúnculo de cada una de ellas. En cintas plásticas flexibles se escribieron las etiquetas, las cuales se numeraron a partir del 1 en cada individuo; las cintas se enlazaron a las piolas. En censos posteriores se identificaron las infrutescencias que liberaron tagua.

Además se registró el número de semillas en cada fruto (cono) y el número de conos en la infrutescencia. Esto se aplicó, independientemente de la planta a la que pertenecían, a todas las infrutescencias que se abrieron mientras se realizaban los censos, o varios días antes de las salidas al campo y que por ende permanecían frescas. Se recopilaron datos de 137 frutos en Canuto y 145 en Junín y de 37 infrutescencias en Canuto y 42 en Junín.

Por medio de testimonios de los propietarios de los terrenos y trabajadores de centros de acopio, se obtuvieron datos de tamaño y peso promedio de las semillas que salen a la venta y cuántas de ellas componen un quintal (unidad de venta). Estos datos, en conjunto con el número de infrutescencias abiertas y los valores promedio de número de semillas por cono y de conos por infrutescencia, permitieron obtener un número aproximado del total de semillas producidas en cada localidad durante el año, y dar una valoración económica a los terrenos, en términos de productividad de tagua.

#### **4.9. FENOLOGÍA FLORAL**

Para el caso de los machos no hubo marcaje; en cada censo se contabilizaron los brotes o inflorescencias recién abiertas. Para el caso de las hembras se establecieron 10 fenofases (Figura 6):

- Brote en perfilo (BP): estructura de color verde oscuro, plana y resistente. Aún no se observa la bráctea, misma que emergerá del perfilo.
- Brote en bráctea (BB): la bráctea, conteniendo la inflorescencia inmadura,

ha emergido. De color amarillo verdoso, conforme madura va cambiando a anaranjado. El tejido es menos resistente que el del perfilo.

- Inflorescencia fresca (IF): la bráctea se ha abierto y paulatinamente la inflorescencia, de un color amarillo pastel, se abre. Se libera néctar y un fuerte aroma, por lo que varios tipos de insectos la visitan; se da la polinización.
- Inflorescencia marchita (IM): Se da inicio a un proceso de oxidación, la coloración cambia paulatinamente a marrón oscuro.
- Inflorescencia seca (IS): El perianto y los pistilos son persistentes y se cubren de un polvo a manera de herrumbre. Los óvulos ya fecundados se comienzan a desarrollar dentro de los ovarios (no se conoce cuánto tiempo después de la floración ocurre la fecundación).
- Infrutescencia con semillas en agua (A): la infrutescencia ha aumentado de tamaño y se ha liberado parcialmente de los remanentes de perianto y pistilos. El exocarpio es de color marrón oscuro y el endospermo es líquido y bebible.
- Infrutescencia con semillas en gelatina (G): la infrutescencia aumenta de tamaño. El endospermo, aún transparente, comienza a solidificar y es comestible.
- Infrutescencia con semillas en mocoche (M): la infrutescencia aumenta de tamaño. El endospermo es más compacto y blanquecino y aún es comestible.
- Infrutescencia con semillas en tagua blanda (TB): el crecimiento de la infrutescencia al parecer ya se ha detenido, por lo que se puede apreciar el

tamaño (diámetro) final de la mocochoa o infrutescencia. La semilla ya no es comestible, sin embargo no ha alcanzado suficiente compactación.

- Infrutescencia con semillas en tagua dura hasta la caída de las mismas (TD): el exocarpio va adquiriendo una coloración ligeramente blanquecina a medida que la infrutescencia madura, lo que constituye una característica para diferenciar el nivel de madurez. El endospermo ha endurecido en su totalidad y el mesocarpio se torna esponjoso y fácilmente desprendible del exocarpio y de las semillas. Finalmente los frutos caen y liberan la tagua.

Durante el primer censo se seleccionaron al azar 20 estructuras reproductivas de cada fenofase (y durante censos posteriores en caso de no haberse encontrado las suficientes al inicio), en total 200 apéndices fueron monitoreados hasta la finalización del estudio en julio de 2012.

El marcaje consistió en etiquetar cintas plásticas flexibles con las iniciales descritas y enlazarlas a piolas que se amarraron en la base de los apéndices; las etiquetas correspondieron a la fenofase en que partió el monitoreo. Cabe notar que cuando el seguimiento del desarrollo se inició a partir de la infrutescencia (en cualquiera de sus fenofases) éstas fueron doblemente etiquetadas: con las iniciales de la fenofase y con el número de infrutescencia, este último colocado para detectar las infrutescencias abiertas y las nuevas (Ver sección 4.8). Se determinó el tiempo que demora una estructura reproductiva en cada fenofase. Se necesitaron tiempos más cortos de monitoreo para establecer la duración de algunas fenofases. En el caso de brotes o flores, en todas sus fenofases, se pudieron constatar los cambios por simple observación; mientras que a partir de la

formación de la infrutescencia, se hizo necesario realizar pequeños cortes en el exocarpio con un machete, que permitieron verificar el estado de solidificación de las semillas.

Durante censos posteriores, a partir de septiembre de 2011, se registró en todas las hembras el número de brotes, flores y nuevas infrutescencias y evidenciar así picos de producción. Las nuevas infrutescencias contabilizadas en un censo fueron marcadas con pintura de color rojo en aerosol, para que no existan solapamientos en un siguiente censo. Brotes y flores ya contabilizados no fueron marcados, pues en el siguiente censo ya se encontraban en otro estadio y no había opción a confusión.

## 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 5.1. NIVELES DE PRECIPITACIÓN

En la localidad de Canuto las lluvias fueron escasas en el período de julio a noviembre de 2011. En diciembre los niveles de pluviosidad comenzaron a incrementarse respecto a los meses anteriores, dando inicio a la temporada invernal; sin embargo, no se obtuvo un dato concreto de precipitación debido a fallas en la estación meteorológica. De enero a junio de 2012 las precipitaciones fueron abundantes, siendo el mes de febrero el de máximas lluvias (770.2 mm). En julio de 2012 hay un decrecimiento importante en los niveles de precipitación (Figura 7).

En la localidad de Balsa Tumbada las lluvias fueron nulas entre julio y noviembre de 2011. Durante diciembre de 2011 y enero de 2012 se incrementaron los niveles de pluviosidad hasta llegar a febrero y marzo, meses durante los cuales se alcanzaron los valores más altos (635.7 mm y 637.4 mm, respectivamente); se produjo un descenso en los niveles de lluvias durante abril y mayo. No se tienen datos de junio y julio debido a fallas en la estación meteorológica (Figura 8). Sin embargo, la estación meteorológica M005, ubicada en Portoviejo, reporta que en esta ciudad las lluvias fueron leves en junio y ausentes en julio. (Figura 9).

## 5.2. ESTRUCTURA POBLACIONAL

### 5.2.1. CANUTO (PASTIZAL)

La población se compone de 149 individuos, de los cuales 51 son plántulas y 30 son juveniles 1 (J1), 45 son adultos 2 (A2) y 23 son adultos 3 (A3); se evidencia la falta de varios estadios (Tabla 1; Figura 10 A).

La tercera parte de la población corresponde plántulas; a pesar de esto, es probable que estos individuos únicamente alcancen el estadio de juvenil 1 (J1). No se observan individuos pertenecientes a estadios mayores a J1 en el terreno, ya que fueron cortados junto a la maleza para la siembra de pasto. Además, el hecho de que el ganado ingrese a pastar regularmente ha hecho que muchas de las plántulas sean mutiladas y mueran; aquellas que alcancen el estadio J1 o J2 serán cortadas cuando se trabaje el terreno, lo que ha venido ocurriendo durante muchos años. La escasez de estadios de adultez es marcada, únicamente se encontraron individuos de las clases A2 y A3.

Muchas especies de palmas han sido estudiadas en términos de estructura poblacional y demografía. En Namibia, un estudio con *Hyphaene petersiana* encontró 90%–96% de individuos sin tallo, frente a 4%–10% de individuos con tallo, lo que indica que no se está permitiendo el paso hacia la madurez sexual y que los adultos están siendo eliminados a gran escala (Sullivan *et al.*, 1995). Por otro lado, en el presente estudio, el porcentaje de adultos en la población de Canuto es alto (45.6%) en relación a plántulas y juveniles (54.4%), esto se debe a la ausencia de regeneración natural. Al comparar el caso de *H. petersiana* y *P. aequatorialis*, las poblaciones de la primera especie tienen mayor probabilidad de

recuperarse, pero es indispensable que se reduzca la presión de la cosecha en los juveniles. La población de *P. aequatorialis* en Canuto ofrece un panorama diferente, pues al no permitirse el establecimiento de juveniles, no existirán individuos que reemplacen a los adultos que mueran (Borgtoft-Pedersen & Balslev, 1992).

En la localidad de Canuto los adultos se distribuyen en 38 hembras y 30 machos; la proporción de sexos F (femenino) : M (masculino) es 1.12:0.88 (Figura 10 B). Inicialmente se talaron ~10 machos debido a que se cultivarían sólo hembras para la venta de semillas de tagua; es probable que este suceso haya provocado la desviación del ratio sexual esperado de 1:1. Esta proporción igualitaria de sexos ha sido reportada por Borgtoft-Pedersen (1993) en sistemas agroforestales ubicados en tierras altas, en los que las palmas se cosechan por sus hojas y no por sus semillas. Velásquez-Runk (1998) reportó una proporción de 2:1 en ambientes naturales y de 7:1 en ambientes disturbados. La tala selectiva de los individuos en función del sexo y del recurso a aprovecharse es común (Bernal *et al.*, 2011). Estudios realizados en palmeras por Bernal (1998) con *Phytelephas seemanii*, Oyama (1990) con *Chamaedorea tepejilote*, Ataroff & Schwarzkopf (1992) con *Chamaedorea pinnatifrons* (anteriormente *C. bartlingiana*), Urrego (1987) con *Mauritia flexuosa* y Piñero *et al.* (1984) con *Astrocaryum mexicanum*, también reportan proporciones de 1:1 en ambientes naturales; de igual manera ocurre con otras especies de plantas dioicas (Amorim *et al.*, 2011; Opler & Bawa, 1978).

### 5.2.2. JUNÍN (BOSQUE SECUNDARIO EN RECUPERACIÓN)

La población se compone de 2704 individuos, distribuidos en todos los estadios establecidos. Hay una alta concentración de juveniles 1 (J1), con 1022 individuos (37.8% del total de individuos). En cuanto a las categorías de adultez los individuos pertenecen mayoritariamente a A2 (Tabla 2; Figura 11 A). A pesar de ser una población más estable que la de Canuto, no cuenta con todos los estadios de crecimiento. Probablemente en una estructura poblacional continua y completa de *P. aequatorialis*, existan varias categorías intermedias entre J6 y las plantas que ya generan tronco y éste es visible sobre el suelo. Debido a que la población se encuentra en recuperación hace una década, no se observan individuos con hábito en roseta con altura >3 m, a excepción de uno perteneciente a la categoría J6, con altura de ~5 m y todavía sin tronco.

Hay una alta proporción de juveniles 1, en comparación con otros estadios. A partir de esta categoría la cantidad de individuos comienza a decrecer conforme avanza el estadio; esta conformación de J invertida en *P. aequatorialis* ha sido observada también por Velásquez-Runk (1998), tanto en ambientes naturales como disturbados, con la diferencia de que en ambientes disturbados la cantidad de subadultos fue mínima o nula. Se ha reportado la misma conformación en otras especies de palmeras, como *Iriartea deltoidea* (González *et al.*, 2012; Anderson & Putz, 2002; Pinard, 1993), *Phytelephas seemannii* (Bernal, 1998), *Mauritia flexuosa* (Sampaio *et al.*, 2008), *Pseudophoenix sargentii* (Durán & Franco, 1992), *Euterpe oleracea* (Arango *et al.*, 2010), *Rhopalostylis sapida* (Enright & Watson, 1992), entre otras. La conformación de J invertida denota un mayor nivel de

estabilidad de la población, lo que se refleja en la estructura poblacional del bosque secundario en recuperación (Junín), en comparación al pastizal (Canuto).

En la localidad de Junín los adultos se distribuyen en 70 hembras, 98 machos y 3 individuos con sexo indefinido, siendo el ratio sexual F:M 0.84:1.16 (Figura 11 B). No se conoce de algún evento de tala selectiva en esta localidad, por lo menos hace 50 años. Aún así, la proporción de sexos se desvía de la esperada; así como también se encuentra, en la parte más alta de la colina, mayor concentración de machos respecto al resto del terreno.

Las poblaciones de plantas dioicas suelen exhibir desviaciones del ratio sexual, como resultado de la segregación espacial de sexos en relación a la disponibilidad de recursos limitados. La desviación de ratios sexuales en poblaciones de plantas dioicas ha sido estudiada en varias especies, tales como *Siparuna grandiflora* (Nicotra, 1998), *Ilex aquifolium* (Obeso *et al.*, 1998), *Silene latifolia* (Lyons *et al.*, 1994), *Silene alba* (Taylor, 1999), *Nyssa aquatica* (Shea *et al.*, 1993), *Borderea pyrenaica* (García & Antor, 1995), *Simmondsia chinensis* (Waser, 1984), *Myristica insípida* (Armstrong & Irvine, 1989), *Amaioua guianensis* (Amorim & Oliveira, 2006), entre otras. Las variaciones de ratio sexual y la segregación espacial de sexos podrían ser explicadas por un mayor costo energético de reproducción en las hembras (Lloyd & Webb, 1977; Allen & Antos, 1992; Vasiliauskas & Aarseen, 1992). Idealmente las hembras serían más abundantes en parches de terreno que brinden mejores condiciones ambientales, tales como suelos más ricos en nutrientes o zonas con mayor incidencia de luz solar (Bierzychudek & Eckhart, 1988; Dawson & Blis, 1989; Krischik & Denno,

1990).

En especies de palmeras, tales como *Lodoicea maldivica* y *Borassus aethiopum* se han observado ratios sexuales con tendencia hacia una mayor cantidad de machos. En el caso de *L. maldivica*, estudiada en un bosque tropical de Seychelles (país ubicado en el Océano Índico, al noreste de Madagascar), la desviación se atribuyó a una mayor tasa de mortalidad en las hembras (Barot & Gignoux, 1999). En cambio, en una población natural de *B. aethiopum* en una sabana húmeda de Costa de Marfil se encontró, además de la desviación en el ratio sexual, que los machos se asociaban más frecuentemente a parches de terreno ricos en nutrientes, contrario a lo esperado (Barot *et al.*, 1999).

La agrupación de machos de *P. aequatorialis* en la localidad de Junín podría responder a que la región más alta de la colina se encuentra más expuesta a la luz solar. Este caso es similar al de *B. aethiopum*, en que al contrario de lo esperado, no se observan agrupaciones de hembras en torno al recurso. Sin embargo, para poder realizar una aseveración de este tipo es necesario hacer un estudio más profundo, en términos de la fisiología de cada sexo y la existencia de parches de terreno ricos en determinado nutriente a lo largo de la historia reciente de la población.

### **5.3. PRODUCCIÓN DE HOJAS**

En Canuto (pastizal) se produjeron 592 hojas durante el año, con media anual de  $8.7 \pm 1.9$  hojas por planta (N = 68 individuos); la media anual para los machos fue

de  $9.1 \pm 2.2$  (N = 30), y de  $8.4 \pm 1.5$  (N = 38) para las hembras. En Junín (bosque secundario en recuperación) se produjeron 1097 hojas en el año, con media anual de  $6.5 \pm 1.7$  (N = 171); la media para el caso de los machos fue de  $6.9 \pm 1.9$  (N = 98) y de  $5.8 \pm 1.2$  (N = 70) para las hembras. La diferencia entre las medias de machos y hembras es mayor en Junín; no obstante, los resultados de ambos sitios apoyan la idea de que los machos son más productivos en cuanto a caña. Borgtoft-Pedersen (1993) obtuvo similares resultados en un pastizal ubicado en la Comuna Río Santiago, provincia de Esmeraldas, en donde los machos produjeron  $6.9 \pm 0.9$  hojas al año, en tanto que las hembras produjeron  $5.4 \pm 1.0$ .

Generalmente los campesinos manejan el recurso de manera diferencial, dependiendo del sexo de la planta; así, al momento de cosechar las hojas, a las hembras se les deja el cogollo y 2 hojas expandidas, mientras que a los machos sólo una hoja y el cogollo. Aseguran que a los machos se les puede cosechar todas las hojas y dejar únicamente el cogollo, y que igualmente desarrollarán hojas e inflorescencias con normalidad; mientras que si se aplica este tratamiento a las hembras, el desarrollo de las infrutescencias se retrasa o interrumpe.

En la localidad de Canuto, entre febrero (tiempo de máxima lluvia) y mayo (declive en los niveles de precipitación), así como entre mayo y julio de 2012 (cuando los niveles continúan decreciendo hasta la escasez), se alcanza la mayor productividad. Un total de 185 hojas se produjeron durante el primer período (3 meses) y de 131 en el segundo (2 meses) (Tabla 3; Figura 12 A). En Junín la máxima producción se da entre noviembre de 2011 (incremento de lluvias) y febrero de 2012 (tiempo de máximas lluvias), entre febrero y mayo de 2012

(declive en los niveles de precipitación) y entre mayo y julio de 2012 (tiempo de escasez de lluvias). Se produjeron, respectivamente, 292 hojas en un lapso 3 meses, 287 en 3 meses y 242 en 2 meses (Tabla 3; Figura 12 B). En ambas localidades la sincronía estacional con la producción de hojas es baja. Si bien es cierto, en períodos de abundancia de lluvias se alcanzan los mayores niveles de producción de hojas, en épocas de escasez de lluvias también se alcanzan niveles importantes. Velásquez-Runk (1998) encontró, tanto en ambientes naturales como disturbados, que los niveles de productividad de hojas y de infrutescencias no se vieron afectados por la estacionalidad, mas sí por el nivel de inundaciones; es decir que los ambientes “secos” fueron más productivos que los inundables, pero los niveles de productividad en cada ambiente fueron constantes durante todo el año.

En varias especies de plantas dioicas se ha estudiado la sincronía de la productividad con la época lluviosa (de Steven *et al.*, 1987). En *Zamia skinneri* por ejemplo, la producción foliar, estudiada a lo largo de 6.6 años, registró una marcada correlación con el inicio de la estación lluviosa en un bosque tropical de tierras bajas en Costa Rica (Clark & Clark, 1988). Por otro lado, en *Chamaedorea pinnatifrons* (anteriormente *C. bartlingiana*) no se detectó sincronía alguna con los 2 picos de precipitación registrados en un bosque nublado de Venezuela, tras un seguimiento de 3.5 años (Ataroff & Schwarzkopf, 1992). Ambas son especies de sotobosque, caracterizadas por la presencia de hojas de larga vida y una baja producción foliar (1–2 hojas/año en promedio), lo que se debe, principalmente, a la poca luz disponible en su hábitat.

No sucede lo mismo con *P. aequatorialis*, especie de subdosel con una producción promedio de 8 hojas/año. En las localidades estudiadas (Canuto y Junín) esta especie figura como una de las más altas. En el pastizal (Canuto) la cobertura vegetal del terreno es muy baja, por lo que la mayoría de palmas de tagua no tienen impedimento alguno en cuanto a captura de luz solar se refiere; en cambio, en el bosque secundario en recuperación (Junín), árboles de igual o mayor altura que la tagua obstaculizan en cierta medida el paso de la luz y compiten con muchas de las palmeras por el recurso. Borgtoft-Pedersen (1993) encontró una correlación significativa entre la incidencia de luz y el crecimiento de palmas de tagua en sistemas agroforestales de tierras bajas; no así en aquellos de tierras altas.

El nivel de luz solar que reciben las plantas también marca la diferencia en la calidad del cade (Borgtoft-Pedersen, 1993; Velásquez-Runk, 1998). En Canuto la alta incidencia de luz solar promueve una mayor producción foliar; a pesar de esto, las hojas son de menor tamaño. Por el contrario, en Junín, la sombra hace que se desarrollen menos hojas, pero más grandes y robustas. Las diferencias de tamaño y robustez se percibieron a simple vista; sin embargo, para estudios futuros se recomienda la medición de las hojas, así como la evaluación de la velocidad con la que éstas se desarrollan en relación al nivel de intensidad de luz.

### 5.3.1. APROVECHAMIENTO DEL RECURSO: CADE

La producción anual de cade en la localidad de Canuto (pastizal) representa ~210 USD, pues el ciento de hojas secas se vende a 35 USD. En Junín (bosque

secundario en recuperación), a pesar de que las hojas no se venden con regularidad, el ciento podría venderse a 40 USD, por lo que las ganancias corresponderían a ~440 USD. A pesar de que la media de producción anual es mayor en Canuto, la densidad de las taguas adultas en la población limita las ganancias.

En Canuto el terreno funciona principalmente para la alimentación del ganado, pero se han dejado a las palmas adultas en pie para obtener ganancias extras por medio de la venta del cade y la tagua (Bernal *et al.*, 2011). De cualquier manera, la producción decaerá a medida que los adultos mueran y si no se permite la regeneración natural de la población, en ningún caso podría darse un aumento de la productividad (Balslev, 2011). Para el dueño del terreno las ganancias económicas no se reducen al aprovechamiento de *P. aequatorialis* ni a la extensión del pastizal. Existen zonas aledañas, igualmente de su propiedad, donde la palma se encuentra formando parte de sistemas agroforestales o de guaduales; en el primer caso no se ha permitido la regeneración natural de la población, mientras que dentro del guadual, un área con densidad vegetal más alta y menor exposición al sol, existe una mayor cantidad de plántulas y juveniles.

En Junín las ganancias son mayores debido a la densidad poblacional y a que las hojas robustas son más apreciadas en el mercado local (Brokamp, 2011). Una misma superficie de techo se podría cubrir con menor cantidad de este cade, en comparación con el de Canuto, principalmente porque las pinnas son más grandes (Velásquez-Runk, 1998). Es probable también que las hojas tengan mayor cantidad de pinnas, pero esto no fue comprobado. A pesar de que este

recurso podría ser aprovechado con mejores réditos que en Canuto, la familia residente en la propiedad se dedica a la venta de frutos de la zona y únicamente vende cada bajo algún pedido esporádico. Al igual que en Canuto, existen zonas aledañas de cultivos agroforestales y guaduales con presencia de *P. aequatorialis*; en el primer caso la regeneración natural es nula, mientras que en el guadual se observan varias plántulas y juveniles.

#### 5.4. ESTIMACIÓN DEL CRECIMIENTO ANUAL DE LA PLANTA

En Canuto se contabilizaron ~27 cicatrices foliares ( $n = 30$  individuos;  $\bar{x} = 26.8 \pm 1.4$ ) en 30 cm de espacio en el tronco, es decir, 8.9 en 10 cm; debido a que la media anual de producción foliar en la población es de 8.7 hojas/año, se estimó que si 8.9 hojas representan 10 cm de crecimiento, 8.7 hojas representarían 9.8 cm, por lo tanto las plantas, en promedio, crecen a razón de 9.8 cm/año.

Al separar a los individuos por sexo, los machos tuvieron  $27.5 \pm 1.0$  cicatrices en 30 cm ( $n = 15$  individuos), con media de producción de 9.1 hojas/año, se estimó que su crecimiento es de 9.9 cm/año en promedio; las hembras tuvieron  $26.1 \pm 1.4$  cicatrices en 30 cm ( $n = 15$  individuos), con media de producción de 8.4 hojas/año, se estimó que su crecimiento es de 9.7 cm/año en promedio.

En Junín se contabilizaron ~23 cicatrices foliares en 30 cm ( $n = 30$  individuos;  $\bar{x} = 22.7 \pm 1.3$ ), es decir, 7.6 en 10 cm; debido a que la media anual de producción foliar en la población es de 6.5 hojas/año, se estimó que las plantas crecen, en promedio, a razón de 8.6 cm/año.

Por separado, los machos tuvieron  $23.4 \pm 0.8$  cicatrices en 30 cm ( $n = 15$  individuos), con media de producción de 6.9 hojas/año, se estimó que su crecimiento es de 8.8 cm/año en promedio; las hembras tuvieron  $22.0 \pm 1.4$  cicatrices en 30 cm ( $n = 15$  individuos), con media de producción de 5.8 hojas/año, se estimó que su crecimiento es de 7.9 cm/año en promedio (Figura 13). En base a estos valores de crecimiento se puede calcular la edad de los individuos a partir de que éstos sean caulescentes.

Velásquez-Runk (1998) estimó, a través de simulaciones en distintos ambientes, que se requieren 6.4–12.8 años para que las semillas germinadas de tagua alcancen la subadultez, es decir, que generen un tronco visible; en la mayoría de ambientes analizados en dicho estudio los valores fueron cercanos a 10 años. De acuerdo a los campesinos en Canuto se necesitan ~10 años, mientras que en Junín es preciso esperar 12–15 años; esta información no ha sido confirmada en el presente estudio, así que no se puede tener la certeza de que en el pastizal, el crecimiento de las plantas sea más acelerado en los estadios previos a la generación del tronco, en comparación a las plantas del bosque secundario en recuperación. Probablemente la cantidad de luz solar incidente y la manera en que ésta afecta a las plántulas y juveniles, sea el factor que determine posibles diferencias en el ritmo de crecimiento.

La distinción entre subadultos y adultos no es muy clara en *P. aequatorialis*, ya que el estadio de subadulto comprendería desde el apareamiento de un tronco visible hasta antes de la reproducción, y el estadio de adulto se daría a partir de la primera floración. Los troncos de los adultos serían 0.25–1 m más altos que los de

los subadultos. Según datos de Borgtoft-Pedersen (1993), se necesitan 1–5 años para que las plantas pasen del estadio de subadulthood al de adultez (Velásquez-Runk, 1998). Sin embargo, en el presente estudio se observaron, en localidades distintas a Canuto y Junín, plantas sin tronco visible, que ya presentaban inflorescencias caducas (en el caso de los machos) e infrutescencias maduras (en el caso de las hembras), motivo por el cual se pone en duda si la reproducción llega con el apareamiento del tronco sobre la tierra o si sucede antes o después; tampoco se sabe si la madurez sexual se alcanza a la misma edad en ambos sexos.

Bernal (1998) estimó en *Phytelephas seemannii* la duración de los distintos estadios de crecimiento. En individuos inmaduros se establecieron los estadios en base al número de pinnas en un lado de la fronda, cada estadio se caracterizó por un número de pinnas límite, en que se da el cambio hacia el siguiente estadio. Se determinó que el tiempo de duración del estadio de plántula, es el requerido para que el individuo pase de tener 14 pinnas en su hoja inicial a 29 pinnas en su hoja más joven; cuando la siguiente hoja tenga 30 pinnas el individuo será considerado juvenil, hasta tener 75 pinnas, pues éste es el punto en que inicia la reproducción y los individuos son considerados adultos. En individuos reproductivos la duración de los estadios se estableció en base a la altura del tronco; el incremento de la producción foliar determina el crecimiento del tallo y el tiempo requerido para que se dé el cambio de estadio.

Estas estimaciones podrían aplicarse a *Phytelephas aequatorialis*, con la finalidad de conocer la duración real de los distintos estadios, sobre todo antes de la

madurez, período del que no se tiene mayor información. Para el caso de los adultos, la estimación del crecimiento realizada en el presente estudio aporta en el sentido de poder diferenciar entre el ritmo de crecimiento de hembras y el de machos en la población y, en consecuencia, poder calcular la edad de los individuos de cada sexo de forma más certera.

### **5.5. MONITOREO DE BROTES FOLIARES**

En Canuto los cogollos de las hembras crecieron en promedio 200 cm ( $n = 5$  individuos;  $\bar{x} = 200 \pm 55.5$ ) y se desarrollaron en hojas al medir 5–6 m (4 de los 5 cogollos se desarrollaron en hojas); los cogollos de los machos crecieron ~100 cm ( $n = 5$  individuos;  $\bar{x} = 96 \pm 37.7$ ) y se desarrollaron en hojas 2 de los 5 cogollos, al alcanzar 4–4.5 m (Tabla 4).

El crecimiento foliar antes de la expansión de las hojas es más lento en los machos que en las hembras; no obstante, los machos generan más hojas en un período de tiempo determinado y los cogollos se abren a menor altura que los de las hembras. A pesar de existir estas diferencias entre sexos, los ritmos de crecimiento estimados a través de las cicatrices foliares son similares.

En Junín los cogollos de las hembras crecieron ~150 cm ( $n = 5$  individuos;  $\bar{x} = 142 \pm 64.3$ ) y se desarrollaron en hojas al medir 4.5–6.5 m (4 de los 5 cogollos se desarrollaron en hojas). Los cogollos de los machos crecieron ~130 cm ( $n = 5$  individuos;  $\bar{x} = 128 \pm 58.1$ ) y se desarrollaron en hojas 3 de los 5 cogollos, al alcanzar 4.5–6.5 m (Tabla 5).

En este caso los cogollos de hembras y machos se abren a la misma altura y la diferencia de crecimiento es ligeramente superior a favor de las hembras, mas, al igual que en Canuto, los machos generan más hojas en un período determinado de tiempo. Aunque las diferencias entre machos y hembras no son tan marcadas como en Canuto, el ritmo de crecimiento en base a cicatrices foliares varía considerablemente entre sexos.

Es importante realizar un estudio más amplio en este campo, con una muestra mayor, para esclarecer la dinámica de este fenómeno en términos de posibles diferencias fisiológicas, del tamaño que las hojas alcanzan y la velocidad a la que se desarrollan en cada sexo. Si el estudio se ampliase por lo menos a un año, se obtendrían además datos sobre alguna relación entre el crecimiento de los cogollos y los niveles de precipitación en las localidades.

Cabe notar que en algunos machos de Canuto había una cantidad más elevada de cicatrices en la porción superior del tronco, en comparación con la parte inferior. Sería adecuado investigar las causas históricas de estos períodos de crecimiento acelerado, así como el hecho de que se hayan observado únicamente en machos y en esa localidad.

## **5.6. PÉRDIDA FOLIAR**

En Canuto la población adulta perdió un total de 43 hojas durante el año. El mayor número de hojas muertas se registró en el primer período (de julio a septiembre de 2011), cuando hubo escasez de lluvias; en este tiempo se contabilizaron 16

hojas (37.2% de las pérdidas totales). Cada planta perdió en promedio  $0.6 \pm 1.2$  hojas en el año (N = 68 individuos) (Figura 14 A). En Junín la población adulta perdió un total de 387 hojas durante el año. Se evidencian 2 picos de pérdidas, no muy marcados. Entre septiembre y noviembre de 2011 (época de escasez de lluvias) se perdieron 93 hojas, representando 24.0% de las pérdidas totales, mientras que entre febrero y mayo (tiempo de máximas lluvias y posterior declinación en los niveles de pluviosidad) se perdieron 98 hojas (25.3% de las pérdidas totales). Cada planta perdió en promedio  $2.3 \pm 2.4$  hojas en el año (N = 171 individuos) (Figura 14 B).

En la localidad de Canuto las plantas permanecen limpias, cada vez que se cosecha el caje se cortan también las hojas que han muerto. En Junín las coronas de las palmas son más densas, inicialmente se encontró una gran cantidad de hojas muertas, mismas que se cortaron para poder determinar únicamente las que morían en cada período de estudio.

## **5.7. PRODUCCIÓN DE SEMILLAS**

Cada infrutescencia contiene ~20 conos (frutos). Se contabilizaron los frutos de 37 infrutescencias en Canuto y 42 en Junín. Se determinó un promedio de  $21.2 \pm 2.7$  conos por infrutescencia en Canuto y de  $18.9 \pm 2.1$  en Junín. Cada cono contiene generalmente 6 semillas. Se contabilizaron las semillas de 137 conos en Canuto y 145 en Junín. Se determinó un promedio de  $6.0 \pm 0.7$  semillas por fruto en Canuto y de  $5.8 \pm 0.6$  en Junín.

Del total promedio de semillas en una infrutescencia (120), alrededor del 90% (108) resultaron idóneas para la venta, es decir, miden ~5 cm de largo y pesan ~67 g. El quintal de tagua se compone de ~680 semillas y se vende en promedio a 9 USD. Se calculó la producción anual de Canuto en 18144 semillas idóneas, provenientes de 168 infrutescencias abiertas, correspondiendo a ganancias de ~240 USD. La producción anual de Junín se calculó en 21276 semillas idóneas, provenientes de 197 infrutescencias abiertas, correspondiendo a ganancias de ~280 USD.

A simple vista no se observaron diferencias, entre las localidades, en cuanto al tamaño de las infrutescencias y semillas. Sin embargo, las infrutescencias analizadas en Canuto, en comparación con las de Junín, tuvieron mayor número de conos en promedio, mismos que se encontraban apiñados entre sí y eran de menor tamaño. En Junín las infrutescencias analizadas tuvieron menos conos en promedio, aunque de mayor tamaño y no tan compactados entre sí.

Según Borgtoft-Pedersen (1993) existe una fuerte correlación entre la intensidad de luz solar y la productividad de infrutescencias en tierras bajas. A pesar de que en el presente estudio no se analizó este parámetro en cada una de las hembras, los resultados muestran que en Junín, donde las plantas se encuentran menos expuestas al sol en relación a Canuto, se produce en promedio un menor número de semillas por infrutescencia; esta correlación se ha observado también en otras especies, como es el caso de *Rhopalostylis sapida* (Enright & Watson, 1992). Es probable que con las semillas de *P. aequatorialis* se dé un caso similar al del caso, es decir, que las semillas provenientes de plantas que crezcan bajo la

sombra sean de mejor calidad. Sin embargo, no se realizaron comparaciones de este tipo entre las localidades.

En Canuto este recurso es aprovechado en su totalidad, salvo pocas semillas que ya se hayan establecido en el suelo. En Junín las semillas se recogen esporádicamente para la venta. Por tanto, las ganancias económicas estimadas se obtienen realmente en Canuto, mientras que en Junín no. Es de suma importancia determinar qué porcentaje de semillas se podría recoger para la venta, sin afectar a la regeneración natural de la población (Bernal, 1998).

En la costa ecuatoriana la cosecha de tagua se da principalmente durante el verano, en el invierno resulta más complicada, mas no desaparece. Existen varias diferencias en cuanto al manejo del recurso: en la provincia de Esmeraldas usualmente se recoge la semilla una vez por mes, en largas jornadas de trabajo y coberturas más amplias de terreno; por otro lado, en Manabí se recoge la semilla más a menudo, cuando se observa que se han abierto varias infrutescencias. En general la producción es mayor en Esmeraldas, donde mayoritariamente se vende el material a intermediarios, mismos que posteriormente contratan a los transportistas para entregar la carga a los procesadores; esta estrategia de venta se debe a que la salida de los productos se dificulta por la falta de caminos vecinales y las condiciones climáticas adversas. Por el contrario en Manabí hay una mayor facilidad para la salida de productos y es común que los propios campesinos se dirijan hasta los centros de acopio o que los transportistas visiten sus terrenos más a menudo (Southgate *et al.*, 1996).

## 5.8. FENOLOGÍA FLORAL

En Canuto se registraron 58 brotes florales femeninos (N = 38 individuos), cada hembra produjo en promedio 1.5 brotes/año. Se dieron 2 picos de producción de brotes, el más fuerte en septiembre de 2011 (período de ausencia de lluvias) y uno más débil en julio de 2012 (período de leves lluvias) (Tabla 6; Figura 15 A). En Junín se registraron 94 brotes (N = 70 individuos), cada hembra produjo en promedio 1.3 brotes/año. Hay un pico de producción de brotes en septiembre de 2011, época de ausencia de lluvias (Tabla 6; Figura 15 B).

Se registraron 42 inflorescencias femeninas en antesis en Canuto (N = 38 individuos), cada hembra produjo 1.1 flores/año en promedio, con picos de floración en septiembre de 2011 y julio de 2012 (Tabla 6; Figura 16 A). En Junín se registraron 40 inflorescencias femeninas en antesis (N = 70 individuos), cada hembra produjo 0.6 flores/año en promedio, con un pico de floración en septiembre de 2011 (Tabla 6; Figura 16 B).

En ambas localidades se registró un pico de producción de inflorescencias masculinas en julio de 2012 (época de mínimas lluvias). Durante este período, en Canuto se contabilizaron 197 apéndices (39.1% de un total de 504); cada macho produjo  $16.8 \pm 9.1$  apéndices/año (N = 30 individuos) (Figura 17 A). En Junín se contabilizaron 505 apéndices (61.7% de un total de 818); cada macho produjo  $8.3 \pm 5.1$  apéndices/año (N = 98 individuos) (Figura 17 B).

En observaciones adicionales (aparte de los censos) se evidenció que durante el mes de agosto se encuentra disponible una gran cantidad de brotes e inflorescencias, tanto masculinas como femeninas; no obstante éstos no fueron

contabilizados. No se obtuvo el dato del mes de octubre en ninguna de las localidades, pero es posible que en este mes también se produzcan altos niveles de floración, sobre todo en Junín, en el caso de que la época de máxima floración se extienda por 3 meses, como se observó en Canuto.

Tanto en Canuto como en Junín, se registró la máxima producción de infrutescencias nuevas durante los siguientes períodos: de noviembre de 2011 (época de ausencia de lluvias) a febrero de 2012 (época de máximo nivel de lluvias), así como entre febrero y mayo de 2012 (declinación en los niveles de precipitación). En Canuto cada hembra produjo  $4.6 \pm 1.2$  infrutescencias/año, siendo el total de 173 (N = 38 individuos) (Tabla 7; Figura 18 A), mientras que en Junín cada hembra produjo  $5.1 \pm 1.1$  infrutescencias/año, siendo el total de 355 (N = 70 individuos) (Tabla 7; Figura 18 B).

La mayor cantidad de infrutescencias abiertas (que han caído y liberado semillas) se registró, en ambas localidades, durante los censos de septiembre de 2011 y julio de 2012 (períodos de escasez de lluvias). En Canuto se abrieron 168 infrutescencias en el año, con promedio de  $4.4 \pm 1.8$  infrutescencias/hembra (N = 38 individuos) (Tabla 7; Figura 19 A). En Junín se abrieron 197, con promedio de  $2.8 \pm 2.7$  infrutescencias/hembra (N = 70 individuos) (Tabla 7; Figura 19 B).

Varios aspectos de la biología y fenología reproductiva de las plantas, en especial la floración y fructificación, han sido relacionados a factores ambientales (Cifuentes, 2010) como temperatura, radiación, fotoperíodo (Stevenson *et al.*, 2008), incendios forestales, disponibilidad o competencia por polinizadores, dispersión de semillas, restricciones filogenéticas y, sobre todo, niveles de

precipitación (Silvério & Lenza, 2010). En especies de bosque seco tropical la disponibilidad de agua, almacenada tanto en el suelo como en la planta, juega un rol determinante para estos procesos durante la estación seca; es así que las variaciones estacionales se consideran como reguladores de la fenología y distribución de las especies en este tipo de bosques (Borchert, 1994; Borchert *et al.*, 2004); en algunas zonas tropicales la presencia de una estación seca marcada puede inducir a la pérdida foliar y la subsecuente floración (Urrego & del Valle, 2001).

En varias especies de palmas se ha establecido una sincronía de la floración y/o fructificación con la estación lluviosa, es el caso de *Euterpe precatória*, *Iriartea deltoidea*, *Mauritia flexuosa*, *Bactris gasipaes*, *Astrocaryum murumuru*, entre otras; en el mismo estudio se registró un pico de floración de *Socratea exorrhiza* y *Attalea phalerata* durante la época seca y uno de fructificación durante la época lluviosa (Cabrera & Wallace, 2007). En *Wettinia kalbreyeri* se registró un pico de fructificación durante la estación seca en un bosque altoandino de la cordillera occidental de Colombia (Lara, 2011). Un caso interesante se da con *Oenocarpus bataua* (anteriormente *Jessenia bataua*), ya que se registra un pico de floración durante la época húmeda y de fructificación durante la época seca en un bosque amazónico de Bolivia (Cabrera & Wallace, 2007), mientras que Collazos & Mejía (1988) registraron un pico de floración en la época seca y de fructificación en la época lluviosa en un bosque de Colombia (Cifuentes, 2010).

De acuerdo a Barfod (1991) en *P. aequatorialis* se produce un pico de floración, para ambos sexos, entre febrero y mayo; en el presente estudio los niveles de

lluvias comenzaron a decaer en dicho período. Sin embargo, los resultados obtenidos muestran lo contrario, pues es precisamente en estos meses cuando los niveles de floración son los menores. En su lugar, los máximos niveles se registraron cuando las lluvias escasearon (aproximadamente 2 meses después de finalizada la estación lluviosa) y perduraron por 2–3 de los meses más secos.

El desarrollo de una infrutescencia comprende ~32–40 meses. En Canuto el tiempo promedio de desarrollo fue de 34.9 meses, es decir 2.9 años. Se registraron los siguientes tiempos:

La fase BP (brote en perfil) toma alrededor de 6 semanas ( $n = 20$  brotes;  $\bar{x} = 5.9 \pm 0.5$  semanas), la fase BB (brote en bráctea) 14 días ( $n = 20$  brotes;  $\bar{x} = 14.1 \pm 0.8$  días), IF (inflorescencia fresca) toma 14 días ( $n = 20$  inflorescencias;  $\bar{x} = 13.5 \pm 1.0$  días), IM (inflorescencia marchita) requiere 14 días ( $n = 20$  inflorescencias;  $\bar{x} = 14.5 \pm 0.9$  días), IS (inflorescencia seca) toma 24 semanas ( $n = 20$  inflorescencias;  $\bar{x} = 23.6 \pm 3.7$  semanas), la fase A (infrutescencia con semillas en agua) requiere ~24 semanas ( $n = 20$  infrutescencias,  $\bar{x} = 23.4 \pm 1.0$  semanas), G (infrutescencia con semillas en gelatina) toma 4 semanas ( $n = 20$  infrutescencias,  $\bar{x} = 4.3 \pm 0.6$  semanas), M (infrutescencia con semillas en mocoche) toma 8 semanas ( $n = 20$  infrutescencias,  $\bar{x} = 8.4 \pm 0.6$  semanas), TB (infrutescencia con semillas en tagua blanda) requiere 32 semanas ( $n = 20$  infrutescencias;  $\bar{x} = 32.2 \pm 0.9$  semanas) y TD (infrutescencia con semillas en tagua dura) 36 semanas ( $n = 20$  infrutescencias  $\bar{x} = 35.8 \pm 1.8$  semanas) (Tabla 8).

En Junín el tiempo promedio de desarrollo fue de 35.7 meses, es decir 3.0 años. Se registraron los siguientes tiempos:

La fase BP toma ~6 semanas ( $n = 20$  brotes;  $\bar{x} = 6.3 \pm 0.5$  semanas), la fase BB 14 días ( $n = 20$  brotes;  $\bar{x} = 14.4 \pm 0.7$  días), IF toma 14 días ( $n = 20$  inflorescencias;  $\bar{x} = 14.6 \pm 0.7$  días), IM requiere 14 días ( $n = 20$  inflorescencias;  $\bar{x} = 14.8 \pm 0.5$  días), IS toma 24 semanas ( $n = 20$  inflorescencias;  $\bar{x} = 25.0 \pm 3.5$  semanas), la fase A requiere ~24 semanas ( $n = 20$  infrutescencias;  $\bar{x} = 24.0 \pm 0.8$  semanas), G toma 4 semanas ( $n = 20$  infrutescencias;  $\bar{x} = 4.6 \pm 0.7$  semanas), M toma 8 semanas ( $n = 20$  infrutescencias;  $\bar{x} = 8.0 \pm 0.4$  semanas), TB requiere 32 semanas ( $n = 20$  infrutescencias;  $\bar{x} = 32.2 \pm 0.9$  semanas) y TD 36 semanas ( $n = 20$  infrutescencias;  $\bar{x} = 36.2 \pm 1.1$  semanas) (Tabla 8).

De acuerdo a datos de Borgtoft-Pedersen (1993) las infrutescencias demoran 3 años en desarrollarse (Velásquez-Runk, 1998). Los resultados obtenidos en este estudio corroboran este enunciado. Se evidencia una ligera diferencia (21 días) entre el tiempo promedio de 2.9 años en Canuto y 3.0 en Junín. Aún así, se encontró que el desarrollo en ambas localidades varía entre 32 a 40 meses, es decir, entre 2 años 8 meses a 3 años 4 meses. Si bien en el presente estudio no se evaluó el desarrollo continuo de cada infrutescencia, a través del seguimiento a estructuras reproductivas en las distintas fenofases se construyó un calendario fenológico, mismo que da información sobre el tiempo que requiere cada etapa del desarrollo. El surgimiento de nuevas infrutescencias se da sobre todo durante la época lluviosa, entre noviembre y abril en ambas localidades, lo que concuerda con el tiempo de permanencia de la fenofase anterior (inflorescencia seca). Después del surgimiento de las infrutescencias pasa poco más de 2 años para que la mayoría caigan al suelo y liberen semillas, entre los meses de febrero y agosto (ya iniciada la época seca).

## 6. CONCLUSIONES

La estructura poblacional difiere entre las localidades estudiadas, en relación al historial de actividad antropogénica. El pastizal es un ambiente en el que no se ha permitido la regeneración natural por casi 4 décadas, lo que se refleja en la ausencia de estadíos intermedios, sobre todo juveniles y subadultos. Por el contrario el bosque secundario, al encontrarse en recuperación hace una década, cuenta con una estructura poblacional más estable, aunque no totalmente continua. El crecimiento de estas palmas es lento, por lo que la recuperación total de una población puede tomar varias décadas; es necesario mantener cierta cantidad de individuos no adultos, para asegurar tanto la viabilidad de la población como el aprovechamiento de los recursos a largo plazo.

La producción anual de hojas/planta y el ritmo de crecimiento estimado fueron mayores en Canuto (pastizal), sitio en el que las plantas están sometidas a la cosecha anual de hojas y se exponen permanentemente a la luz solar. En ambas localidades se estimó que los machos crecen a un ritmo más acelerado que las hembras; así mismo, los machos fueron más productivos que las hembras. No se detectó sincronía entre los niveles de productividad y los niveles de precipitación registrados en los terrenos estudiados.

El cede que se produce en Junín (bosque secundario en recuperación) tiene un precio más alto que el de Canuto, debido a que las plantas que crecen bajo sombra generan hojas más grandes y robustas. El uso de terrenos abiertos para

la cosecha de hojas de cade es una práctica común en la zona; sin embargo, la excesiva incidencia de luz solar afecta al establecimiento y supervivencia de las plántulas, por lo que la cosecha de palmas en sistemas agroforestales es una mejor alternativa que la cosecha en pastizales. Además, dentro de sistemas silvopastoriles la actividad del ganado constituye un riesgo adicional.

Las palmas de Canuto, mismas que se encuentran más expuestas a la luz solar, generaron mayor cantidad de estructuras florales masculinas y femeninas en el año, en comparación a las de Junín; en ambos sitios los picos de productividad se registraron en períodos de lluvias leves o de ausencia de lluvias. Se registraron más infrutescencias inmaduras/planta en Junín, en comparación a Canuto, mas no se detectó sincronía con los niveles de precipitación en los terrenos estudiados. La liberación de semillas se dio en ambos lugares en la época seca; en Canuto se abrieron más infrutescencias que en Junín, por lo que el pastizal constituye un terreno más rentable en cuanto al número total de semillas producidas en el año.

La fenología reproductiva es equiparable entre las localidades estudiadas. El método empleado para estimar la duración de las fenofases permitió tener una noción más real de los procesos ocurridos durante el desarrollo de la infrutescencia. A corto plazo no se evidenció que la actividad antropogénica haya afectado al ciclo fenológico de la especie; aún así es importante considerar que posiblemente a largo plazo se produzca algún tipo de desbalance de tipo reproductivo, como resultado de la cosecha irresponsable en muchos casos.

## 7. LITERATURA CITADA

Abad, F., Palomeque, F., Aguilar, V. & Miles, M. 2005. Field ecology of sylvatic *Rhodnius* populations (Heteroptera, Triatominae): Risk factors for palm tree infestation in western Ecuador. *Tropical Medicine and International Health* 10: 1258–1266.

Acosta-Solís, M. 1948. Tagua or Vegetable Ivory - A forest product of Ecuador. *Economic Botany* 2: 46–57.

Allen, G. & Antos, G. 1992. Sex ratio variation in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *American Naturalist* 141: 537–553.

Amorim, F., Mendes, C., Maruyama, P. & Oliveira, P. 2011. Sexual ratio and floral biology of the dioecious *Neea theifera* Oerst. (Nyctaginaceae) in a cerrado rupestre of central Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 25(4): 785–792.

Amorim, F. & Oliveira, P. 2006. Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 29(3): 353–362.

Anderson, P. & Putz, F. 2002. Harvesting and conservation: Are both possible for the palm, *Iriartea deltoidea*? *Forest Ecology and Management* 170: 271–283.

Arango, D., Duque, A. & Muñoz, E. 2010. Dinámica poblacional de la palma *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical* 58: 465–481.

Armstrong, J. & Irvine, A. 1989. Flowering, sex ratio, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities. *American Journal of Botany* 76: 74–85.

Ataroff, M. & Schwarzkopf, T. 1992. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia* 92: 250–256.

Balslev, H. 2011. Palm harvest impacts in north-western South America. *Botanical Review* 77(4): 370–380.

Banco Central del Ecuador. [En línea] <[http://www.portal.bce.fin.ec/vto\\_bueno/ComercioExterior.jsp](http://www.portal.bce.fin.ec/vto_bueno/ComercioExterior.jsp)> [Consultado: Enero de 2013].

Barfod, A. 1991. A monographic study of the subfamily Phytelephantoideae (Arecaceae). *Opera Botanica* 105: 1–73.

Barfod, A., Bergmann, B. & Borgtoft-Pedersen, H. 1990. The vegetable ivory industry: Surviving and doing well in Ecuador. *Economic Botany* 44: 293–300.

Barot, S. & Gignoux, J. 1999. Population structure and life cycle of *Borassus aethiopum* Mart.: Evidence of early senescence in a palm tree. *Biotropica* 31(3): 439–448.

Barot, S., Gignoux, J. & Menaut, J. 1999. Demography of a savanna palm tree: Predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80(6): 1987–2005.

Bernal, R. 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phytelephas seemannii* in Colombia, and the impacts of harvesting. *Journal of Applied Ecology* 35: 64–74.

Bernal, R., Torres, C., García, N., Isaza, C., Navarro, J., Vallejo, M., Galeano, G. & Balslev, H. 2011. Palm management in South America. *Botanical Review* 77: 607–646.

Bierzzychudek, P. & Eckhart, V. 1988. Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. *American Naturalist* 132: 34–43.

Borchert, R. 1994. Water storage in soil or tree stems determines phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437–1449.

Borchert, R., Meyer, S., Felger, R. & Porter, L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* 13: 409–425.

Borchsenius, F., Borgtoft-Pedersen, H. & Balslev, H. 1998. Manual to the palms of Ecuador. AAU Reports 37. Aarhus University, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Aarhus, Denmark.

Borchsenius, F. & Moraes, M. 2006. Diversidad y usos de palmeras andinas (Arecaceae). Botánica Económica de los Andes Centrales 412–433.

Borgtoft-Pedersen, H. 1992. Uses and management of *Aphandra natalia* (Palmae) in Ecuador. Bulletin de l'Institut Français d' Études Andines 21(2): 741–753.

Borgtoft-Pedersen, H. 1993. Ivory nuts, fruits, and thatch: Use and management of *Phytelephas aequatorialis* (Palmae) in Ecuador. Part 3d in Extractivism in Ecuador with special emphasis on management and economic exploitation of native palms. PhD. dissertation, University of Aarhus, Aarhus, Denmark.

Borgtoft-Pedersen, H. 1995. Predation of *Phytelephas aequatorialis* seeds (“vegetable ivory”) by the bruchid beetle *Caryoborus chiriquensis*. Principes 39(2): 89–94.

Borgtoft-Pedersen, H. & Balslev, H. 1992. The economic botany of Ecuadorian palms. Sustainable harvesting and marketing of rain forest products 173–191.

Borgtoft-Pedersen, H. & Skov, F. 2001. Mapping palm extractivism in Ecuador using pair-wise comparisons and bioclimatic modeling. Economic Botany 55(1):

63–71.

Brokamp, G., Valderrama, N., Mittelbach, M., Grandez, C., Barfod, A. & Weigend, M. 2011. Trade in palm products in north-western South America. *Botanical Review* 77(4): 571–606.

Byg, A. & Balslev, H. 2006. Palms in indigenous and settler communities in southeastern Ecuador: Farmers' perceptions and cultivation practices. *Agroforestry Systems* 67(2): 147–158.

Cabrera, W. & Wallace, R. 2007. Patrones fenológicos de ocho especies de palmeras en un bosque amazónico de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 21: 1–18.

Cañarte, C. & Proaño, P. 2002. Proyecto para la implantación de una miniplanta comercializadora de botones y artesanías de tagua. Tesis de Economía. Escuela Superior Politécnica del Litoral. Guayaquil, Ecuador.

Cifuentes, L. 2010. Fenología reproductiva y productividad de frutos de *Euterpe oleracea* (Mart.) y *Oenocarpus bataua* (Mart.) en bosques inundables del Chocó Biogeográfico. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.

Clark, D. & Clark, D. 1988. Leaf production and the cost of reproduction in the

neotropical rain forest cycad, *Zamia skinneri*. *Journal of Ecology* 76: 1153–1163.

Collazos, M. & Mejía, M. 1988. Fenología y poscosecha de mil pesos *Jessenia bataua* (Mart.) Burret. *Acta Agronómica* 38(1): 53–63.

CORPEI. 2009. Perfil de tagua. [En línea]  
<[http://www.corpei.org/archivos/documentos/\\_perfil\\_de\\_tagua\\_2009.pdf](http://www.corpei.org/archivos/documentos/_perfil_de_tagua_2009.pdf)>  
[Consultado: Septiembre de 2012].

Dawson, T. & Bliss, L. 1989. Patterns of water use and the tissue water relations in the dioecious shrub, *Salix arctica*: The physiological basis for habitat partitioning between the sexes. *Oecologia* 79: 332–343.

de Steven, D., Windsor, D., Putz, F. & de León, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19: 342–356.

Dransfield, J. & Uhl, N. 2008. *Genera Palmarum: The evolution and classification of palms*. Second edition. Royal Botanic Gardens, Kew.

Durán, R. & Franco, R. 1992. Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargentii*. *Bulletin de l'Institut Français d' Études Andines* 21: 609–621.

Enright, N. & Watson, A. 1992. Population dynamics of the nikau palm,

*Rhopalostylis sapida* (Wendl. et Drude), in a temperate forest remnant near Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 30: 29–43.

Freckleton, R., Silva, D., Bovi, M. & Watkinson, A. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: The importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* 40: 846–858.

García, M. & Antor, R. 1995. Sex ratio and sexual dimorphism in the dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Oecologia* 101: 59–67.

González, R., Parrado, A. & López, R. 2012. Estructura poblacional de la palma *Iriartea deltoidea*, en un bosque de tierra firme de la Amazonía colombiana. *Caldasia* 34(1): 187–204.

Holdridge, L., Grenke, W., Hatheway, W., Liang, T. & Tosi, J. 1971. Forest environments in tropical life zones: A pilot study. Pergamon, New York.

Johnson, C., Zona, S. & Nilsson, J. 1995. Bruchid beetles and palm seeds: Recorded relationships. *Principes* 39(1): 25–35.

Kozioł, M. & Borgtoft-Pedersen, H. 1993. *Phytelephas aequatorialis* (Arecaceae) in human and animal nutrition. *Economic Botany* 47: 401–407.

Krischik, V. & Denno, R. 1990. Patterns of growth, reproduction, defense, and herbivory in the dioecious shrub *Baccharis halimifolia* (Compositae). *Oecologia* 83: 182–190.

Kvist, L., Aguirre, Z. & Sánchez, O. 2006. Bosques montanos bajos occidentales en Ecuador y sus plantas útiles. *Botánica Económica de los Andes Centrales* 205–223.

Lara, C. 2011. Fenología reproductiva y demografía de la palma *Wettinia kalbreyeri* (Burret) en un bosque altoandino de Colombia. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.

Lloyd, D. & Webb, J. 1977. Secondary sex characters in plants. *Botanical Review* 43: 177–216.

Lyons, E., Miller, D. & Meagher, T. 1994. Evolutionary dynamics of sex ratio and gender dimorphism in *Silene latifolia*: I. Environmental effects. *Journal of Heredity* 85(3): 196–203.

Nicotra, A. 1998. Sex ratio variation and spatial distribution of *Siparuna grandiflora*, a tropical dioecious shrub. *Oecologia* 115: 102–113.

Obeso, J., Álvarez, M. & Retuerto, R. 1998. Sex ratios, size distributions, and sexual dimorphism in the dioecious tree *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae). *American*

Journal of Botany 85(11): 1602–1608.

Olmsted, I. & Álvarez, E. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: Demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5(2): 484–500.

Opler, P. & Bawa, K. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution* 32: 812–821.

Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology* 78: 648–663.

Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25: 2–14.

Pinard, M. & Putz, F. 1992. Population matrix models and palm resource management. *Bulletin de l'Institut Français d' Études Andines* 21: 637–649.

Piñero, D., Martínez, M. & Sarukhán, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977–991.

Sampaio, M., Schmidt, I. & Figueiredo, I. 2008. Harvesting effects and population ecology of buriti palm (*Mauritia flexuosa* L. F., Arecaceae) in the Jalapão region,

central Brazil. *Economic Botany* 62(2): 171–181.

Shea, M., Dixon, P. & Sharitz, R. 1993. Size differences, sex ratio, and spatial distribution of male and female water tupelo, *Nyssa aquatica* (Nyssaceae). *American Journal of Botany* 80(1): 26–30.

Silvério, D. & Lenza, E. 2010. Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica* 10(3): 205–216.

Sørensen, M. 2012. Determinants of the distribution ranges of eleven economically important palm species in western South America. Master Thesis, Aarhus University, Aarhus, Denmark.

Southgate, D., Coles, M. & Salazar, P. 1996. Can tropical forests be saved by harvesting non-timber products? A case study for Ecuador. En: *Forestry, Economics and the Environment* (W. Adamowicz, P. Boxall, M. Luckert, W. Phillips & W. White, eds.) pp. 68–80. CAB International, Wallingford, U.K.

Stevenson, P., Castellanos, M., Cortés, M. & Link, A. 2008. Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia. *Biotropica* 40(5): 559–567.

Sullivan, S., Konstant, T. & Cunningham, A. 1995. The impact of utilization of palm products on the population structure of the vegetable ivory palm (*Hyphaene*

*petersiana*, Arecaceae) in north-central Namibia. *Economic Botany* 49(4): 357–370.

Taylor, D. 1999. Genetics of sex ratio variation among natural populations of a dioecious plant. *Evolution* 53(1): 55–62.

Uma, R., Ganeshiah, K., Nageswara, M. & Aravind, N. 2004. Ecological consequences of forest use: From genes to ecosystem - A case study in the Biligiri Rangaswamy Temple Wildlife Sanctuary, south India. *Conservation & Society* 2: 347–363.

Urrego, G. 1987. Estudio preliminar de la fenología de la canagucha (*Mauritia flexuosa* L.f.). *Colombia Amazónica* 2: 57–81.

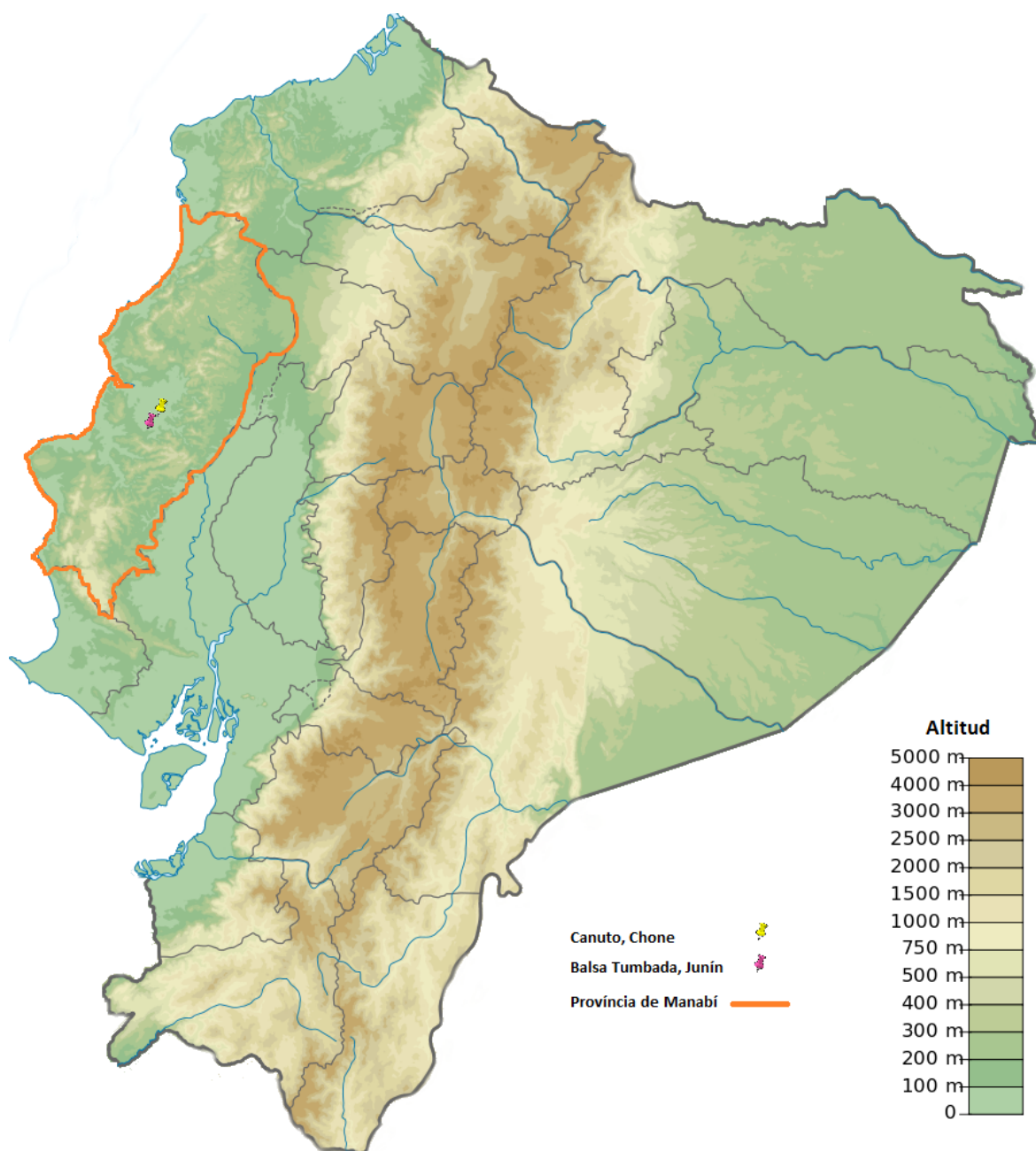
Urrego, L. & del Valle, J. 2001. Relación fenología-clima de algunas especies de los humedales forestales (guandales) del Pacífico sur colombiano. *Interciencia* 26(4): 150–156.

Vasiliauskas, S. & Aarseen, L. 1992. Sex ratio and neighbor effects in monospecific stands of *Juniperus virginiana*. *Ecology* 73: 622–632.

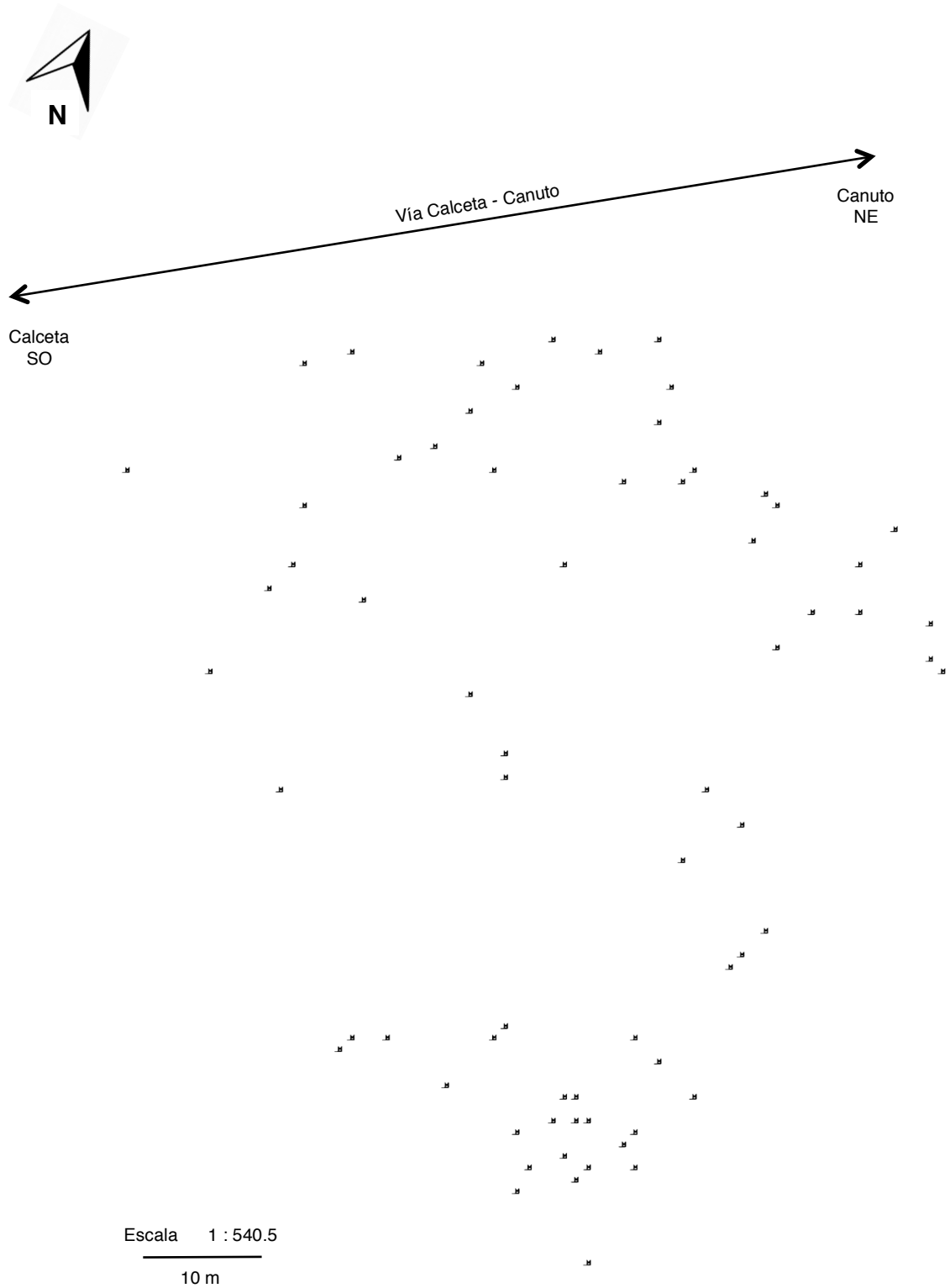
Velásquez-Runk, J. 1998. Productivity and sustainability of a vegetable ivory palm (*Phytelephas aequatorialis*, Arecaceae) under three management regimes in northwestern Ecuador. *Economic Botany* 52: 168–182.

Waser, N. 1984. Sex ratio variation in populations of a dioecious desert perennial, *Simmondsia chinensis*. *Oikos* 42: 6.

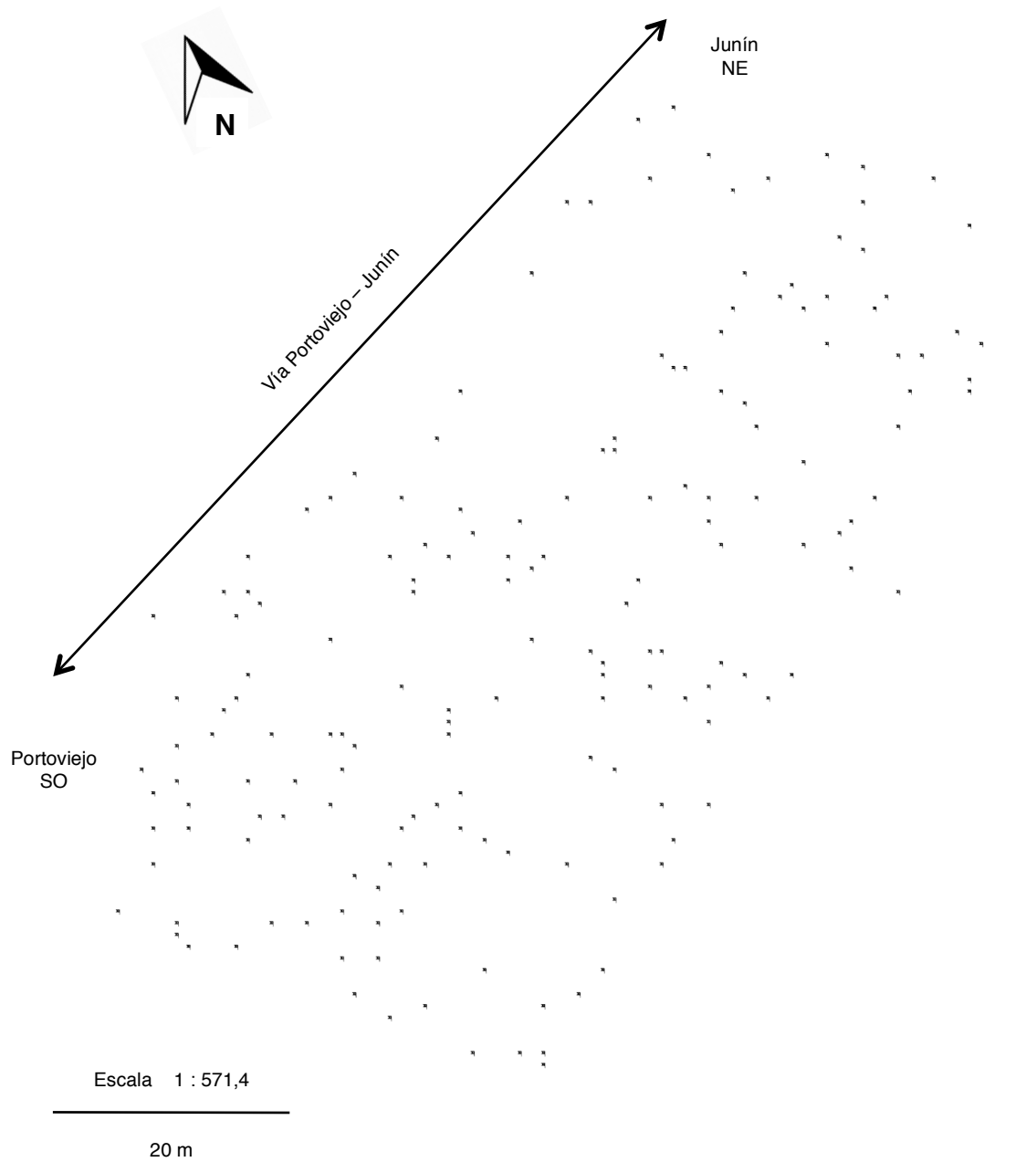
## 8. FIGURAS



**Figura 1. Área de estudio.** Las localidades estudiadas, Canuto (cantón Chone) y Balsa Tumbada (cantón Junín), se ubican en la zona centro-sur de la provincia de Manabí, a orillas de la carretera Chone-Portoviejo.



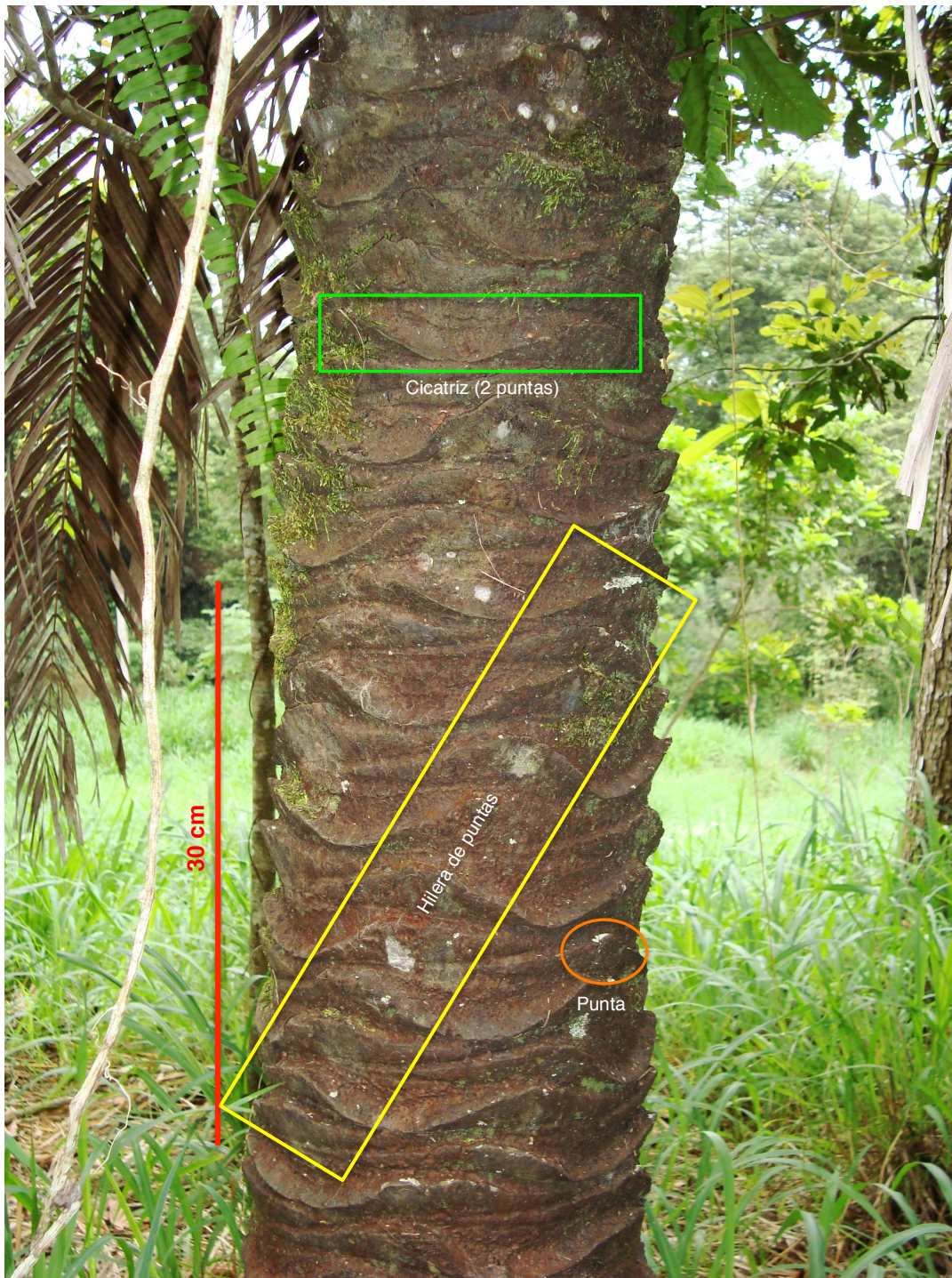
**Figura 2. Individuos mapeados en la localidad de Canuto (pastizal).** Cada punto corresponde a la localización geográfica de un adulto en el terreno. N = 68 individuos.



**Figura 3. Individuos adultos mapeados en la localidad de Junín (bosque secundario en recuperación).** Cada punto corresponde a la localización geográfica de un adulto en el terreno. N = 171 individuos.



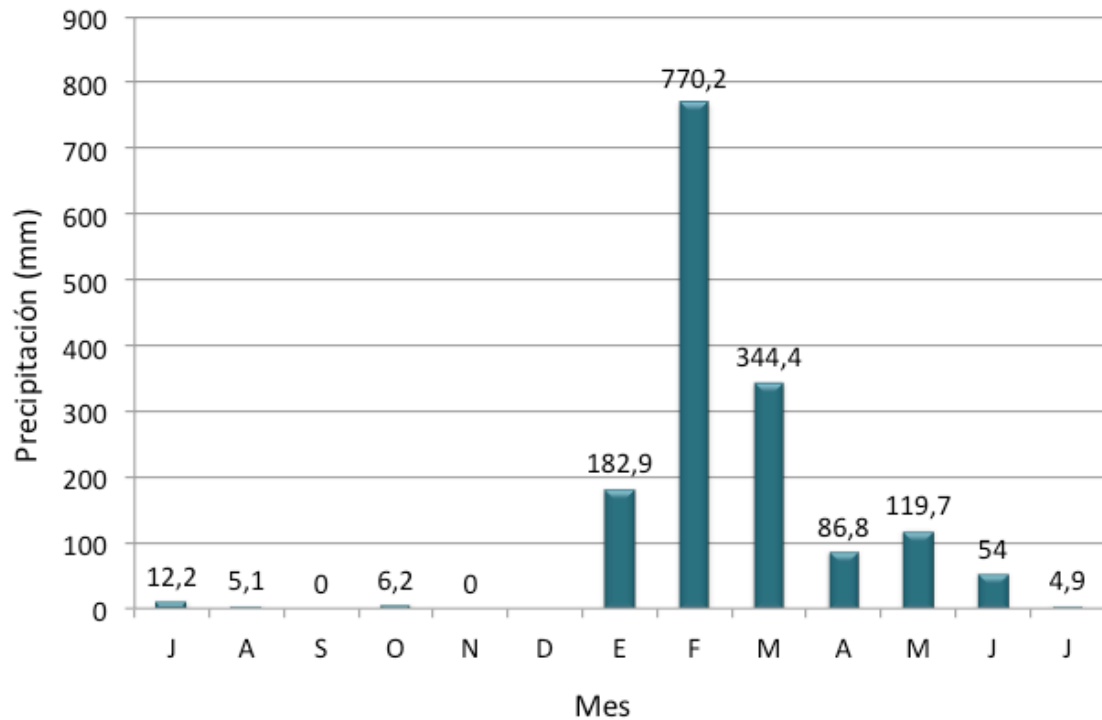
**Figura 4. Brote foliar (cogollo).** Se pueden observar los 3 lóbulos separados. A la izquierda el lóbulo de altura media. A la derecha el lóbulo más alto y maduro. Entre los 2 lóbulos, hacia el fondo, el lóbulo más corto e inmaduro.



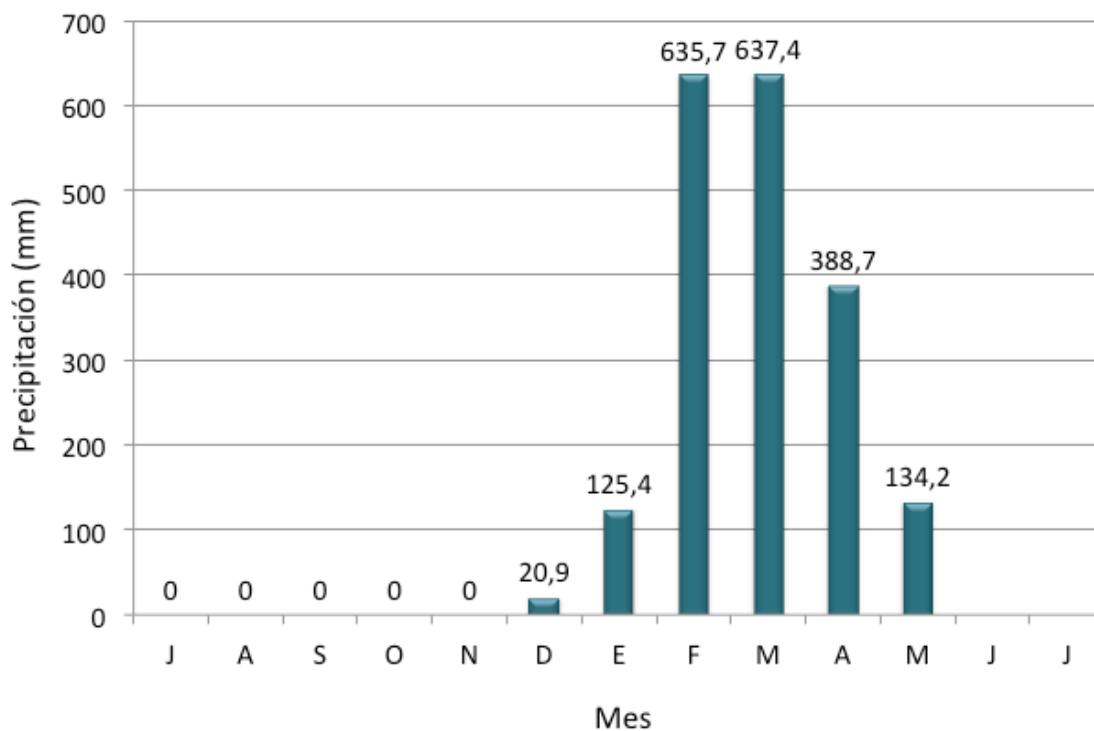
**Figura 5.** Tallo de *Phytelephas aequatorialis*. Detalle de una cicatriz foliar y de una hilera de puntas en 30 cm del tronco (2 puntas forman la cicatriz de una fronda).



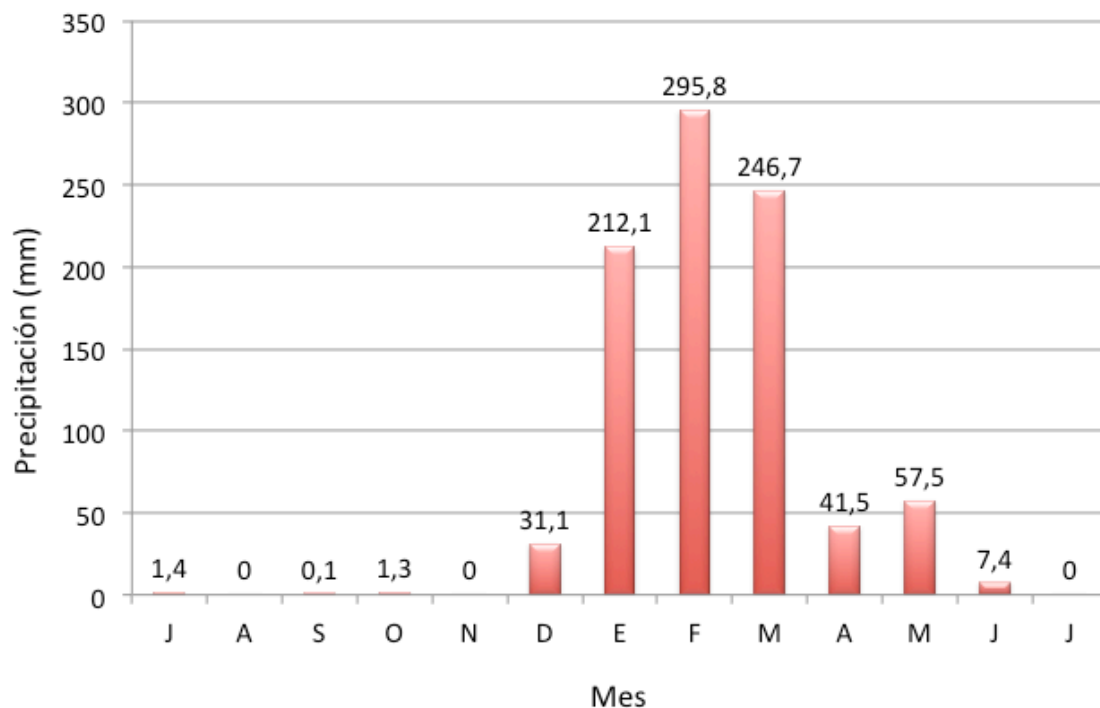
**Figura 6. Estructuras florales masculinas y femeninas.** A) A la izquierda: brote floral femenino en bráctea. A la derecha: inflorescencia femenina fresca. B) Inflorescencia femenina seca. C) Semillas de tagua cubiertas por el mesocarpio. D) Semilla de tagua en mocoche (comestible). E) Brote floral masculino en bráctea. F) Infrutescencia inmadura; semillas en agua.



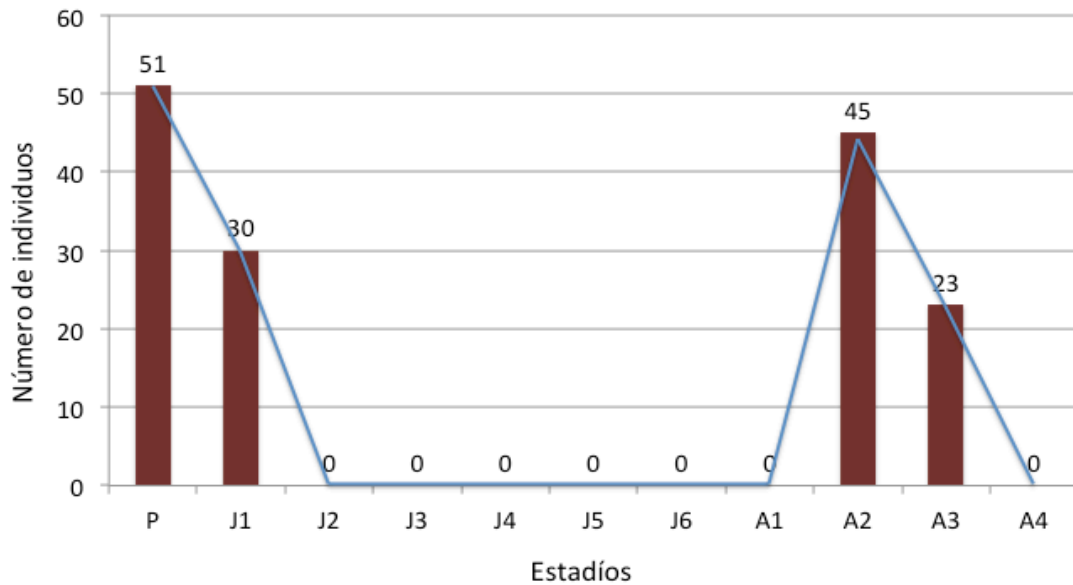
**Figura 7. Niveles mensuales de precipitación en la localidad de Canuto durante el período julio de 2011 a julio de 2012.** Las letras en el eje x corresponden a la inicial de cada mes. El 0 indica ausencia de lluvias. La falta de valor numérico ocurre cuando la estación no ha reportado datos.



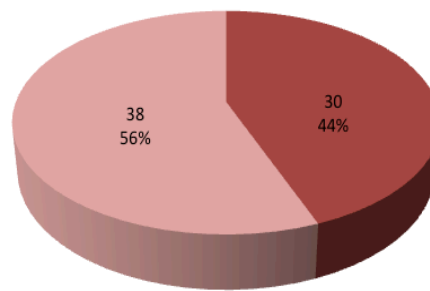
**Figura 8. Niveles mensuales de precipitación en la localidad de Junín durante el período julio de 2011 a julio de 2012.** Las letras en el eje x corresponden a la inicial de cada mes. El 0 indica ausencia de lluvias. La falta de valor numérico ocurre cuando la estación no ha reportado datos.



**Figura 9. Niveles mensuales de precipitación en la ciudad de Portoviejo durante el período julio de 2011 a julio de 2012.** Las letras en el eje x corresponden a la inicial de cada mes. El 0 indica ausencia de lluvias. La falta de valor numérico ocurre cuando la estación no ha reportado datos.



(A)



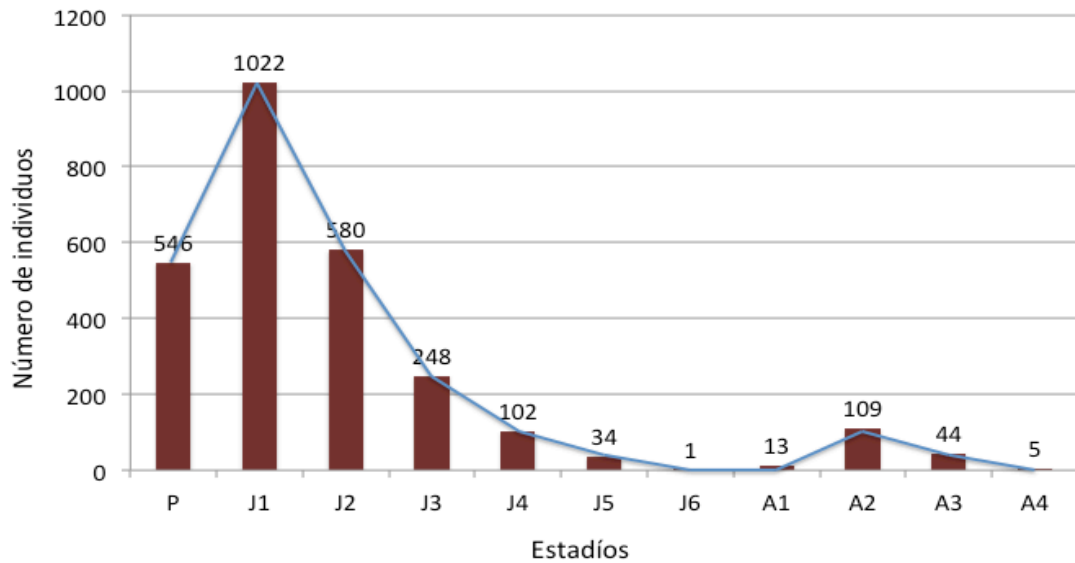
(B)

■ Masculino ■ Femenino

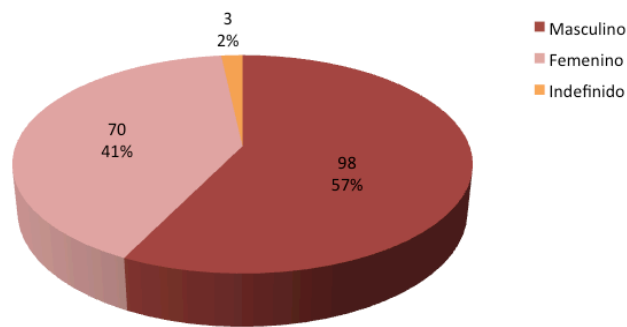
**Figura 10. (A) Estructura poblacional en la localidad de Canuto (pastizal).**

$N = 149$  individuos. Desde P (plántula) hasta J6 (juvenil 6) en cada categoría se incrementan 50 cm de altura, perteneciendo a P los individuos que miden 0–50 cm y a J6 los individuos con una altura  $>3$  m. En las categorías de adultos el incremento es de 2 m, siendo los individuos con tronco de 0–2 m de alto los pertenecientes a la categoría A1 (adultos 1).

**(B) Proporción de sexos en Canuto.**  $N = 68$  individuos adultos. Ratio sexual F:M = 1.12:0.88.

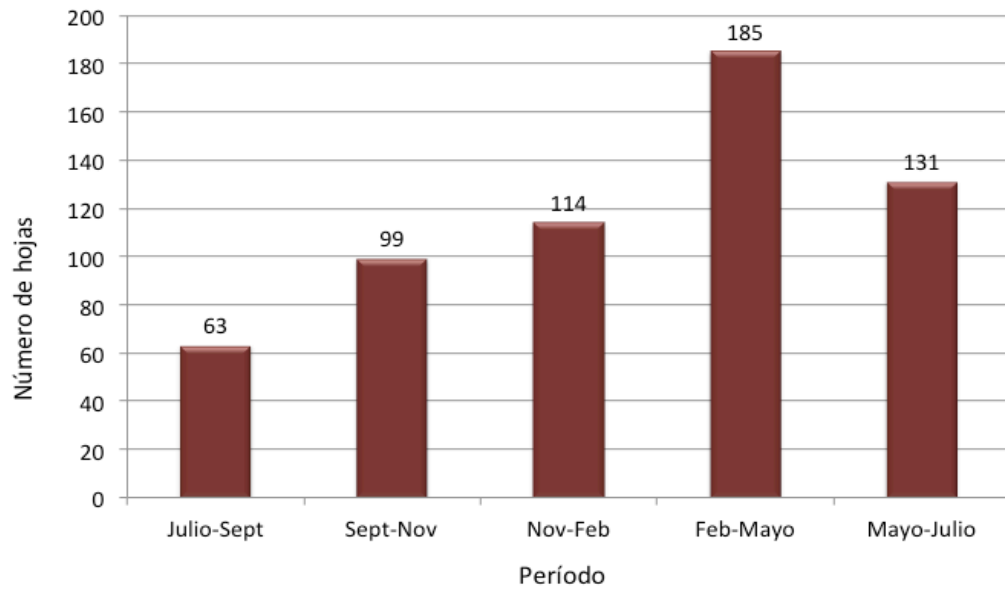


(A)

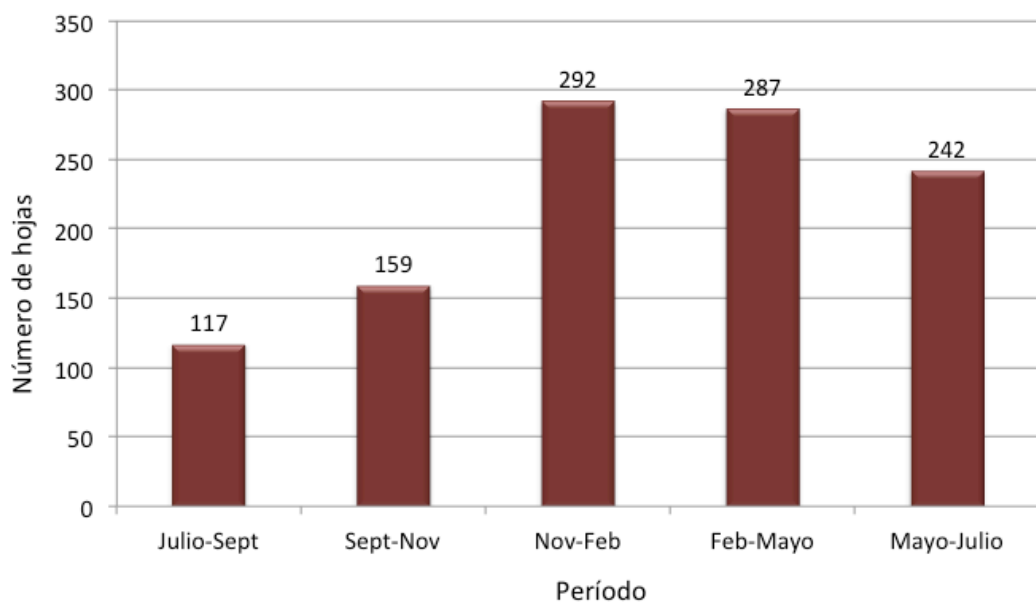


(B)

**Figura 11. (A) Estructura poblacional en la localidad de Junín (bosque secundario en recuperación).** N = 2704 individuos. Desde P (plántula) hasta J6 (juvenil 6) en cada categoría se incrementan 50 cm de altura, perteneciendo a P los individuos que miden 0–50 cm y a J6 los individuos con una altura >3 m. En las categorías de adultos el incremento es de 2 m, siendo los individuos con tronco de 0–2 m de alto los pertenecientes a la categoría A1 (adultos 1). **(B) Proporción de sexos en Junín.** N = 171 individuos adultos. Ratio sexual F:M = 0.84:1.16.

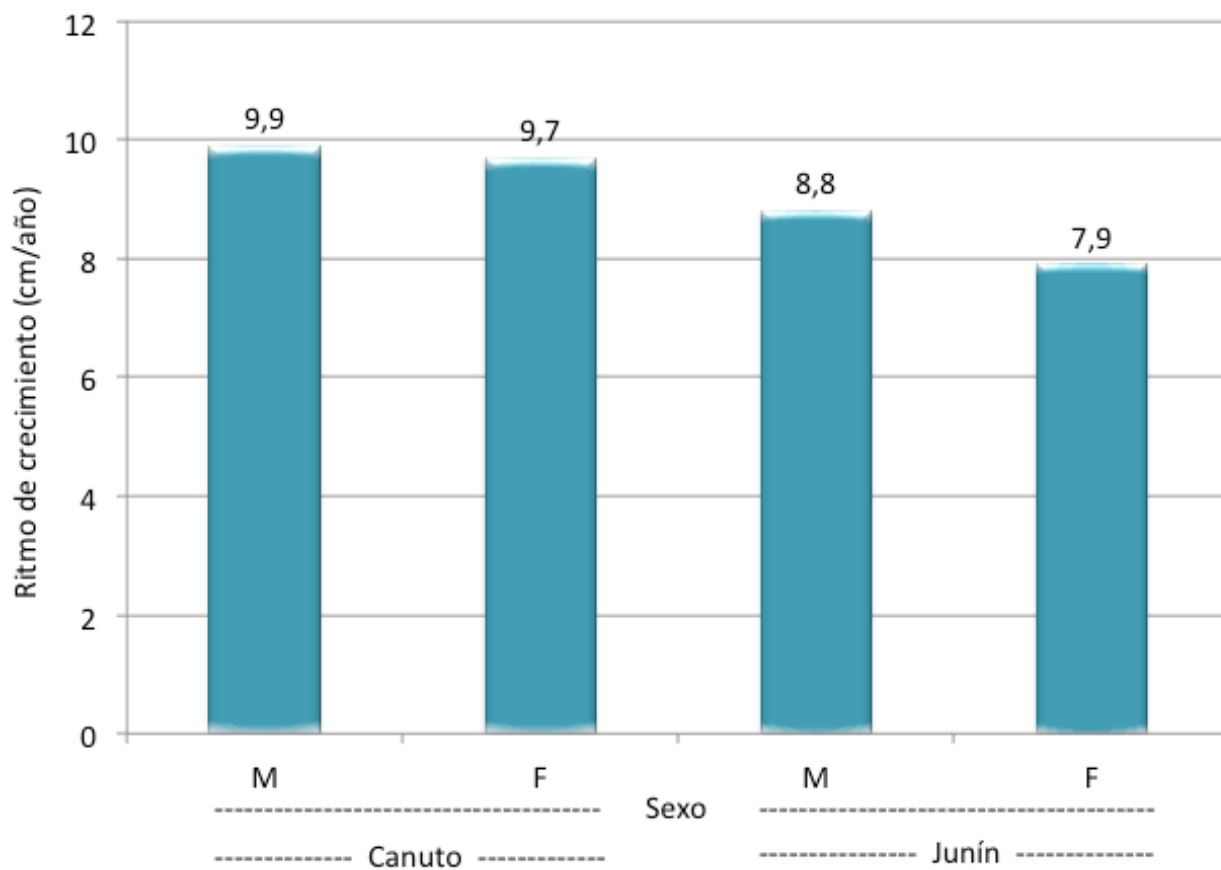


(A)

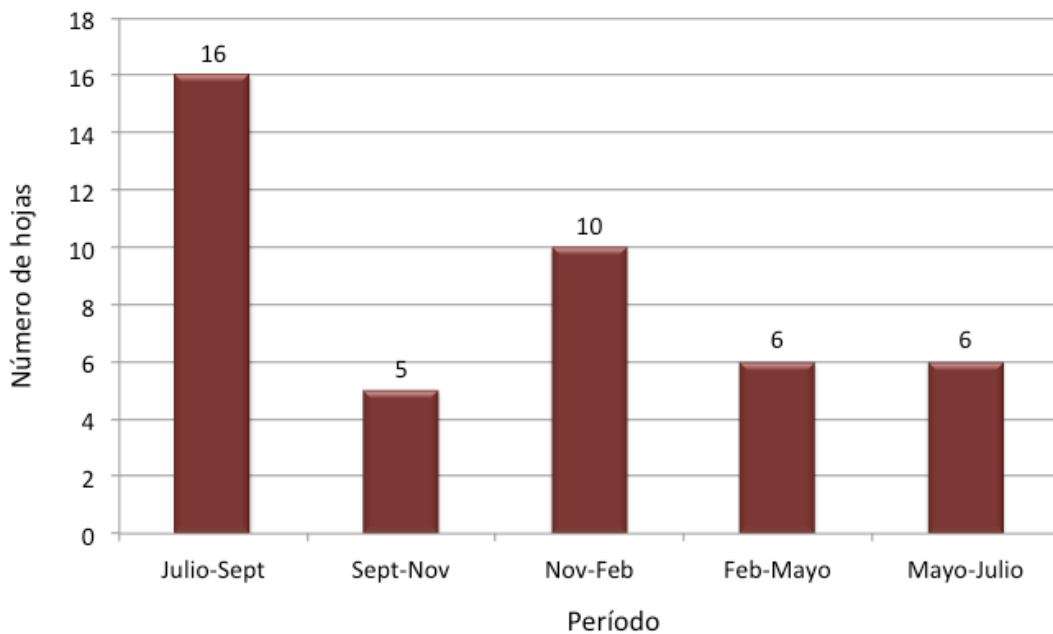


(B)

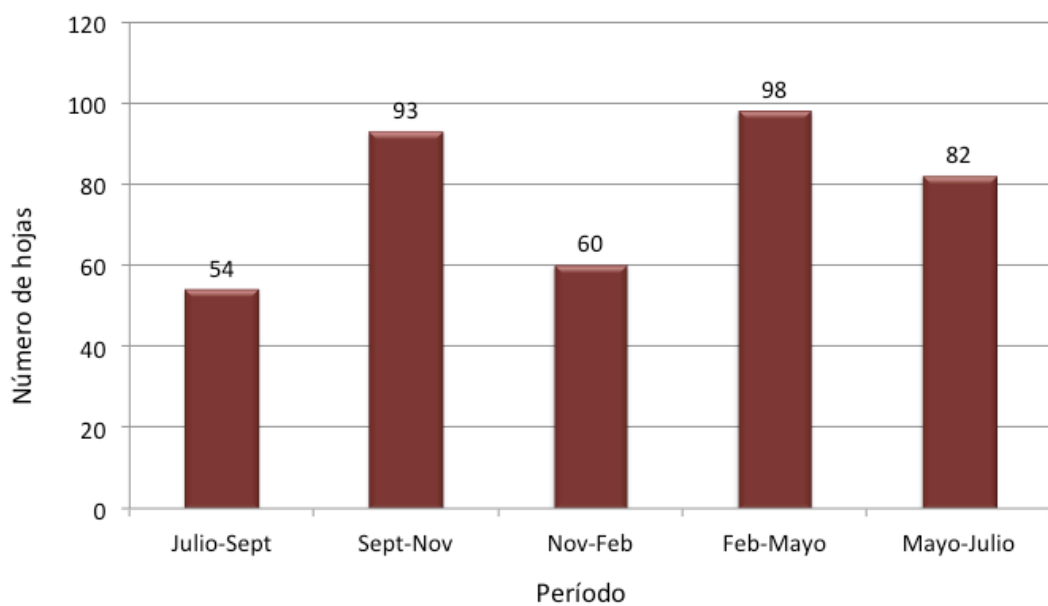
**Figura 12. Número de hojas producidas en (A) Canuto (pastizal) y (B) Junín (bosque secundario en recuperación) en cada período, de julio de 2011 a julio de 2012. Los valores no son acumulativos entre períodos subsiguientes.**



**Figura 13. Comparación del ritmo de crecimiento de machos (M) y hembras (F) entre las localidades estudiadas.**

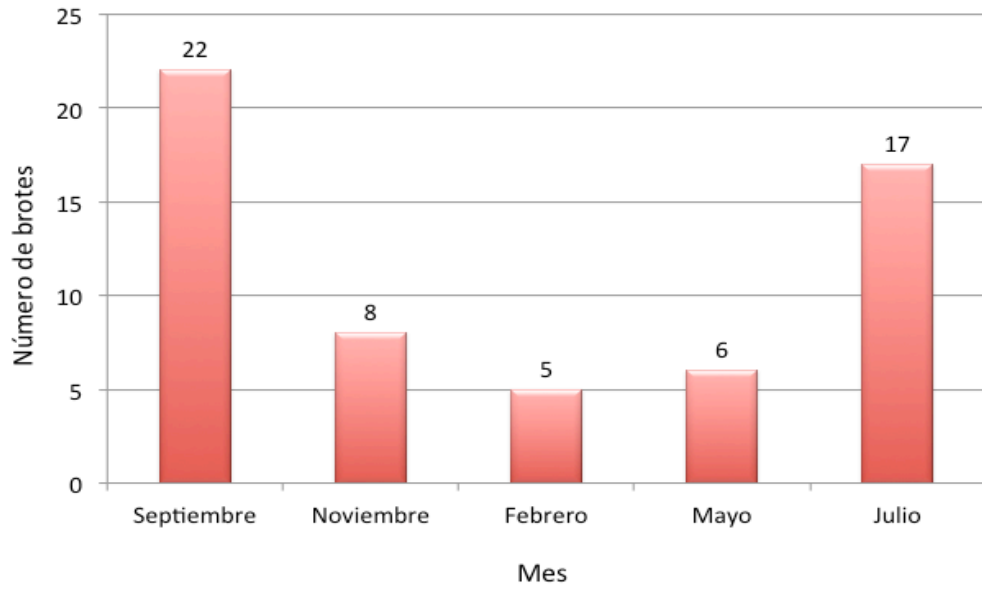


(A)

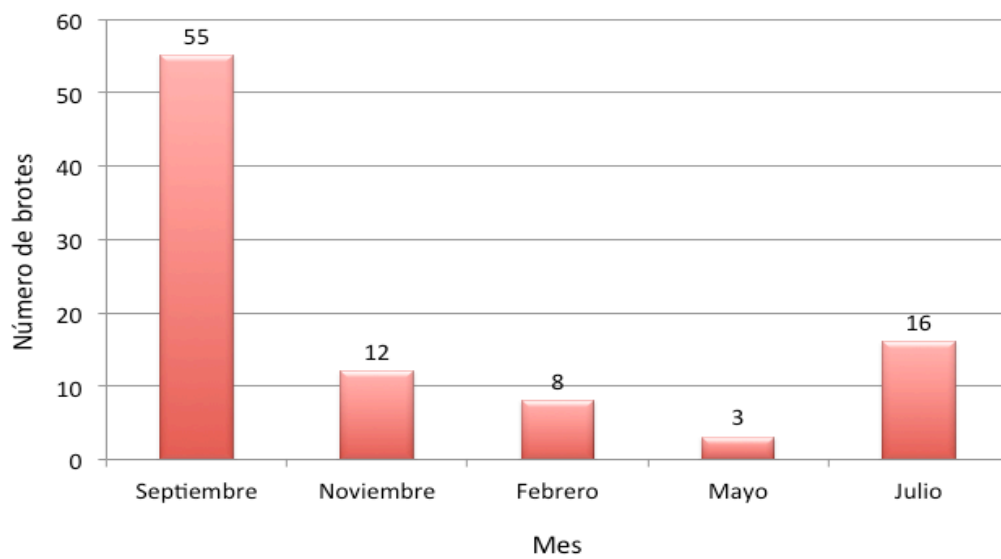


(B)

**Figura 14. Número de hojas muertas en (A) Canuto (pastizal) y (B) Junín (bosque secundario en recuperación) en cada período, de julio de 2011 a julio de 2012. Los valores no son acumulativos entre períodos subsiguientes.**

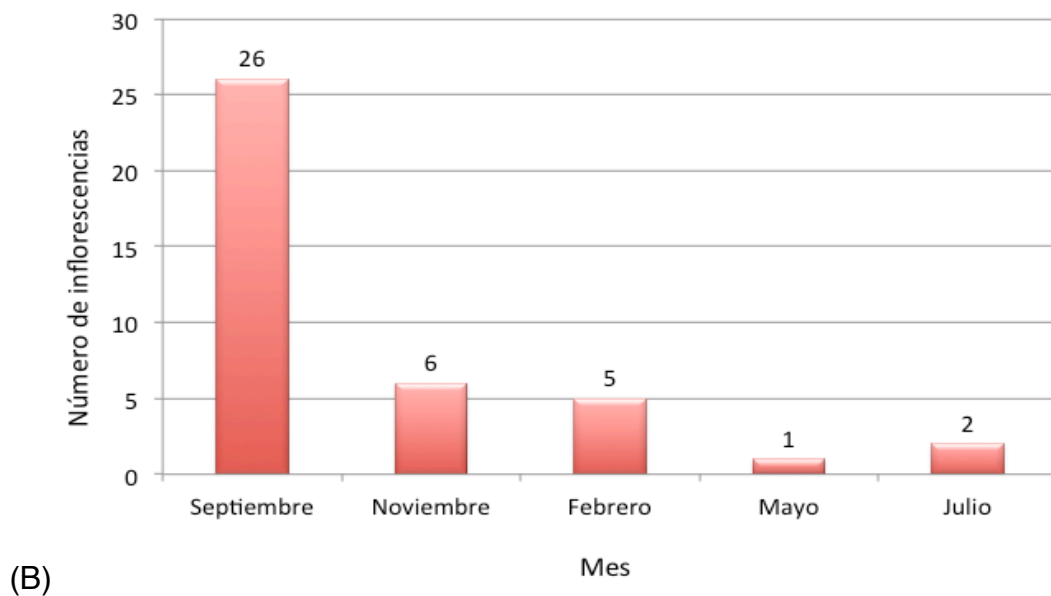
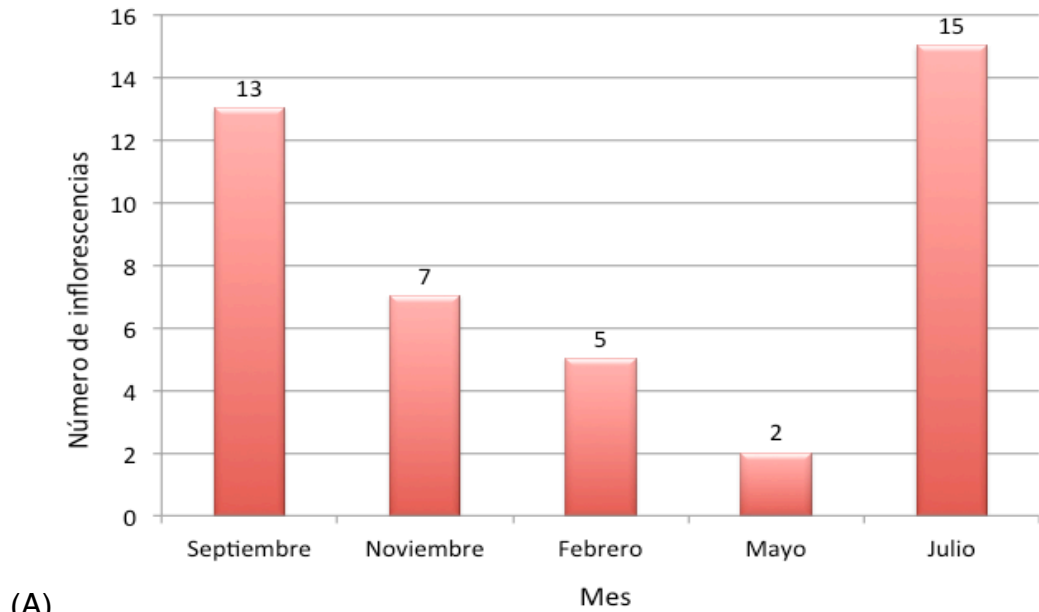


(A)

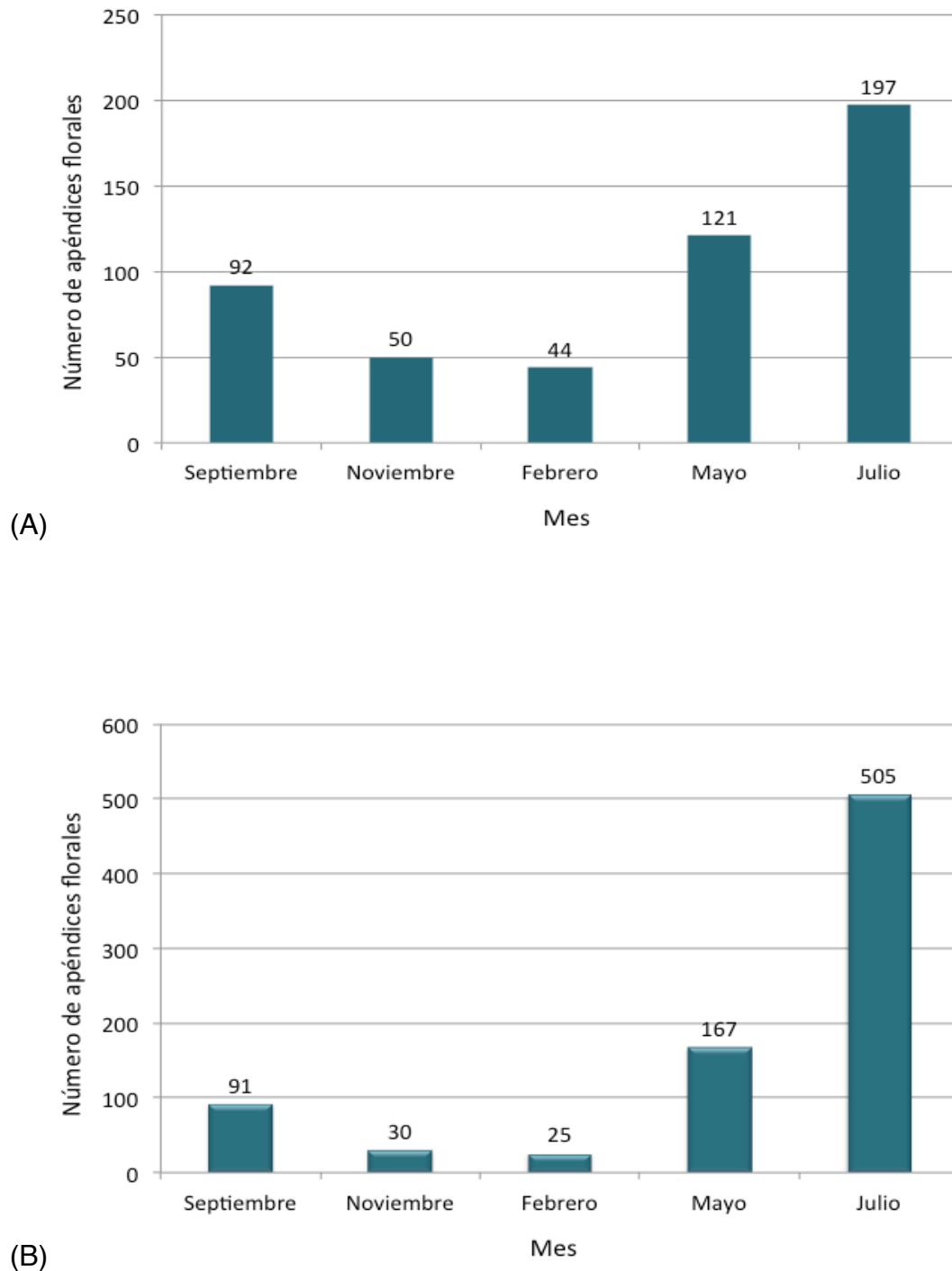


(B)

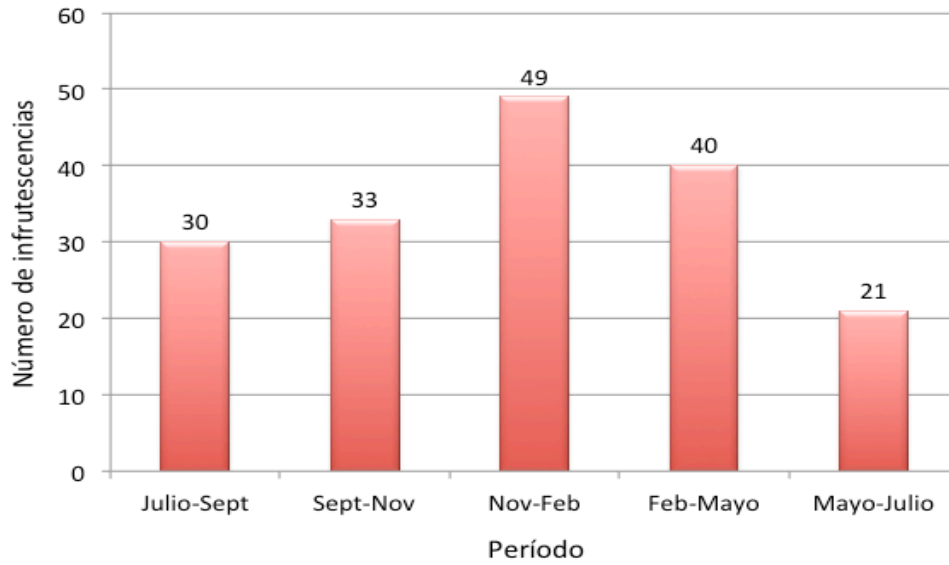
**Figura 15. Número de brotes florales femeninos registrados en cada censo en (A) Canuto (pastizal) y (B) Junín (bosque secundario en recuperación), de septiembre de 2011 a julio de 2012. Los valores no son acumulativos entre censos subsiguientes.**



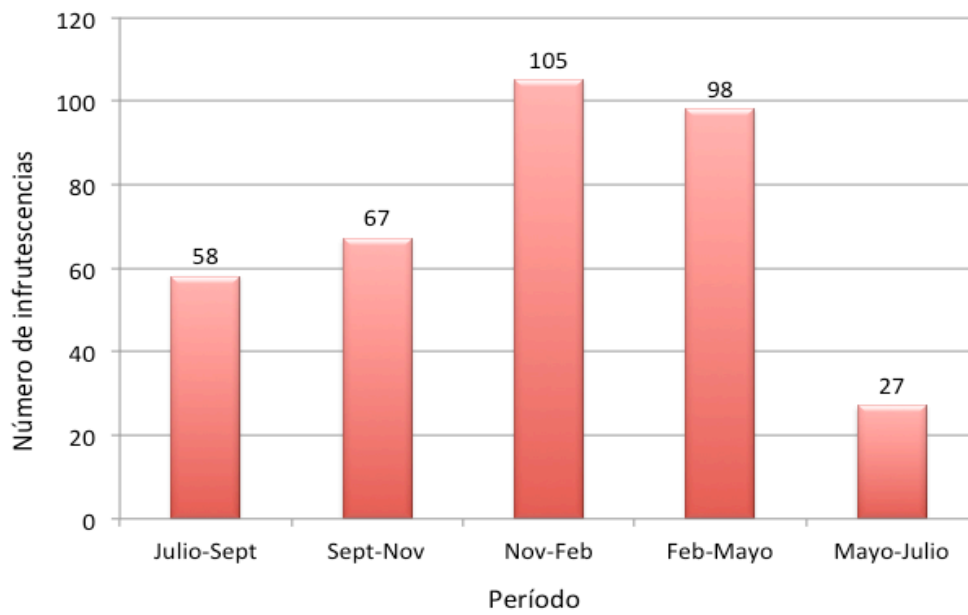
**Figura 16. Número de inflorescencias femeninas frescas registradas en cada censo en (A) Canuto (pastizal) y (B) Junín (bosque secundario en recuperación), de septiembre de 2011 a julio de 2012. Los valores no son acumulativos entre censos subsiguientes.**



**Figura 17. Número de apéndices florales masculinos registrados en cada censo en (A) Canuto (pastizal) y (B) Junín (bosque secundario en recuperación), de septiembre de 2011 a julio de 2012. Los valores no son acumulativos entre censos subsiguientes.**

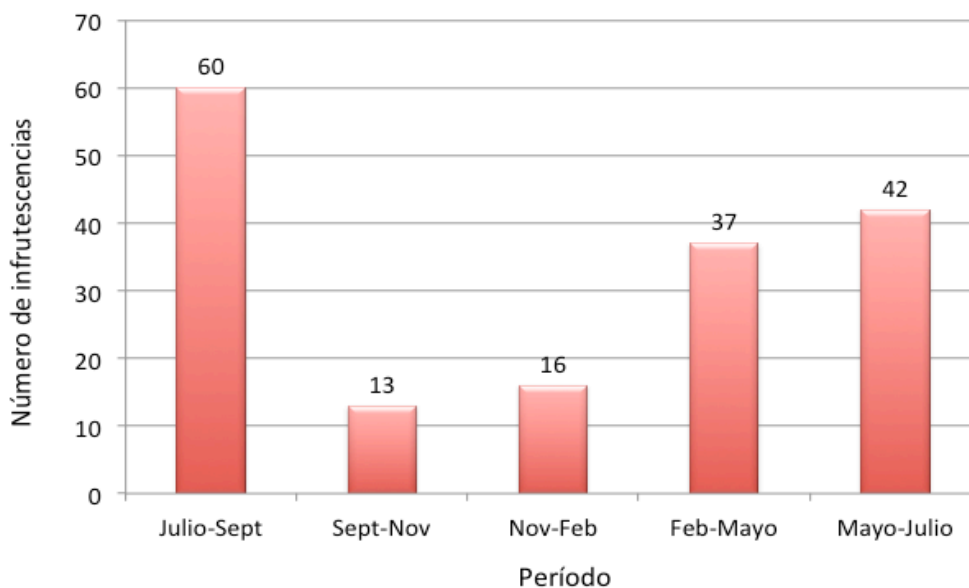


(A)

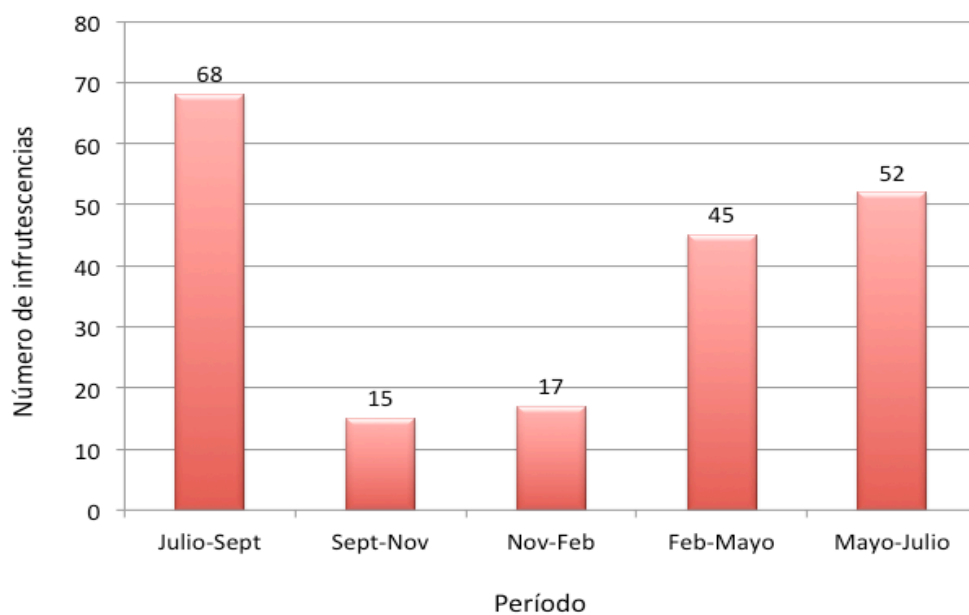


(B)

**Figura 18. Número de infrutescencias producidas en (A) Canuto (pastizal) y (B) Junín (bosque secundario en recuperación) en cada período, de julio de 2011 a julio de 2012. Los valores no son acumulativos entre períodos subsiguientes.**



(A)



(B)

**Figura 19. Número de infrutescencias abiertas (que han caído y liberado tagua) en (A) Canuto (pastizal) y (B) Junín (bosque secundario en recuperación) en cada período, de julio de 2011 a julio de 2012. Los valores no son acumulativos entre períodos subsiguientes.**

## 9. TABLAS

**Tabla 1. Estructura poblacional en Canuto (pastizal).** Número y porcentaje de individuos pertenecientes a cada categoría.

Estadío	Nº de individuos	Porcentaje de individuos
P	51	34.23%
J1	30	20.13%
J2	0	0%
J3	0	0%
J4	0	0%
J5	0	0%
J6	0	0%
A1	0	0%
A2	45	30.20%
A3	23	15.44%
A4	0	0%
Total	149	100%

Desde P (plántula) hasta J6 (juvenil 6) en cada categoría se incrementan 50 cm de altura, perteneciendo a P los individuos que miden 0–50 cm y a J6 los individuos con una altura >3 m. En las categorías de adultos el incremento es de 2 m, siendo los individuos con tronco de 0–2 m de alto los pertenecientes a la categoría A1 (adultos 1).

**Tabla 2. Estructura poblacional en Junín (bosque secundario en recuperación).** Número y porcentaje de individuos pertenecientes a cada categoría.

Estadío	Nº de individuos	Porcentaje de individuos
P	546	20.19%
J1	1022	37.80%
J2	580	21.45%
J3	248	9.17%
J4	102	3.77%
J5	34	1.26%
J6	1	0.04%
A1	13	0.48%
A2	109	4.03%
A3	44	1.63%
A4	5	0.18%
Total	2704	100%

Desde P (plántula) hasta J6 (juvenil 6) en cada categoría se incrementan 50 cm de altura, perteneciendo a P los individuos que miden 0–50 cm y a J6 los individuos con una altura >3 m. En las categorías de adultos el incremento es de 2 m, siendo los individuos con tronco de 0–2 m de alto los pertenecientes a la categoría A1 (adultos 1).

**Tabla 3. Comparación de la producción de hojas entre las localidades estudiadas.**

Período	Canuto (N = 68 individuos)		Junín (N = 171 individuos)	
	Total de hojas nuevas <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>	Total de hojas muertas <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>	Total de hojas nuevas <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>	Total de hojas muertas <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>
Julio 2011 (censo inicial)	Total inicial de hojas vivas en c/corona: 664		Total inicial de hojas vivas en c/corona: 1929	
Julio - Septiembre	63 (0.93)	16 (0.24)	117 (0.68)	54 (0.31)
Septiembre - Noviembre	99 (1.46)	5 (0.07)	159 (0.92)	93 (0.54)
Noviembre - Febrero	114 (1.68)	10 (0.15)	292 (1.70)	60 (0.35)
Febrero - Mayo	185 (2.72)	6 (0.09)	287 (1.67)	98 (0.57)
Mayo - Julio	131 (1.93)	6 (0.09)	242 (1.41)	82 (0.48)
Julio 2011 - Julio 2012	592 (8.71)	43 (0.63)	1097 (6.38)	387 (2.25)
Julio 2012 (censo final)	Total final de hojas vivas en c/corona: 1213		Total final de hojas vivas en c/corona: 2639	

<sup>a</sup> Valores fuera de paréntesis: de toda la población. <sup>b</sup> Valores dentro de paréntesis: promedio para cada individuo. <sup>c</sup> Al valor inicial de hojas vivas se adiciona el número de hojas nuevas en el año y se sustrae el número de hojas muertas en el año.

**Tabla 4. Crecimiento de brotes foliares (cogollos) en hembras y machos en Canuto (pastizal).** Las mediciones de noviembre de 2011 y febrero de 2012 corresponden a la altura total (en cm) de los cogollos, desde la base hasta el ápice.

Individuo	Sexo	Nº de cogollos	Cogollo estudiado	Nov. 2011 (cm)	Feb. 2012 (cm)	Incremento (cm)	Estado final
3	F	3	medio	400	500	100	Hoja expandida
13	M	3	medio	380	450	70	Cogollo
18	M	2	pequeño con 2 lóbulos	300	450	150	hoja expandida
26	F	3	medio	360	550	190	Cogollo
31	M	2	pequeño con 2 lóbulos	350	400	50	hoja expandida
34	F	3	medio	360	600	240	Hoja expandida
36	F	3	medio	340	550	210	Hoja expandida
46	M	2	pequeño con 2 lóbulos	320	400	80	Cogollo
62	M	2	pequeño con 2 lóbulos	320	450	130	Cogollo
66	F	3	medio	340	600	260	Hoja expandida

**Tabla 5. Crecimiento de brotes foliares (cogollos) en hembras y machos en Junín (bosque secundario en recuperación).** Las mediciones de noviembre de 2011 y febrero de 2012 corresponden a la altura total (en cm) de los cogollos, desde la base hasta el ápice.

Individuo	Sexo	Nº de cogollos	Cogollo estudiado	Nov. 2011 (cm)	Feb. 2012 (cm)	Incremento (cm)	Estado final
39	M	3	medio	450	500	50	Cogollo
48	M	3	medio	400	600	200	Hoja en expansión
51	M	3	medio	480	650	170	Hoja expandida
74	M	3	medio	400	550	150	Cogollo
89	M	3	medio	380	450	70	Hoja en expansión
81	F	3	medio	310	500	190	Cogollo
107	F	3	medio	400	600	200	Hoja expandida
134	F	3	medio	500	650	150	Hoja en expansión
136	F	3	medio	430	450	20	Hoja expandida
145	F	3	medio	450	600	150	Hoja expandida

**Tabla 6. Comparación de la producción de brotes florales e inflorescencias femeninas frescas entre las localidades estudiadas.**

Censo	Canuto (N = 38 hembras)		Junín (N = 70 hembras)	
	Total de brotes florales <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>	Total de inflorescencias <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>	Total de brotes florales <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>	Total de inflorescencias <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>
Septiembre	22 (0.58)	13 (0.34)	55 (0.79)	26 (0.37)
Noviembre	8 (0.21)	7 (0.18)	12 (0.17)	6 (0.09)
Febrero	5 (0.13)	5 (0.13)	8 (0.11)	5 (0,07)
Mayo	6 (0.16)	2 (0.05)	3 (0.04)	1 (0.01)
Julio	17 (0.45)	15 (0.39)	16 (0.23)	2 (0.03)
Total anual	58 (1.53)	42 (1.11)	94 (1.34)	40 (0.57)

<sup>a</sup> Valores fuera de paréntesis: de toda la población. <sup>b</sup> Valores dentro de paréntesis: promedio para cada individuo.

**Tabla 7. Comparación de la reposición de infrutescencias (pérdidas y ganancias) entre las localidades estudiadas.**

Período	Canuto (N = 38 hembras)		Junín (N = 70 hembras)	
	Total de infrutescencias abiertas <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>	Total de infrutescencias nuevass <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>	Total de infrutescencias abiertas <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>	Total de infrutescencias nuevass <sup>a</sup> (por c/planta) <sup>b</sup>
Julio 2011 (censo inicial)	Total inicial de infrutescencias en las plantas: 506		Total inicial de infrutescencias en las plantas: 403	
Julio - Septiembre	60 (1.58)	30 (0.79)	68 (0.97)	58 (0.83)
Septiembre - Noviembre	13 (0.34)	33 (0.87)	15 (0.21)	67 (0.96)
Noviembre - Febrero	16 (0.42)	49 (1.29)	17 (0.24)	105 (1.50)
Febrero - Mayo	37 (0.97)	40 (1.05)	45 (0.64)	98 (1.40)
Mayo - Julio	42 (1.11)	21 (0.55)	52 (0.74)	27 (0.39)
Julio 2011 - Julio 2012	168 (4.42)	173 (4.55)	197 (2.81)	355 (5.07)
Julio 2012 (censo final)	Total final de infrutescencias en las plantas: 511		Total final de infrutescencias en las plantas: 561	

<sup>a</sup> Valores fuera de paréntesis: de toda la población. <sup>b</sup> Valores dentro de paréntesis: promedio para cada individuo. <sup>c</sup> Al valor inicial de infrutescencias se adiciona el número de infrutescencias nuevas en el año y se sustrae el número de infrutescencias abiertas en el año.

**Tabla 8. Comparación de la duración de fenofases entre las localidades estudiadas.**

Fenofase	Localidad	
	Canuto	Junín
BP	41.3 ± 3.5	44.1 ± 3.5
BB	14.1 ± 0.8	14.4 ± 0.7
IF	13.5 ± 1.0	14.6 ± 0.7
IM	14.5 ± 0.9	14.8 ± 0.5
IS	165.2 ± 25.9	175 ± 24.5
A	163.8 ± 7.0	168 ± 5.6
G	30.1 ± 4.2	32,2 ± 4.9
M	58.8 ± 4.2	56 ± 2.8
TB	225.4 ± 6.3	225.4 ± 6.3
TD	250.6 ± 12.6	253.4 ± 7.7
Desarrollo total en días	977.2	998.2
Desarrollo total en semanas	139.6	142.6
Desarrollo total en meses	34.9	35.7
Desarrollo total en años	2.9	3.0

Los valores expresados corresponden a días de duración. BP (brote en perfilo), BB (brote en bráctea), IF (inflorescencia fresca), IM (inflorescencia marchita), IS (inflorescencia seca), A (infrutescencia con semillas en agua), G (infrutescencia con semillas en gelatina), M (infrutescencia con semillas en mocoche), TB (infrutescencia con semillas en tagua blanda), TD (infrutescencia con semillas en tagua dura hasta la caída de las mismas).

## 10. ANEXOS

**Anexo 1. Individuos adultos en la localidad de Canuto (pastizal).** A la izquierda: una hembra cargada con varias infrutescencias; se muestran las semillas de tagua. A la derecha: un macho con una inflorescencia expandiéndose.



**Anexo 2. Individuos juveniles en la localidad de Junín (bosque secundario en recuperación).** Hacia la parte de atrás de la foto se observan varios adultos.



**Anexo 3. Localidades estudiadas: (A) Canuto (pastizal) y (B) Junín (bosque secundario en recuperación).**



(A)



(B)

**Anexo 4. Principales recursos derivados de *Phytelephas aequatorialis*:**

**(A) un techo elaborado con cade y (B) semillas secas de tagua.**



(A)



(B)

## DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Janice María Jácome Andrade, C.I. 1312136490, autora del trabajo de graduación intitulado: “Estructura poblacional, productividad y fenología floral de *Phytelephas aequatorialis* (tagua) en la costa ecuatoriana”, previa a la obtención del grado académico de **LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en la Facultad de **Ciencias Exactas y Naturales**:

1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 17 de Mayo

Srta. Janice María Jácome Andrade

C.I. 1312136490

