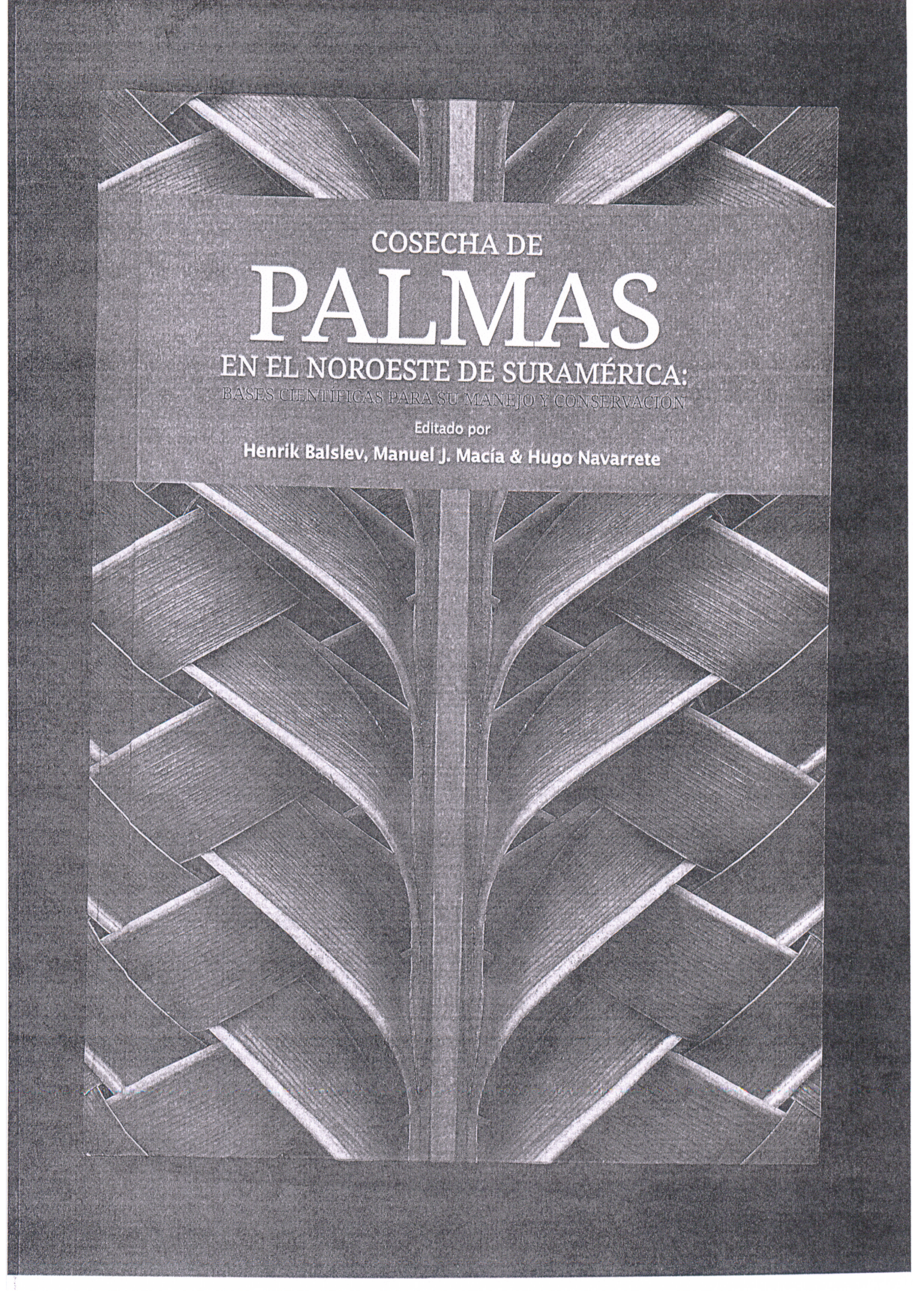

COSECHA DE
PALMAS
EN EL NOROESTE DE SURAMÉRICA:
BASES CIENTÍFICAS PARA SU MANEJO Y CONSERVACIÓN
Editado por
Henrik Balslev, Manuel J. Macía & Hugo Navarrete



Fotografías: N. García / R. Cámara-Leret

Esta publicación —a la que han precedido otras parciales, fruto del proceso investigativo— pretende ser la última del proyecto internacional realizado por investigadores pertenecientes a diez instituciones de educación superior de Europa y del noroeste de América Latina. Entre ellas, la Escuela de Ciencias Biológicas de la *Pontificia Universidad Católica del Ecuador* (PUCE).

Las palmas constituyen el grupo de plantas útiles más importante en los bosques tropicales de América, pues proporcionan a muchas poblaciones rurales alimentos, materiales de construcción, fibras, etc.

En esta investigación se estudió, documentó y analizó la diversidad de los usos de las palmas, y la importancia y el valor de sus productos para las comunidades rurales locales del Ecuador, Colombia, Perú y Bolivia.

También se estudiaron la resiliencia de los ecosistemas y los límites de su funcionalidad. Esto con el fin de que se pueda lograr una sostenibilidad en el manejo y aprovechamiento de los recursos provenientes de las palmas.

Fueron objeto de análisis las políticas para el uso sostenible y el manejo de las palmas, así como las prácticas administrativas relacionadas con el uso y el comercio de productos de palmas. Algunas pequeñas industrias y el comercio basados en productos de las palmas fueron evaluados a nivel tanto local como internacional.

Si bien esta obra cierra el ciclo del programa internacional PALMS, constituye una motivación que genera desafíos importantes para la prosecución de futuras investigaciones en este campo.

Manuel Corrales Pascual S.J.
Rector de la PUCE

ISBN 978-9978-77-230-0

Centro de Publicaciones
PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

Cosecha de palmas en el noreste de Suramérica: bases científicas para su manejo y conservación

© 2015 Pontificia Universidad Católica del Ecuador
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

© 2015 Henry Balslev, Manuel J. Macía y Hugo Navarrete (editores)

Centro de Publicaciones
Av. 12 de Octubre y Robles
Apartado n.º 17-01-2184
Telf: (593) (02) 2991 700
publicacionespuce@puce.edu.ec

Pontificia Universidad Católica del Ecuador

Dr. Manuel Corrales Pascual, S. J. – Rector

Ing. Pablo Iturralde Ponce – Vicerrector

Dr. Carlos Acurio Velasco – Director General Académico

Santiago Vizcaíno Armijos – Director del Centro de Publicaciones

Comité Ejecutivo de Publicaciones:
Mercedes Mafla Simon
León Espinosa Ordóñez
Álvaro Mejía Salazar
Santiago Vizcaíno Armijos

Edición y corrección de lenguaje, diseño y diagramación: María Dolores Villamar

Portada: Gabriela Pallares P.

Impresión: EKSEPTION

Primera edición, 2015, 300 ejemplares.
Quito, Ecuador.
ISBN: 978-9978-77-230-0

Contenido

Progresos y logros alcanzados en cinco años de estudio de las palmas 7
Henrik Balslev, Manuel J. Macía & Hugo Navarrete

1 Diversidad y abundancia de palmas 13
Henrik Balslev, Dennis Pedersen, Hugo Navarrete & Jean-Christophe Pintaud

2 Patrones genéticos y ecológicos de las palmas: la influencia humana 27
Jean-Christophe Pintaud, Rommel Montúfar, Fabien Anthelme & María José Sanín

3 Usos de las palmas por poblaciones rurales 57
Manuel J. Macía, Rodrigo Cámara-Leret & Narel Paniagua-Zambrana

4 Palmas útiles de Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú 87
Mónica Moraes R., Narel Paniagua-Zambrana, Rodrigo Cámara-Leret, Henrik Balslev & Manuel J. Macía

5 Comercialización de productos de palmas nativas: una visión general del estado actual y tendencias futuras 103
Maximilian Weigend, Henrik Balslev, Dennis Pedersen, Monica Gruezmacher, Moritz Mittelbach, Betty Millán & Grischa Brokamp

6 Sostenibilidad de la cosecha de palmas 131
Rodrigo Bernal, Claudia Torres, Néstor García, Carolina Isaza, Jaime Navarro, Martha Isabel Vallejo, Gloria Galeano & Henrik Balslev

7 Políticas de uso y manejo sostenible de productos de palmas 175
Renato Valencia, Gloria Galeano, Helle Munk Ravnborg, Mónica Moraes R., Mayra Minazunta & Henrik Balslev

8 Bioinformática y la familia de las palmas 213
William J. Baker, Robert Allkin, Abigail M. Barker, Manuel J. Macía, Alex Theys, Soraya Villalba & Lauren M. Gardiner

9 La comunicación: uso de los conocimientos para la toma de decisiones y divulgación de la información 223
Mónica Moraes R., Hugo Navarrete, Gabriela Vaca, Camila de Urioste & Dennis Pedersen

Extended summary in English 241

Apéndice
Palmas nativas de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia 269

Índices
Nombres científicos 287
Nombres comunes 293

Autores 295

Editores 299

2 Patrones genéticos y ecológicos de las palmas: la influencia humana

Jean-Christophe Pintaud[a*], Rommel Montúfar[b], María José Sanín[c] & Fabien Anthelme[a,b]

[a] Institut de Recherche pour le Développement (IRD). Montpellier, Francia.
[b] Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador.
[c] Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.

* Jean-Christophe.Pintaud@ird.fr

Introducción

Distribución de la diversidad de las palmas

El noroeste de Suramérica presenta una geografía sumamente compleja, con grandes contrastes y abruptos gradientes ecológicos. Este entorno es particularmente propicio para la diversificación biológica y ecológica, y la familia de las palmas lo ilustra perfectamente, con 333 especies (93 endémicas) en la zona conformada por Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Apéndice). En Suramérica crecen 457 especies de palmas.

La región está básicamente estructurada por un eje latitudinal, la línea ecuatorial, y un eje longitudinal, la cordillera de los Andes. El primero determina la transición estacional entre el hemisferio norte y el hemisferio sur. Adicionalmente, en esta misma latitud confluyen el cambio de régimen de las corrientes marinas que genera profundos efectos climáticos que son a su vez moldeados por la topografía de los Andes, determinando una compartimentación del ambiente a diversas escalas.

El primer nivel de compartimentación es la separación por los Andes de la región costera del océano Pacífico y de la región amazónica. La primera se caracteriza por poseer uno de los gradientes climáticos más abruptos del mundo, con una transición de norte a sur que va desde el bosque pluvial del Chocó-Darién, que recibe hasta 10 000 mm de precipitación anual, hasta el desierto costero de Perú-Chile, donde las precipitaciones son virtualmente de 0 mm en el sector de Atacama. Entre estas dos formaciones sumamente contrastadas, la transición de la vegetación está representada por el bosque seco tumbesino[1],

que alberga solamente siete especies de palmas[2]. El bosque pluvial del Chocó-Darién es en cambio particularmente propicio para el desarrollo de estas plantas, familia termo-higrófila por esencia, que presenta una gran exuberancia y diversidad en este entorno (122 especies). Al lado este de la cordillera de los Andes el bosque húmedo amazónico ofrece, en una superficie mucho mayor que la costa pacífica, similares condiciones favorables para las palmas que alcanzan allí su mayor diversidad (165 especies).

Entre estas dos regiones bajas se ubican los Andes, montañas donde las palmas se pueden encontrar hasta los 3500 m de altitud; su diversidad es máxima en el bosque nublado subandino (1000–1800 m) y disminuye conforme aumenta la elevación, permaneciendo solamente tres géneros (*Ceroxylon*, *Geonoma* y *Parajubaea*) por encima de los 2900 m. En total, los Andes albergan 137 especies de palmas (Apéndice).

Evolución del entorno físico y dinámica de la especiación

La evolución biológica del noroeste de Suramérica está íntimamente ligada al desarrollo de los Andes. Aunque la cordillera andina inició su levantamiento hace aproximadamente 100 MA, su mayor desarrollo se concentra en los últimos 25 MA. La orogénesis en los Andes tropicales presenta una propagación de sur a norte, con la parte más antigua y ancha localizada al sur de Perú y Bolivia, donde el eje de la cordillera cambia de orientación, formando el Oroclino Andino Central (OAC)[3]. La parte norte de los Andes (Colombia y norte de Ecuador) alcanzó alturas elevadas solamente en el Plio-Pleistoceno (5–1 MA). Esta dinámica tiene dos consecuencias importantes. Primero, muchos taxones andino-tropicales presentan su centro de origen en la parte más antigua al sur (OAC) y una dinámica de dispersión, colonización y diversificación hacia el norte, alcanzando en último término las cordilleras costeras del Caribe[4]. Hacia el sur se puede identificar una limitada colonización en Bolivia, debido a la terminación del dominio montañoso tropical en el que se desarrolla *Ceroxylon*. La segunda consecuencia es que los Andes actuaron durante mucho tiempo como una barrera permeable entre la región costera del Pacífico y la región amazónica, permitiendo intercambios de taxones tropicales y submontanos. La propagación del levantamiento andino se hace también de oeste a este, lo que produce numerosos cambios en la Amazonía, incluyendo la retractación y desaparición del sistema marino-lacustre de Pebas entre 12 y 5 MA, y la separación, por la aparición del arco de Fitzcarrald, de una cuenca noroeste con un clima perhúmedo y una cuenca suroeste con un clima netamente estacional[5]. Esta rápida evolución del ambiente físico promueve una dinámica particularmente activa de la especiación, en particular en su modalidad alopátrica, debido a la compartimentación topográfica e hidrológica y por efecto de adaptación a una gran variedad de nuevos ecosistemas[6]. Estos patrones evolutivos están particularmente marcados en la familia de las palmas, como se ilustrará con ejemplos de varios niveles taxonómicos y escales temporales.

La influencia humana en la diversidad y dinámica genética y ecológica de las palmas

Los patrones ecológicos y genéticos actualmente observados son en gran medida el resultado de la combinación de los factores naturales de estructuración de las

comunidades de palmas y la presión antrópica. La acción humana interviene en varios niveles, de manera drástica y visible en el caso de la deforestación y fragmentación del bosque, o de forma más sutil pero con importantes consecuencias tratándose del extractivismo en poblaciones naturales de especies útiles y de la alteración de las comunidades de dispersores de semillas y polinizadores, de que dependen las palmas para su regeneración[7].

Las respuestas de las palmas a las perturbaciones humanas pueden a su vez influir en la estructura y composición de los ecosistemas y paisajes. La capacidad de las diferentes especies de mantener y reorganizar sus poblaciones frente a estas presiones determina su nivel de resiliencia. Esta noción es compleja dado que incorpora factores que pueden actuar en forma antagonista; por ejemplo, una población puede responder a una alteración de su ambiente positivamente a nivel demográfico (aumento de la densidad de individuos), pero negativamente a nivel genético (pérdida de diversidad genética). Una meta importante de los estudios realizados fue identificar indicadores de resiliencia que incorporen la complejidad y den luces sobre la viabilidad a largo plazo de los ecosistemas en los que las palmas son un componente clave.

1. Determinantes naturales de la estructuración de la diversidad de las palmas

1.1. Estructuración a largo plazo: evolución de las palmas durante el Cenozoico

La familia de las palmas apareció en la región boreotropical hace alrededor de 120 MA[8] y la diversificación hacia sus linajes actuales empezó hace alrededor de 100 MA[9]. Las palmas llegan a Suramérica durante el Cretácico superior, hace aproximadamente 75 MA[10]. Posteriormente a la crisis biológica del límite Cretácico-Cenozoico (65 MA), un largo período, cálido y húmedo, entre el Paleoceno superior y el Eoceno medio (60–55 MA), permitió la extensión del bosque tropical húmedo, cuna de las palmas, en el continente suramericano[11]. El registro fósil de este período demuestra un gran desarrollo y diversificación de las palmas, desde el Caribe hasta la Patagonia, en particular en la subfamilia Arecoideae[12,13]. Sin embargo, existe poca información filogenética acerca de esta diversidad antigua, debido a las crisis climática y biológica (olas de extinciones características de los límites entre épocas geológicas como en el Pérmico-Triásico, Cretácico-Terciario) del límite Eoceno-Oligoceno (34 MA) que tuvo un profundo impacto en la composición de la flora tropical y produjo una glaciación en las latitudes superiores[14]. El retorno de condiciones climáticas favorables y estables inmediatamente después, durante el Oligoceno (32–26 MA), permitió una rápida recuperación de los linajes termófilos supervivientes, resultando en un cambio de estructura filogenética y una redistribución geográfica de los taxones en todas las floras y faunas tropicales[15]. A partir de esta época (Cenozoico medio 34–30 MA), la información filogenética que se puede obtener sobre las palmas del oeste de Suramérica es precisa y abundante[16–20]. Desde el punto de vista de la ecología evolutiva, la historia filogenética de las palmas de la región puede enmarcarse en la dualidad conservadurismo versus diversificación de nichos[6,21,22]. El conservadurismo de nicho implica que los taxones tienen poca adaptabilidad

ecológica y por tanto su expansión y diversificación depende de su capacidad para colonizar nuevos ambientes con las mismas características que sus ecosistemas de origen. En este tipo de dinámica, la dispersión es un factor esencial. Por otro lado, la diversificación de nichos supone que los taxones tienen la capacidad de adaptarse *in situ* a nuevas condiciones ambientales y diversificarse mediante radiación ecológica. En este caso la plasticidad adaptativa de los taxones es el factor predominante. Sin embargo, las dos modalidades no son mutuamente excluyentes. Por el contrario, se trata de dos extremos de un rango de posibilidades y pueden combinarse a diferentes niveles taxonómicos (por ejemplo conservadurismo de nicho a nivel de un género y diversificación de subnichos entre las especies).

Dentro de las palmas suramericanas, dos grupos particularmente estudiados en el proyecto PALMS, los Bactridinae y los Ceroxyleae, ilustran bien estas dos tendencias de diversificación y conservadurismo de nicho respectivamente.

Evolución y diversificación de nicho en los Bactridinae

Los Bactridinae son un grupo endémico neotropical con alrededor de 150 especies, dentro de la tribu pantropical de los Cocoseae, que se destaca por la presencia de espinas epidérmicas, al menos en las hojas, y frecuentemente en varios órganos vegetativos y reproductivos (tallos, inflorescencia y frutos). Tuvieron un gran éxito evolutivo en todo el Neotrópico, lo que se evidencia tanto en el número de especies como en la diversificación morfológica que supera a la de cualquier otro grupo de palmas en la región. Fenómenos adaptativos particularmente originales incluyen el hábito trepador, desarrollado en *Desmoncus*, la miniaturización en *Bactris*, y por el contrario el gigantismo en *Astrocaryum*[23]. En relación con esta variabilidad morfológica, los Bactridinae prosperan en una gran diversidad de ecosistemas y de nichos dentro de cada ecosistema. Entre las adaptaciones más notorias se orbservan: (1) el desarrollo del hábito acaulescente y graminiforme en especies de *Acrocomia* y *Astrocaryum* del Cerrado (vegetación seca de sabana adaptada al fuego), (2) la adaptación a inundaciones periódicas en la margen de cuerpos de agua en la Amazonía (*Astrocaryum jauari* y *Bactris riparia*), (3) las formas estoloníferas en terrazas aluviales (*Bactris bifida*, *Bactris bidentula*) y (4) toda una gama de formas de vida que se hallan en los bosques tropicales húmedos, desde las especies de sotobosque muy especializadas en estos ambientes poco luminosos (*Aiphanes ulei*, *Astrocaryum sciophilum*, *Bactris simplicifrons*, *B. hirta*, *B. aubletiana*) hasta las grandes emergentes como *Astrocaryum aculeatum* y *A. chambira* (Figura 2-1).

Los estudios de filogenia y datación molecular sitúan el origen del linaje de los Bactridinae hace alrededor de 50 MA, cuando se separa de las Elaeidinae, su grupo hermano. Sin embargo, no hay información filogenética sobre su evolución antigua y escasa información fósil hasta que aparecen de manera casi simultánea los géneros actuales, inmediatamente después de la crisis biológica del Eoceno terminal (hace 34 MA). A partir de este momento, cada género tiene una historia evolutiva distinta[18].

El género *Aiphanes* se origina probablemente en el bosque nublado andino. El calentamiento global del Oligoceno superior (hace 25 MA) favorece su expansión en forma de dos linajes, uno

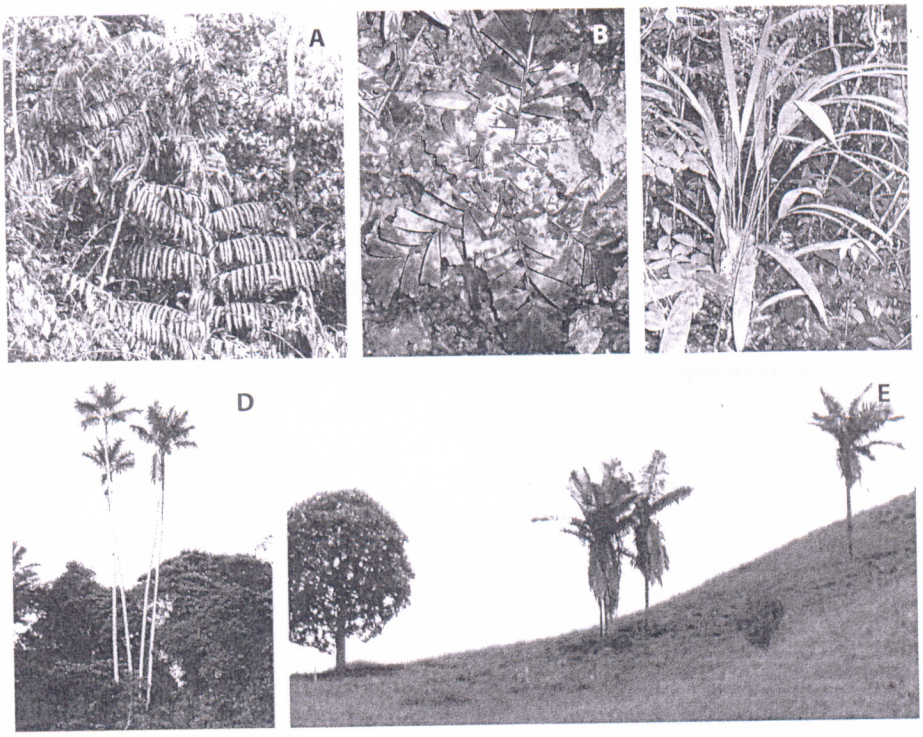


Figura 2-1. Diversidad morfológica y ecológica en la subtribu Bactridinae.
Hábito trepador: A) *Desmoncus horridus* en un bosque secundario
Hábito subacaulescente en bosque tropical húmedo: B) *Aiphanes ulei*, C) *Bactris kilippii*,
D) Palma multicaule emergente en bosque ribereño amazónico (*Astrocaryum jauari*),
E) Palma monocaule en un pastizal (*Astrocaryum perangustatum*).

distribuido en la margen de los grandes biomas neotropicales (islas caribeñas, bosques secos periandinos e interandinos), y el otro diversificado intensamente después del óptimo climático del Mioceno medio (hace 13 MA) en los bosques andinos húmedos y los bosques tropicales adyacentes del Chocó-Darién y de la Amazonía occidental. Esta dinámica de migración y adaptación del género *Aiphanes* resulta actualmente en una distribución con un amplio rango altitudinal (0–2900 m) y extremos gradientes de precipitación (1000–10 000 mm) desde el bosque seco tumbesino hasta el bosque pluvial del Chocó.

Por su parte, el género *Desmoncus* se diversifica en los bosques tropicales húmedos de toda la región Neotropical desde hace 20 MA, probablemente debido a una exitosa especialización de nicho ligada a la adquisición del hábito trepador y al conjunto de particularidades morfo-anatómicas asociadas[24].

El linaje *Hexopetion-Astrocaryum* se divide geográficamente en cada uno de estos géneros entre América Central (*Hexopetion*) y Suramérica (*Astrocaryum*)

hace alrededor de 34 MA. La diversificación de *Astrocayrum* empieza de manera concomitante con la de *Aiphanes* (hace 25 MA) y se acelera en la región amazónica hace aproximadamente 12 MA, cuando comienza el drenaje del mar de Pebas, lo que produce una importante evolución paleogeográfica y promueve la colonización, hacia el oeste, de un clado originario del escudo guyanés. La sección *Huicungo*, del género *Astrocaryum* (15 especies en la actualidad), entra en un proceso de intensa especiación alopátrica hace 6–8 MA en la Amazonía occidental, cuando comienza a estructurarse el piedemonte andino, formando dos grupos distintos, uno al sur relacionado con la dinámica de levantamiento y erosión del Arco de Fitzcarrald, y otro al norte vinculado con la cuenca en subsidencia y sedimentación noroeste amazónica[20].

El género *Acrocomia* se especializa en los ecosistemas secos periamazónicos y se diversifica después del óptimo climático del Mioceno Medio en el Cerrado, cuando el enfriamiento climático promueve el desarrollo de ecosistemas secos y abiertos al sur de la Amazonía.

El género *Bactris* también empieza su diversificación después del óptimo climático del Oligoceno superior (hace 25 MA) y tiene una especiación muy activa en el sotobosque amazónico y subandino en particular, produciendo un patrón de distribución con muchas especies simpátricas pero con especializaciones de nicho dentro del bosque tropical húmedo.

De manera general, los Bactridinae presentan una gran capacidad adaptativa, se diversifican dentro de su ecosistema de origen, el bosque tropical húmedo, mediante drásticos cambios morfológicos, y responden fuertemente a los cambios climáticos, colonizando nuevos ambientes ya sea más fríos (Andes) o más secos (cerrados). Además evolucionaron rápidamente por vicariancia, como en el caso de *Astrocaryum* sect. *Huicungo*, un grupo que produjo 12 especies en 6 millones de años en respuesta a la compartimentación topográfica e hidrológica del piedemonte andino oriental[25]. Asimismo, este grupo presenta una alta tasa de evolución molecular en comparación con muchos otros grupos de palmas[26], pero no se sabe si es la causa o la consecuencia del dinamismo observado.

Evolución y conservadurismo de nicho en los Ceroxyleae

La tribu Ceroxyleae tiene una distribución inusual, extremadamente disyunta, con un género monoespecífico en el noreste de Australia (*Oraniopsis appendiculata*), un género muy diversificado en la región de Madagascar e islas vecinas (*Ravenea*), un endemismo insular en la isla de Juan Fernández (*Juania australis*) y finalmente el género estrictamente andino *Ceroxylon*, con 12 especies distribuidas desde el sur de Bolivia hasta las cordilleras costeras caribeñas de Colombia y Venezuela. Se ha propuesto que esta distribución disyunta en el hemisferio sur resulta de una dispersión a través de la Antártida durante el Eoceno[10,28].

Ceroxyleae exhibe una adaptación a las condiciones ambientales frías, lo que es particular dentro de la familia termófila de las palmas. Los géneros *Ravenea* y *Ceroxylon*, los más diversos de la tribu, pueden ocupar zonas subtropicales y alpinas respectivamente, con climas que resultan diferentes a aquellos donde la familia de las palmas adquiere una mayor diversidad. La adaptación al frío en linajes tropicales es un tema que ha despertado interés recientemente y es crucial para entender la conformación, no solo de las comunidades tropicales alpinas,

sino de la estructuración filogenética de las comunidades subtropicales y boreales. Para ello es necesario contrastar la evolución del nicho climático en los linajes con la evolución del clima en las áreas donde se estima que estuvieron distribuidos.

Pross *et al.*[29] analizaron datos palinológicos del Eoceno en la Antártida, concluyendo que el máximo climático del Eoceno medio permitió que este continente albergara bosques tropicales análogos a los de hoy. El enfriamiento posterior fue progresivo, causando una retracción de la biota de la Antártida hacia latitudes menores en los otros continentes australes.

Teniendo en cuenta esta información paleoclimática, se puede reconstruir el nicho climático de *Ceroxylon*, *Juania*, *Ravenea* y *Oraniopsis*, los cuatro géneros que conforman Ceroxyleae. Se encuentra que la tribu ocupa un espacio climático con las temperaturas más bajas tratándose de la subfamilia Ceroxyloideae. Este rango de temperaturas coincide además con el clima sugerido para la Antártida durante el Eoceno medio a tardío[30]. En el caso específico del género *Ceroxylon*, las temperaturas que conforman su nicho climático son totalmente compatibles con las del Eoceno tardío antártico, sugiriendo que su adaptación al frío es anterior a su diversificación y que su ingreso al trópico suramericano solamente fue posible por el levantamiento de los Andes, que propició los climas fríos favorables[30].

1.2. Estructuración regional en el noroeste de Suramérica durante el Terciario tardío

Durante el Terciario tardío o Neógeno (inicio hace 23 MA) ocurrieron eventos geológicos que indujeron importantes procesos de diversificación y la consecuente formación de las principales regiones biogeográficas del noroccidente de Suramérica[31]. La zona de Amotape Huancabamba o depresión de Huancabamba al norte de Perú y sur de Ecuador divide a los Andes en dos partes: los Andes jóvenes septentrionales y los antiguos Andes centrales[32,33]. Los Andes septentrionales inician su formación en un eje sur-norte a partir del Mioceno temprano (hace ~23 MA), para culminar en el Plioceno temprano (hace ~4.5 MA) cuando aparecieron los picos más altos. La depresión de Huancabamba ha sido sometida a procesos vicariantes entre los Andes septentrionales y centrales, tanto por invasiones marinas (temprano Mioceno), levantamientos andinos y creación de valles como por el flujo del bosque amazónico al Pacífico, llegando a constituir una zona biogeográfica peculiar donde componentes tropicales del Chocó atraviesan los Andes para alcanzar la Amazonía y viceversa[33].

La formación de una cordillera continua a lo largo del eje occidental de Suramérica originó grandes cambios en los sistemas fluviales y en los patrones de condensación de lluvias así como en la dirección de flujo de sedimentos, y constituyó una barrera a la circulación atmosférica[34]. Esto resultó en remodelaciones de las subcuencas hidrográficas y en la formación de un sistema lacustre y de pantanos denominado Mar de Pebas (hace ~23 MA[31,34]), afectado por invasiones marinas a través del portal de Guayaquil en el Pacífico, o en la región del Orinoco en el Caribe. Posteriormente, con la fusión completa de los Andes en una única cordillera, el sistema lacustre-fluvial de Pebas abrió camino hacia el este dando cauce a los ríos modernos y a la formación del Amazonas. Esta dinámica

fluvio-lacustre generó una amplia heterogeneidad edáfica en las subcuencas de la Amazonía occidental, que influyó en la biogeografía, diversidad y especiación de la biota[31,34,36]. Al final de la orogénesis de los Andes septentrionales y su consolidación como una barrera física, se formaron dos importantes regiones biogeográficas: la Amazonía y el Chocó, incluyendo el valle del río Magdalena.

Otro determinante de la biogeografía del noroccidente de Suramérica fue la desertificación de su costa oeste. El enfriamiento gradual durante el Oligoceno medio (hace ~35 MA), generado por la separación del continente sudamericano y la Antártida, dio lugar a una circulación marina circunantártica con aguas más frías y provocó la baja de temperatura de la corriente marina de Humboldt. Este enfriamiento tuvo impacto en la plataforma sudamericana por efecto de inversión térmica, produciendo la desertificación de la costa adyacente[37].

A finales del Neógeno la mayor parte de la orografía actual del norcocidente de Suramérica estaba ya establecida y los patrones de distribución de las especies también estaban definidos. La diversidad de especies de palmas y en particular la diversidad genética reflejan estos patrones geológicos provenientes de Terciario tardío. En particular, la información basada en secuencias génicas e intergénicas de su genoma y la diversidad y estructura de la variabilidad genética con marcadores moleculares microsatélites (*Short Sequences Repeat*, SSR) permiten explorar la diversificación de las palmas en el noroeste de Suramérica. Patrones genéticos del género *Ceroxylon*, y de las especies *Oenocarpus bataua* y *Euterpe precatoria* concuerdan con la historia geológica del Neógeno a nivel regional.

El clado del norte de los Andes del género Ceroxylon

El escenario de colonización del trópico desde altas latitudes australes mediante la conservación filogenética de adaptación al frío en *Ceroxylon*, posibilitada por el levantamiento de los Andes, sugiere un patrón de colonización que va en dirección sur-norte en la cordillera. Los resultados de análisis filogenéticos basados en la secuenciación de cuatro fragmentos de ADN (uno nuclear y tres plastídicos) reflejan dos hallazgos que refuerzan este escenario: 1) el género se diversificó en los Andes tropicales, con edades estimadas para los clados principales que coinciden con los eventos de levantamiento más importantes del norte de los Andes, y 2) los clados más anidados de la filogenia están más confinados al extremo norte de los Andes, y los más basales al extremo sur, sugiriendo un patrón de diversificación sur-norte que sigue la progresión del levantamiento orogénico[30].

Un hallazgo interesante es que, aunque los clados de *Ceroxylon* conservan una preadaptación al frío adquirida por la tribu, segregan el nicho climático para ocupar cada uno una porción específica de él, lo que se traduce en que cada clado se especializa en un rango altitudinal específico que representa una porción del rango de temperaturas habitado por el clado más basal del género. Este patrón muestra la relevancia que ha tenido el proceso orogénico y la heterogeneidad climática que ofrece el gradiente altitudinal emergente, en la diversificación a nivel del género[30].

Uno de los clados resueltos en la filogenia[30], conformado por las especies *Ceroxylon quindiuense*, *C. ceriferum* y *C. ventricosum*, que habita desde el norte de Perú hasta la Cordillera de la Costa en Venezuela, fue estudiado a nivel

filogeográfico con el uso de microsatélites nucleares, para contrastar con el patrón filogenético de diversificación sur-norte propuesto para el género. Este clado se caracteriza por ocupar un rango altitudinal específico a lo largo de los 17° de latitud cubiertos por su distribución. Mediante la estimación bayesiana de escenarios de divergencia poblacional, se sugirió que la conformación de la distribución del clado sigue un patrón general sur-norte, donde las poblaciones más sureñas fueron las primeras en establecerse.

Sin embargo, este patrón simple no es suficiente para explicar la distribución actual de la diversidad genética. En efecto, las poblaciones hacia el centro de la distribución del género, presentes en Colombia, como es el caso de *Ceroxylon quindiuense*, han cumplido un papel importante en la recepción de migrantes, reuniendo las poblaciones históricas más numerosas y concentrando hoy el máximo de diversidad genética. Esto significa que así como los Andes han servido de corredor de colonización sur-norte a medida que se fueron conformado las zonas más elevadas, también ha habido zonas centrales en el corredor que han ejercido un efecto centro-periferia, donde las poblaciones periféricas pierden diversidad por su falta de conexión con las demás. Esta hipótesis de pérdida de diversidad hacia la periferia se refuerza por la observación del actual aislamiento genético casi total entre las poblaciones estudiadas, incluso entre las más cercanas geográficamente. Este patrón de aislamiento fue revelado por el cálculo de la estructura poblacional y del número más probable de poblaciones en el total de la distribución[30].

Este estudio es el primero sobre palmas en efectuar una comparación del patrón filogenético de diversificación con el proceso filogeográfico de estructuración de la diversidad en los Andes tropicales, en el que se destaca el papel de esta cordillera como un corredor de penetración en el trópico para un linaje preadaptado al frío.

Las especies transandinas Oenocarpus bataua *y* Euterpe precatoria

Oenocarpus bataua es una palma de la tribu Euterpeae ampliamente distribuida en el norte de Suramérica, desde el nivel del mar hasta los 1200 m, y constituye un óptimo modelo biológico para explorar los patrones de variabilidad intraespecífica en esta región. Estudios taxonómicos de esta especie basados en caracteres morfológicos identifican dos variedades asociadas a macroestructuras geológicas: la var. *oligocarpa* presente en el Cratón guyanés y la var. *bataua* distribuida al occidente de Suramérica (Amazonía occidental y Chocó). Estudios a nivel molecular partiendo de marcadores moleculares microsatélites proporcionan una visión detallada de la estructura genética intraespecífica de esta especie y su biogeografía. Se detectó una división genética primaria entre las poblaciones del occidente y las orientales en acuerdo con la definición de las dos variedades. Dentro de las poblaciones identificadas como var. *bataua* se señala a los Andes como la principal barrera de diferenciación, dando lugar a la formación de las regiones biogeográficas del Chocó y la Amazonía occidental. En esta última se identificó una divergencia genética de menor intensidad entre las zonas del piedemonte del Napo (suroriente de Colombia, Amazonía ecuatoriana y Amazonía septentrional de Perú) y aquella de la Amazonía central y sur peruana (región de Iñambari). Esta débil divergencia podría estar asociada a la historia tectónica

de las subcuencas noroccidental (Napo) y suroccidental de la Amazonía (Iñambari), que presentan climas perhúmedo y estacional respectivamente[5]. Adicionalmente, los patrones de variabilidad genética en *O. bataua* revelaron dos agrupamientos genéticos asociados a la región de Amotape-Huancabamba y los valles centrales en Colombia. Los mayores procesos de diversificación intraespecífica de esta especie son consistentemente asociados a la historia geológica del período terciario tardío, sugiriendo que la macroestructura genética de la variabilidad intraespecífica ya fue moldeada desde esa época[38].

Euterpe precatoria es una palma neotropical de la tribu Euterpeae que crece naturalmente en los bosques tropicales y subtropicales, desde Guatemala hasta Bolivia, y en un rango altitudinal desde el nivel del mar hasta los 2000 m. Henderson y Galeano[39] reconocieron dos variedades con base en caracteres morfológicos: var. *longevaginata* y var. *precatoria*. La exploración de la variabilidad genética a nivel intraespecífico con marcadores moleculares microsatélites sugirió tres agrupamientos: 1) las poblaciones reconocidas morfológicamente como variedad *longevaginata* y asociadas a climas perhúmedos de las estribaciones andinas occidentales de Colombia y Ecuador y de las estribaciones andinas orientales de Ecuador y Perú, así como a las poblaciones del Chocó; 2) poblaciones restringidas a los bosques húmedos de la Amazonía occidental (Amazonía ecuatoriana y Amazonía septentrional peruana); y 3) poblaciones disyuntas en climas estacionales del noreste de Colombia, suroriente de Perú y nororiente de Bolivia. La vicarianza primaria en esta especie está asociada a la separación entre las poblaciones occidentales (Chocó y Andes occidentales) y las amazónicas, por el levantamiento de los Andes septentrionales. Las poblaciones occidentales (identificadas como var. *longevaginata*) se diferenciaron genéticamente de las poblaciones amazónicas (var. *precatoria*) y expandieron su área de distribución hacia América Central a través de la formación del istmo de Panamá durante el Plioceno (hace ~3.5 MA). Su expansión hacia el sur enfrentó las restricciones ecológicas del clima seco costero que en la actualidad se extiende hasta la zona subecuatorial. Las poblaciones de la var. *longevaginata* pudieron expandirse hacia el sur a través de las estribaciones andinas húmedas y perhúmedas, aprovechando los valles y la baja elevación de la depresión de Huancabamba, para cruzar de las estribaciones occidentales hacia las estribaciones andinas orientales y posteriormente alcanzar la Amazonía meridional. Un aspecto importante en esta variedad es su amplia adaptabilidad ecológica que abarca desde los bosque tropicales a menos de 200 m de altura en el Chocó hasta las estribaciones andinas cerca de los 2000 m. Esta capacidad le proporcionó una importante ventaja evolutiva que le permitió expandirse en varios hábitats del noroccidente de Suramérica. A diferencia de las poblaciones de la var. *longevaginata*, las poblaciones al oriente de los Andes, es decir de la var. *precatoria*, se restringieron a la cuenca amazónica, donde adquirieron su propia identidad genética y se expandieron en un espacio ecológicamente más homogéneo. Las poblaciones disyuntas encontradas en el noreste de Colombia y la Amazonía meridional (noreste de Perú y de Bolivia) constituyen extremos ecológicos del rango actual de su distribución y potencialmente adquirirán a través del tiempo una divergencia genética mayor[40].

1.3. Estructuración local en Ecuador durante el Plio-Pleistoceno

Al final del Plioceno y el inicio del Pleistoceno (~4.5 MA), la orogenia de los Andes septentrionales llegaba a su término y adquiría las características altitudinales actuales[31]. La extensión del levantamiento andino hasta la costa caribeña constituyó, por un lado, una ruta de dispersión de la biota boreal que migraba a través del istmo de Panamá, y por otro, un mecanismo de diversificación alopátrica en el Neotrópico[6,41]. Varios estudios destacan el papel decisivo de los Andes como una barrera para la diversificación neotropical[42–44]. Sin embargo, evidencias geológicas sugieren que el levantamiento andino septentrional no fue un proceso continuo y discreto, sino que por el contrario se produjo durante diferentes períodos y de forma discontinua[41]. Bajo este escenario, la formación discontinua de los Andes septentrionales pudo favorecer múltiples eventos de dispersión Pacífico-Amazónia y viceversa, a través de regiones montañosas de menor altitud y depresiones. Esto se observa a nivel de flora neotropical donde numerosos géneros y especies son actualmente compartidos entre el Chocó y la Amazonía[44].

Adicionalmente, las oscilaciones climáticas del Pleistoceno desplazaron continuamente los límites altitudinales de la biota en los Andes tropicales[42]. Estas fluctuaciones altitudinales pudieron facilitar la dispersión de elementos florísticos a través de valles y depresiones[28]. En este sentido, los Andes no constituyeron una barrera impenetrable para la dispersión. Por el contrario, múltiples eventos locales y regionales, durante el Plio-Pleistoceno, junto con la biología de las especies, favorecieron la dispersión y el contacto secundario de poblaciones y especies previamente aisladas.

El desarrollo de los Andes durante el Plio-Pleistoceno determinó nuevos cambios en la geografía del noroeste de Suramérica. Para este período, la Amazonía occidental ya había pasado de ser un sistema lacustre a ser un complejo fluvial dominado por el río Amazonas y sus afluentes. Las largas y extensas planicies sedimentarias estaban sometidas a procesos fluviales particularmente activos debido a la topografía, el tectonismo de los Andes y el neotectonismo en las subcuencas del ante-arco amazónico[45]. Esta nueva dinámica tectónica y fluvial influyó en la geomorfología de la región con extensas planicies aluviales, tierra firme y pantanos. Adicionalmente, el neotectonismo en las subcuencas del ante-arco impulsó la migración lateral de los ríos amazónicos convirtiéndose en una importante fuerza en la configuración del paisaje amazónico[46].

La especie transandina Prestoea acuminata

El papel de los Andes en la diversificación de la flora de palmas fue estudiado con *Prestoea acuminata* var. *acuminata*. Esta especie crece en las estribaciones andinas entre 600 y 2650 m de altitud[47]. Con la ayuda de nueve marcadores microsatélites se analizaron cinco poblaciones de *P. acuminata* (n = 30 individuos, > 1700 m) a cada lado de los Andes septentrionales de Ecuador. Los resultados describen una fuerte estructura genética local que indica limitaciones actuales en el flujo génico. Adicionalmente, la estructuración genética de las 10 poblaciones, en ambas estribaciones andinas, no presentó evidencia de los Andes como un mecanismo de divergencia alopátrica; por el contrario, está asociada a la

distancia espacial[48]. Estos resultados sugieren que los Andes constituyeron una barrera permeable para el flujo genético entre las poblaciones transandinas de *P. acuminata* y adicionalmente las limitaciones en el flujo génico, derivadas de impactos antropogénicos actuales, favorecieron la diferenciación genética de las poblaciones. Resultados similares fueron obtenidos anteriormente por Trénel *et al.*[49] en *Ceroxylon echinulatum*, especie generalmente asociada con *Prestoea acuminata*. Estos autores también identificaron un patrón de dispersión en los Andes durante el Cuaternario, con aislamiento por distancia geográfica.

Las poblaciones amazónicas de Mauritia flexuosa

Los pantanos son un peculiar hábitat del paisaje amazónico ubicados en depresiones topográficas y con suelos mal drenados que se alimentan de agua de lluvia o de inundaciones temporales de origen fluvial[50]. En particular, los pantanos dominados por la palma *Mauritia flexuosa* representan cerca de 3 millones de hectáreas en la cuenca amazónica, de las cuales alrededor de 2.2 millones corresponden a la cuenca del abanico del Pastaza[51]. Estos tipos de pantanos se caracterizan por su baja diversidad y albergan poblaciones oligárquicas de palmas como *M. flexuosa*[52].

Los mecanismos que favorecen el flujo génico entre pantanos han sido muy poco estudiados. En la región septentrional de la Amazonía ecuatoriana, los pantanos forman un sistema de pequeñas a moderadas áreas (1 a >100 ha) topográficamente planas y separadas por cortas (<0.5 km) o largas (>1 km) distancias. En el caso de *M. flexuosa*, palma arborescente hiperdominante en el pantano, se desconocen los mecanismos que permiten el flujo genético entre poblaciones aisladas espacialmente, y se ha sugerido que la vegetación en ese hábitat podría comportarse como metapoblaciones. Para evaluar la dinámica de la diversidad en *M. flexuosa* se seleccionaron cinco pantanos (~1 a 10 ha) en la región norte del Parque Nacional Yasuní, donde se analizaron 60 individuos (30 adultos, 30 plántulas) por pantano, que fueron evaluados con ocho marcadores microsatélites. La distancia entre los pantanos estudiados va de 0.5 a 7 km. Los resultados obtenidos indican que las poblaciones de esta especie tienen de moderados a altos niveles de diversidad genética (rango $H_e = 0.6–0.8$) y diversidad alélica (rango $A = 6–7$), pero con elevadas tasas de endogamia (rango $F_{IS} = 0.2–0.3$) y sugieren que la diversidad genética entre pantanos es alta y se mantiene estable entre generaciones (adultos y plántulas). Sin embargo, el aislamiento espacial y el reducido tamaño de las poblaciones incide en las altas tasas de endogamia[53] (Montúfar *et al.* en preparación). Las poblaciones de *M. flexuosa* mantienen bajos niveles de flujo génico entre pantanos y consecuentemente altos niveles de diferenciación genética en cada pantano estudiado. Esto sugiere que los pantanos presentan mecanismos de dispersión deficientes a pesar de la diversidad animal asociada a estos hábitats. No obstante, los limitados eventos de dispersión entre pantanos son lo suficientemente significativos para minimizar la pérdida de diversidad en poblaciones pequeñas y aisladas. Las de esta especie presentan estrategias evolutivas que les permiten proteger su base genética de fuerzas como la deriva génica; potencialmente ello les proporciona ventajas evolutivas y reproductivas que les han posibilitado adaptarse a un ambiente

altamente dinámico como es la Amazonía occidental.

Phytelephas aequatorialis en el ecotono Chocó-Tumbes

La tagua, *Phytelephas aequatorialis*, es una especie de palma endémica de la costa pacífica de Ecuador pero con una amplia distribución, prácticamente desde la frontera con Colombia al norte hasta los límites con Perú al sur. Tiene además un amplio rango altitudinal, alcanzando los 1500 m en los Andes occidentales, donde en algunos sitios es reemplazada de modo abrupto por *Ceroxylon echinulatum* como palma dominante del paisaje. *P. aequatorialis* presenta un gran interés biogeográfico por ser endémica de la zona de transición entre el bosque pluvial del Chocó y el bosque seco de Tumbes, condición que comparte con *Attalea colenda*, pudiendo ambas especies ser calificadas de especialistas del gradiente transicional entre dos formaciones vegetales altamente contrastantes[2].

Un estudio de la diversidad genética de *P. aequatorialis*, con ocho marcadores microsatélites, reporta la ausencia de estructuración de la diversidad en el paisaje (Montúfar *et al.* en preparación). En él se incluyeron 15 poblaciones ($n > 15$ individuos) provenientes de diferentes tipos de bosques de la región occidental ecuatoriana (bosques deciduos, semideciduos, montanos, secundarios, de garúa, húmedos tropicales). Pese a la amplia variación ecológica del muestreo, no se evidenciaron grupos genéticos asociados a un tipo de bosque en particular. Adicionalmente, los resultados indican que las poblaciones tienen moderados niveles de diversidad génica ($H_e > 0.6$) y valores de endogamia (F_{IS}) cercanos a cero. La ausencia de estructuración podría ser parcialmente explicada por la naturaleza "clinal" de esta especie, donde una amplia base génica y efectivas estrategias reproductivas inducen a la homogenización de la diversidad genética en el paisaje y a la adaptación a variadas condiciones ecológicas.

2. Indicadores de resiliencia y de cambio de régimen de las poblaciones de palmas en respuesta al impacto humano

La resiliencia ecológica se define como la capacidad de un sistema de absorber una perturbación y reorganizarse, manteniendo esencialmente las mismas función, estructura, identidad y retroalimentaciones[54]. Una estrategia que permite estimar dicha capacidad a nivel de una comunidad es estudiarla en especies claves (como algunas palmas), que pueden ser en el caso de la América tropical muy abundantes y/o tener una influencia mayor en los otros organismos del ecosistema. Montúfar *et al.*[7] revisaron, en 45 estudios publicados, el nivel de resiliencia ecológica de 34 palmas de América tropical y concluyeron que la resiliencia de sus poblaciones es afectada principalmente por la deforestación, la ganadería, la cacería y la fragmentación de los hábitats. En cambio, la tala selectiva de árboles y la cosecha de hojas o frutos de las palmas ejercen efectos muy variables en la resiliencia, desde los muy negativos hasta los positivos en términos de producción de biomasa. Las intervenciones relacionadas con la cosecha tienen por lo general un efecto negativo en la reproducción de las palmas. Sin embargo, el nivel de resiliencia depende de la cantidad de hojas cosechadas y del estadio de vida del individuo: cuanto más joven tiende a presentar una menor resiliencia.

2.1. Estudios de caso con las palmeras del género *Ceroxylon* y la especie *Prestoea acuminata* en los Andes tropicales

Las palmas de cera (*Ceroxylon* spp.) son especies arborescentes, monocaules, dioicas y con un largo ciclo de vida (más de dos siglos en el caso de *C. quindiuense*[55]). Constituyen un modelo útil para estimar los efectos de las perturbaciones humanas en los ecosistemas del bosque nublado, por tres razones: 1) las 12 especies que incluye el género *Ceroxylon* son endémicas de los Andes tropicales[56]; 2) es un género con numerosos efectos en la biodiversidad y el funcionamiento del bosque nublado dada su alta abundancia local y su producción continua y abundante de frutos carnosos (Figura 2-2A, B, H, I); y 3) el uso de la palma es importante, incluyendo la cosecha de hojas nuevas para las celebraciones católicas del Domingo de Ramos (Figura 2-2B[57]), la cosecha de frutos para alimentación de animales domésticos (Figura 2-2F) y el empleo e los tallos para la construcción (Figura 2-2C, G). El uso actual de las especies de *Ceroxylon* comprende su cultivo en jardines como planta ornamental, lo que podría representar una posibilidad de conservación para las poblaciones más amenazadas (Figura 3-2D).

Para completar los datos extraídos del modelo *Ceroxylon*, se han estudiado las respuestas demográficas y genéticas de otra palma emblemática del bosque nublado tropical andino, *Prestoea acuminata*. *Ceroxylon* al igual que *Prestoea* son polinizados por insectos (entomofilia) y dispersados por mamíferos y aves (zoocoria[58]). A diferencia de las especies de *Ceroxylon*, *P. acuminata* es una palma de sotobosque, cespitosa, monoica y con ciclo de vida relativamente corto (60–70 años[59]). Tiene un amplio rango de distribución y se encuentra con alta frecuencia en los cuatro países estudiados en el proyecto PALMS. El uso principal de esta palma consiste en la cosecha del cogollo como alimento ("palmito"[60]), lo que implica el corte del tallo, pero, al contrario de *Ceroxylon* spp., produce rebrotes, una estrategia de resiliencia muy eficiente frente a ese tipo de impacto.

Respuesta demográfica de Ceroxylon *y* P. acuminata *a la perturbación*

Se midió la respuesta demográfica a la perturbación de cinco especies de *Ceroxylon* en siete poblaciones de tres países (Colombia, Ecuador, Perú) a través de la estimación de la abundancia de individuos en cinco estadios de vida (Figura 2-3, véase descripción detallada del método en Anthelme *et al.*[61]). Las especies consideradas fueron *C. ventricosum*, *C. quindiuense*, *C. echinulatum*, *C. parvifrons* y *C. ceriferum*. Se realizaron estudios cualitativos en Bolivia sobre la especie *C. pityrophyllum*[30]. Se eligieron tres tipos de hábitat: bosques maduros, bosques perturbados y potreros.

Combinando los datos de todas las especies en cada estadio de vida, se encontró un patrón de distribución común, con mayor abundancia de individuos en los bosques intervenidos (Figura 2-4[30,62–65]). Comparativamente la abundancia de individuos es siempre mayor en los bosques maduros que en los potreros, excepto en las plántulas y en los adultos. Esta respuesta pone de manifiesto un mecanismo de resiliencia de *Ceroxylon* a la perturbación. Sin embargo, la ubicación de la mayoría de plántulas justo debajo de las palmas hembras en los bosques intervenidos se entendería como una consecuencia de la carencia de organismos dispersores (mamíferos y aves, Figura 2-2[64]).



Figura 2-2. *Ceroxylon*, género de palma clave para la biodiversidad y los servicios ambientales en los Andes tropicales. A) La víbora *Bothriechis schlegelii* se alimenta de consumidores de semillas de *Ceroxylon echinulatum*, ubicándose en las hojas de individuos juveniles. B) Hojas de *C. echinulatum* cosechadas para elaboración de artesanías en Domingo de Ramos. C) Casa construida con tallos de *C. ventricosum*. D) *C. pityrophyllum*, sembrada en Bolivia en los jardines de las casas. E) Varios mamíferos del bosque nublado se alimentan de las semillas de *Ceroxylon*; en la imagen: *Dasyprocta punctata* (tomado con cámara trampa). F) Semillas de *C. quindiuense* cosechadas para alimentar cerdos. G) Casa hecha de tallos de *C. pityrophyllum*, Coroico, Bolivia. H) Pericos (*Ognorhynchus icterotis*) anidando exclusivamente en tallos muertos de *C. quindiuense*, Roncesvalles, Colombia. I) Semillas de *C. quindiuense* digeridas por aves.

Este patrón común observado a nivel regional sugiere que las poblaciones actuales más densas y agregadas de *Ceroxylon* podrían ser el resultado de perturbaciones humanas de intensidad media que ocurrieron en el pasado. Sin embargo, los datos genéticos indican que la mayor diversidad intraespecífica

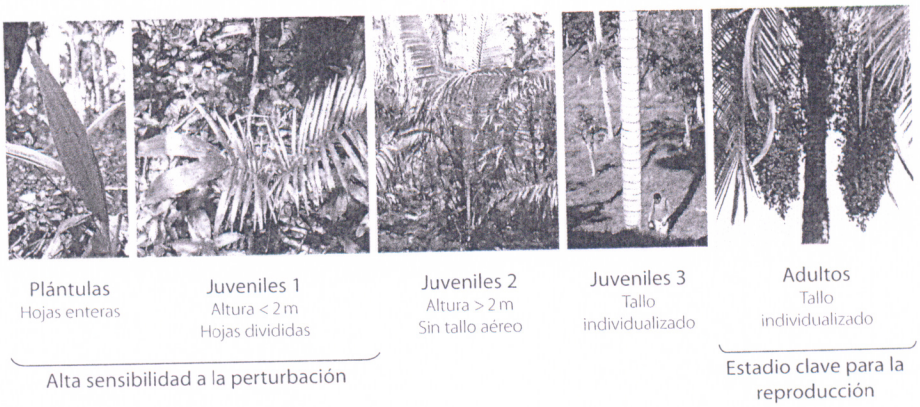


Figura 2-3. Representación de los cincos estadios de vida escogidos para estudiar la respuesta demográfica de *Ceroxylon* a la deforestación[61].

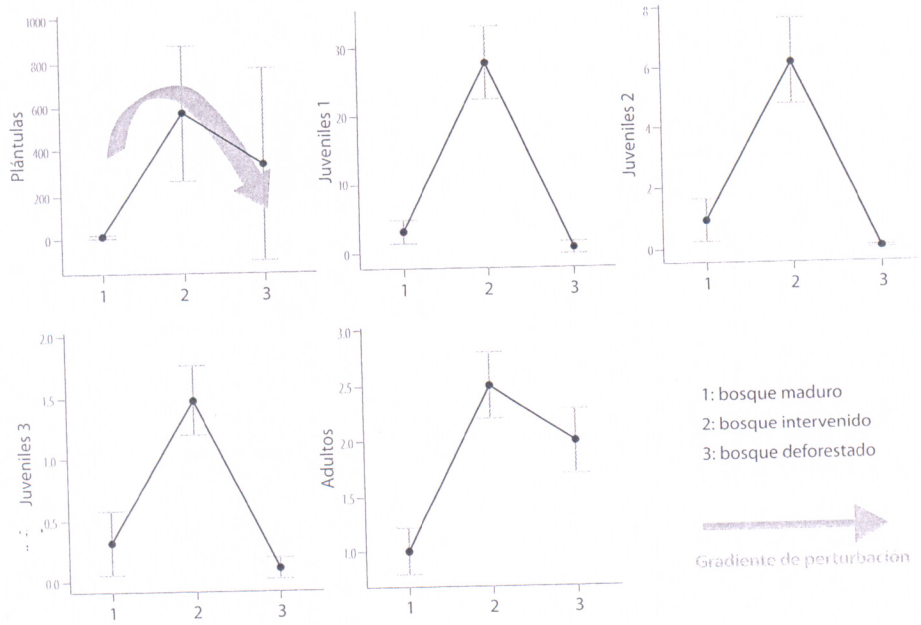


Figura 2-4. Abundancia de *Ceroxylon* spp. en diferentes estadios de vida a lo largo de un gradiente de perturbación (cinco especies, tres países).

podría encontrarse en los bosques maduros que no han sido afectados por la disminución de la dispersión de semillas (Montúfar *et al.* en preparación).

En cuanto a la resiliencia frente a la extracción de partes de las palmas, un estudio de *Ceroxylon echinulatum* sobre la respuesta a la cosecha directa de hojas juveniles (cogollos) sugirió que esa especie es relativamente tolerante en términos de productividad, si se extrae sólo un cogollo cada dos años[66]. Sin embargo, este tipo de cosecha bienal no es generalizado en las regiones andinas. En efecto, en las localidades rurales de los Andes se cosechan uno y hasta tres cogollos cada año durante la Semana Santa. A esta tasa de corte, las palmas juveniles tienden a morir eventualmente por desgaste[67]. Además, durante la cosecha se cortan una o varias hojas adultas con la finalidad de acceder a la base de los cogollos donde se genera la hoja, lo que incrementa dramáticamente el daño a los individuos juveniles. Observaciones sobre *C. pityrophyllum* en los bosques nublados bolivianos sugieren que el uso directo de los tallos para la construcción de casas condujo prácticamente a la eliminación de la población[30]. Así, aunque la cosecha de hojas parecería menos grave para la conservación de las palmas de cera que la tala de tallos, la velocidad a la que se ejerce la extracción de hojas puede ser igualmente destructiva a nivel poblacional. A primera vista, el uso extractivo de hojas y tallos de *Ceroxylon* no parece ser aconsejable. Sin embargo, comprobar la sostenibilidad de la cosecha de hojas de este género requiere estudios a más largo plazo y tener una idea más precisa del efecto global de la cosecha/tala en su supervivencia, su crecimiento y su reproductividad.

Un estudio exploratorio de *Prestoea acuminata* sugirió que la abundancia de esta especie es afectada por la reducción de la cobertura de los árboles del bosque (tala selectiva), al igual que en el caso de *Ceroxylon echinulatum*[60]. Sin embargo, en comparación con esta, *P. acuminata* tiene la capacidad de producir rebrotes después del corte, una estrategia de resiliencia que le confiere mayor viabilidad tras la deforestación, pero para confirmar estos datos se requieren estudios más profundos.

Repuesta genética de Ceroxylon echinulatum *y* Prestoea acuminata *a la perturbación*

La diversidad genética es un factor clave que determina el nivel de resiliencia de las poblaciones naturales a largo plazo. Poblaciones con mecanismos evolutivos como la polinización, la dispersión y el reclutamiento, que favorecen la acumulación y preservación de una mayor diversidad genética, son más resilientes al enfrentar cambios ambientales[68].

La resiliencia genética de las poblaciones de palmas fue estudiada a través de las variaciones de la diversidad genética y endogamia frente a perturbaciones antropogénicas. Se analizaron dos tipos de hábitats (bosque maduro y bosque intervenido del noroccidente de Ecuador) y dos estadios de crecimiento para cada especie (plántulas y adultos).

Los resultados en las poblaciones de *Ceroxylon echinulatum* muestran valores similares de diversidad génica (H_e) entre los dos estadios de crecimiento y los tipos de bosque. A nivel de endogamia (F_{IS}) se observan diferencias significativas entre adultos y plántulas en el bosque disturbado (Figura 2-5, Montúfar *et al.* en preparación). Todo esto sugiere que las poblaciones de esta especie pueden mantener niveles de diversidad génica independientemente del nivel de disturbio, pero los valores de endogamia en cambio son sensibles a la degradación.

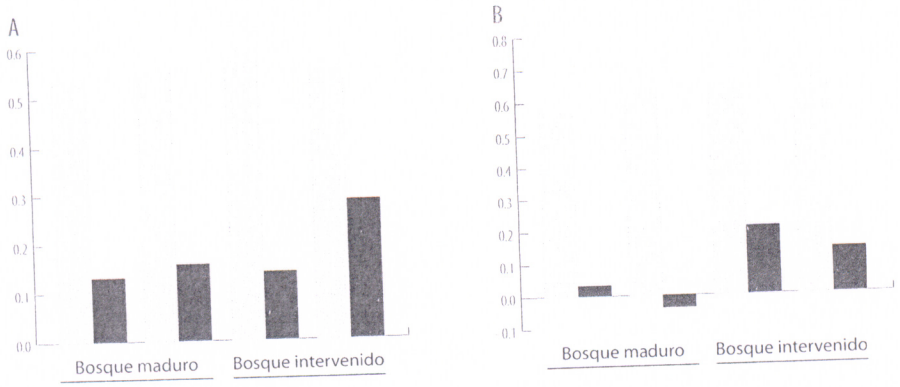


Figura 2-5. Variación de la diversidad génica (H_e, barras grises) y endogamia (F_{IS}, barras negras) en poblaciones de adultos (n = 30 individuos) y plántulas (n = 30) en dos tipos de bosques en el noroccidente de Ecuador: A) Poblaciones de *Ceroxylon echinulatum*, B) Poblaciones de *Prestoea acuminata*. Los datos genéticos fueron obtenidos con seis marcadores moleculares microsatélites (SSR) para cada especie.

Se encontraron asimismo resultados para *Prestoea acuminata* donde los niveles de diversidad (H_e) son similares entre los dos estadios de crecimiento y los tipos de bosque. A nivel de endogamia (F_{IS}) se reportaron diferencias estadísticamente significativas entre tipos de hábitat. El bosque maduro presentó valores bajos e inclusive negativos para plántulas, lo que indica que el estado de conservación del bosque favorece el flujo génico entre individuos no emparentados. Lo contrario se observó en las poblaciones de bosque intervenido donde la endogamia fue elevada para adultos y plántulas (Figura 2-5, Montúfar *et al.* en preparación).

La degradación del hábitat genera impactos negativos en la estructura genética de las poblaciones de estas especies de palmas y por tanto en su resiliencia. Su mayor impacto es el incremento de las tasas de endogamia en períodos relativamente cortos. Esto tiene una importante consecuencia ya que la endogamia a medio y largo plazo genera la sistemática reducción en la diversidad genética de las poblaciones.

Estrategias de resiliencia en las especies del género Ceroxylon

Aunque *Ceroxylon* parece mostrar una resiliencia relativa a las perturbaciones intermedias como la tala selectiva, la gran abundancia de adultos en potreros en los sitios evaluados sugiere la existencia de un mecanismo de resiliencia a la deforestación, que se explica a continuación: las palmas de este género sobrepasan en general el nivel del dosel del bosque nublado, una vez que alcanzan la edad adulta[56]; las hojas de los individuos adultos son más tolerantes a la luz directa del sol y pueden resistir también en hábitats deforestados; los individuos de *Ceroxylon* son muy longevos, llegando frecuentemente a más de 200 años de edad[55,67,69]. Así, los adultos que no fueron talados durante el proceso de deforestación pueden sobrevivir en los potreros hasta por cerca de un siglo. En muchos casos, los tallos de *Ceroxylon* son dejados

en los potreros como reserva de material de construcción para el futuro. La población conserva de esta manera representantes adultos durante largos períodos aunque las dinámicas de crecimiento poblacional se hayan perdido. Por estos motivos la presencia de adultos en potreros deforestados es generalmente abundante[30,64]. Sin embargo, este factor de resiliencia es parcial puesto que en los potreros se encuentra por lo general solo aquella clase de edad que escapó de la deforestación por tener tallos potencialmente útiles. Como la dinámica poblacional se ha interrumpido por completo en estos sitios, una vez que esta clase de edad alcanza la senescencia, la población muere masivamente[55], quebrándose la ventana de resiliencia.

La presencia de poblaciones residuales de adultos y juveniles en sitios donde no se conservan individuos de *Ceroxylon* durante el proceso de deforestación era un reto científico suplementario. Utilizando un modelo de cálculo de edad existente[67,69] y datos históricos de deforestación en un sitio en Perú y en tres en Colombia, se encontró que los adultos residuales actuales estaban en el estadio de rosetas grandes (Juvenil 2) en el momento de la deforestación. Por tanto estas rosetas debieron sobrevivir a la tala y quemas asociadas[30]. Este mecanismo de resiliencia se explica por el desarrollo de un tallo subterráneo en *Ceroxylon*, desde el estadio Juvenil 2, lo que permite al individuo seguir creciendo después de la tala y la quema, al conservar su meristemo apical protegido bajo la tierra. Esta original estrategia de resiliencia ecológica posibilita a las palmas de este género incrementar la abundancia de individuos en los potreros. La longevidad de los adultos y la resiliencia de las rosetas grandes, propicia la presencia de poblaciones parciales y residuales en sitios deforestados, durante una ventana de tiempo prolongada. En caso de que el bosque sea restaurado o de que se deje el sitio para regeneración antes de que mueran los últimos adultos, las perspectivas de conservación para las poblaciones de palmas y para todas las relaciones ecológicas que sostienen como especies claves de los ecosistemas son promisorias[30,55].

Resiliencia de Ceroxylon *y* Prestoea acuminata *dentro del marco conceptual de la ecología*

A través del estudio de *Ceroxylon* como modelo de palma muy representativo del bosque nublado suramericano y con efectos positivos importantes en la biodiversidad y las interacciones ecológicas, se mostró la complejidad del manejo de los recursos naturales sin afectar la biodiversidad, el funcionamiento del ecosistema y los servicios ambientales de una región definida como *hotspot* de biodiversidad. Con el objetivo de generalizar los resultados obtenidos, se compararon las estrategias de vida de *Ceroxylon* con las de otras especies de palmas, para clasificar al género basándose en su resiliencia a la perturbación. Se utilizó el triángulo de las estrategias de Grime[70], inicialmente propuesto para clasificar hierbas del Reino Unido, pero que poco a poco ha sido empleado para discutir las estrategias de la plantas en otros ecosistemas, incluyendo los bosques tropicales. Dentro de este triángulo, cuyas esquinas reflejan tres estrategias —tolerancia al estrés abiótico (S), tolerancia a la perturbación (R) y tolerancia a la competición con otras plantas (C)— se sugiere que *Ceroxylon* está principalmente relacionado con la estrategia C por su crecimiento lento y prolongado que le permite superar el

dosel del bosque andino (Figura 2-6). Una especie de palma que presenta típicamente esta estrategia a través de un crecimiento prolongado hasta superar el dosel y una elevada abundancia relativa podría ser *Iriartea deltoidea*[7]. Sin embargo, *Ceroxylon* es relativamente tolerante al estrés abiótico (falta de recursos) por el largo tiempo que vive en el sotobosque donde la disponibilidad de luz requerida para cumplir la fotosíntesis es muy baja, esperando una oportunidad para crecer. Una especie de palma característica de la estrategia S podría ser *Asterogyne martiana* que es de sotobosque toda su vida (*i. e.* tolera la falta de luz[71]), con hojas pequeñas (criterio S definido por Grime[70]) y sin rebrotes, sin espinas (ausencia de características de la estrategia R). Adicionalmente, los resultados muestran que *Ceroxylon* exhibe una tolerancia relativa a la perturbación por el desarrollo de un tallo subterráneo y por la resistencia de las hojas de los adultos a la luz directa. Uno de los mejores representantes de la estrategia R entre las palmas podría ser el babaçu, *Attalea speciosa*, que tolera e inclusive es favorecida por la deforestación, la herbivoría y la quema, llegando a formar bosques secundarios monoespecíficos mediante invasión de pastizales[72]. Así, *Ceroxylon* es prioritariamente un competidor, pero reúne una suma de cualidades que le permiten tener una distribución amplia en los Andes tropicales. En cuanto a *Prestoea acuminata*, su tamaño mas modesto, su crecimiento mas rápido y, sobre todo, su capacidad para generar rebrotes la ubican más abajo dentro del triángulo, en una posición típicamente intermedia entre la tolerancia al estrés, la competición y la resiliencia a la perturbación. Este marco conceptual es por supuesto exploratorio, susceptible de llenarse con otras especies de palmas que poseen sus propias estrategias de vida[7].

Plantas nodrizas como estrategia de restauración ecológica

La posibilidad de utilizar plantas nodrizas como herramienta de restauración

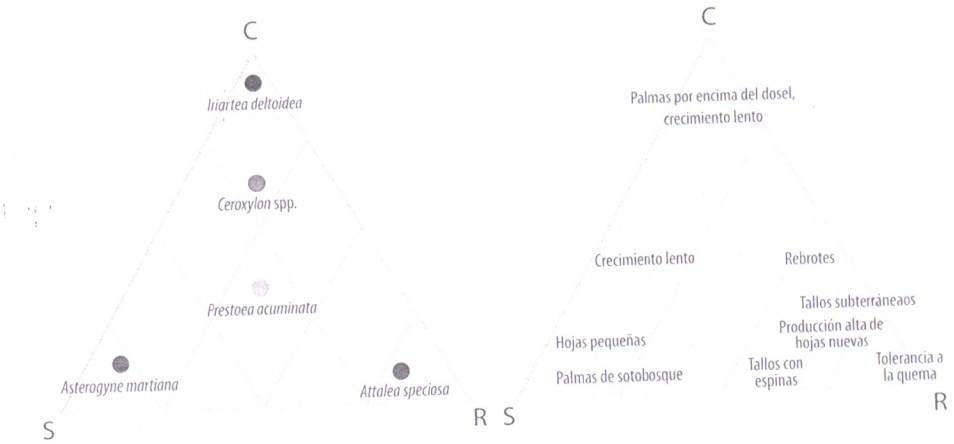


Figura 2-6. Izquierda: clasificación de las palmas según las estrategias descritas por Grime[70]. Derecha: clasificación de las palmas por estrategias de vida. C: Tolerancia a la competición, S: Tolerancia al estrés abiótico; R: Tolerancia a la perturbación.

de ecosistemas degradados en lugar de otros métodos clásicos como la eliminación o el trasplante directo de plantas, es una propuesta relativamente reciente y requiere más estudios que evalúen su eficiencia[73,74]. El éxito de este tipo de restauración depende mucho de la pareja de plantas seleccionada (la nodriza y el beneficiario). Por ejemplo, para facilitar la regeneración de árboles resulta más eficiente utilizar arbustos en vez de hierbas. La facilitación entre plantas es sumamente influenciada por la complementariedad de las especies involucradas en la interacción, tal y como lo sugieren los modelos conceptuales[75,76].

En el bosque nublado andino está muy generalizada la degradación del hábitat en áreas deforestadas por pastoreo. En esos ambientes los pastos exóticos como *Setaria sphacelata* en Ecuador o *Pennisetum clandestinum* en Colombia, son sembrados en los potreros deforestados de la región. Con menos frecuencia se encuentran arbustos con potencial como planta nodriza, tales como *Baccharis latifolia* en Colombia. En un protocolo experimental donde se trasplantaron plántulas de *Ceroxylon echinulatum* dentro de un potrero en presencia o no de *S. sphacelata*, se observó durante 20 meses un efecto positivo de la gramínea en la supervivencia de las plántulas de la palma (Figura 2-7). Este efecto disminuye pero se mantiene significativo en presencia de animales que pastorean[77].

Ese patrón de facilitación se explica por la reducción del estrés abiótico bajo

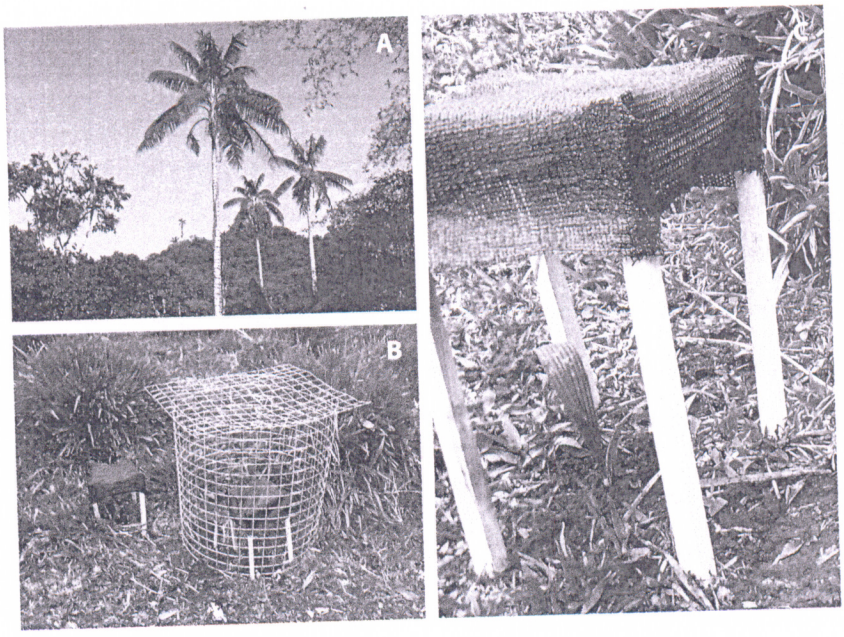


Figura 2-7. Experimento de supervivencia de plántulas de *Ceroxylon echinulatum* en áreas deforestadas.
A) Vista general de la población del bosque con *C. echinulatum* por encima del dosel.
B) Plántulas protegidas en jaulas por la sombra artificial y *Setaria sphacelata*.
C) Plántula protegida por sombra artificial en el potrero[77].

la protección de la gramínea. Dada la capacidad de *Ceroxylon* para regenerarse a partir del estadio de vida Juvenil 2 (rosetas grandes), mediante la producción de un tallo con meristemo subterráneo[30], la protección por *Setaria sphacelata* en las fases más tempranas podría ser suficiente para complementar y garantizar la supervivencia a largo plazo de los individuos en los potreros. En vista de la falta de dispersión natural de las semillas de *Ceroxylon* en estos ambientes[64], este tipo de regeneración no ocurriría naturalmente. En consecuencia, sería necesario sembrar manualmente las semillas o plántulas directamente bajo la protección de la planta nodriza. Teniendo en cuenta que la concentración de plántulas encontradas bajo las palmas hembras en los potreros y bosques intervenidos puede ser muy alta, se recomienda utilizar estas plántulas para iniciar la siembra y restauración por repoblamiento.

2.2. El caso de *Astrocaryum* sect. Huicungo

Astrocaryum es un género de 40 especies de palmas espinosas, ampliamente distribuido en el Neotrópico. Se destaca particularmente en la Amazonía y el piedemonte andino oriental un grupo de especies conocido por su nombre común en Perú, huicungos, conformando la sección taxonómica de mismo nombre[78]. Este grupo es muy dinámico a nivel de especiación en la Amazonía occidental, donde se han originado 12 especies, esencialmente por especiación alopátrica en compartimentos topográficos contiguos, delimitados por ríos y montañas[25,79], durante los últimos seis millones de años[20]. A nivel ecológico, los huicungos también tienen un papel muy importante, debido a su abundancia en los ecosistemas amazónicos[80], sus grandes inflorescencias son fuente de alimentación para insectos[81] y sus abundantes frutos, altamente nutritivos tanto a nivel del mesocarpio como del endocarpio, lo son para mamíferos[82].

Datos producidos dentro del proyecto PALMS demuestran que la palma de bosque subandino monocaule *Astrocaryum perangustatum* mejora su producción de hojas en hábitats deforestados[83]. Sin embargo, solamente los adultos y las plántulas se encontraron en los potreros (Figura 2-1E, p. 31), tal y como ocurrió en el caso de las poblaciones de *Ceroxylon*. Estos datos sugieren que las poblaciones de *A. perangustatum*, aunque relativamente tolerantes a la deforestación, no podrían sobrevivir a largo plazo a una eventual deforestación total. En cambio la especie multicaule *A. carnosum* es capaz de producir varios tallos que se inician como rizomas subterráneos inclusive desde el estado juvenil, permitiendo una ocupación muy eficiente del espacio y el mantenimiento de la estructura poblacional, aun en condiciones de deforestación[84].

Conclusión sobre el impacto humano

En conclusión, no se pueden generalizar fácilmente las respuestas ecológicas de las palmas neotropicales a las perturbaciones humanas. Existen varios tipos de ellas, cuyos efectos en las palmas son muy distintos, al igual que varios tipos de estrategias de resiliencia en las palmas[7]. Analizar la resiliencia de las palmas a corto plazo (*v. gr.* productividad de hojas después de la corta de hojas juveniles) versus a largo plazo (efectos de las perturbaciones en la diversidad genética o el éxito de reproducción) aporta

conclusiones muy diferentes. Un primer paso para tratar de generalizar esta relación perturbación-resiliencia es utilizar modelos conceptuales de ecología como las estrategias de Grime y clasificar cada especie/estrategia dentro de ese marco (Figura 2-6, p. 46).

De manera muy pragmática, se recomienda ser sumamente prudentes cuando se trata de explotar una palma en particular. Idealmente, en cada caso se debería evaluar el potencial de resiliencia en términos tanto de productividad de hojas como de éxito de reproducción y de diversidad genética a largo plazo. En el proyecto PALMS se han desarrollado métodos relativamente sencillos para ese tipo de evaluaciones[30,55,62,64] (Montúfar *et al.* en preparación).

En cuanto a perspectivas de restauración de poblaciones de palmas en ambientes muy degradados por las perturbaciones humanas, merece la pena considerar el uso de plantas nodrizas como arbustos o gramíneas, que ya se han probado de manera eficiente y económica en el caso de *Ceroxylon*[77]. Se recomienda favorecer esta opción para optimizar la conservación de las palmas directamente amenazadas por la deforestación.

Conclusión general

En la región estudiada, los Andes tienen un papel fundamental en la estructuración del ambiente y la conformación de la diversidad de las palmas. Están sometidos a altos niveles de presión antrópica y los ecosistemas propicios para la palmas, en particular el bosque nublado, están gravemente amenazados. La supervivencia de las palmas no será posible solamente por sus propios mecanismos de resiliencia frente a las continuas perturbaciones humanas, que cada vez son más intensas, sino que necesitará la ayuda de programas de manejo ambiental que tomen en consideración los conocimientos científicos adquiridos acerca de la dinámica ecológica y genética de estas plantas emblemáticas de las biotas tropicales.

Referencias

1 Olson, D.M., E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'amico, I. Itoua, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, T.H. Ricketts, Y. Kura, J.F. Lamoreux, W.W. Wettengel, P. Hedao & K.R. Kassem. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51: 933–938.

2 Pintaud, J.-C., G. Galeano, H. Balslev, R. Bernal, F. Borchsenius, E. Ferreira, J.-J. de Granville, K. Mejía, B. Millán, M. Moraes, L. Noblick, F. W. Stauffer & F. Kahn. 2008. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. *Revista Peruana de Biología* 15 (1): 7–29.

3 Picard, D., T. Sempere & O. Plantard. 2008. Direction and timing of uplift propagation in the Peruvian Andes deduced from molecular phylogenetics of highland biotaxa. *Earth and Planetary Science Letters* 271: 326–336.

4 Chaves, J.A., J.T. Weir & T.B. Smith. 2011. Diversificacion in Adelomyia hummingbirds follows Andean uplift. *Molecular Ecology* 20: 4564–4576.

5 Espurt, N., P. Baby, S. Brusset, M. Roddaz, W. Hermoza, J. Barbarand. 2010. The Nazca Ridge and uplift of the Fitzcarrald Arch: implications for regional geology in Northern South America. Pp. 89–100 en C. Hoorn & F.P. Wesselingh (eds.), *Amazonia, landscape and species evolution*. Blackwell Publishing, Oxford, U.K.

6 Antonelli, A. & I. Sanmartín. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403–414.

7 Montúfar, R., F. Anthelme, J.-C. Pintaud & H. Balslev. 2011. Disturbance and resilience in tropical American palm populations and communities. *The Botanical Review* 77: 426–461.

8 Bremer, K. 2000. Early Cretaceous lineages of Monocots flowering plants. *PNAS* 97: 4707–4711.

9 Couvreur, T., F. Forest & W.J. Baker. 2011. Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. *BMC Biology* 9: 44.

10 Baker, W.J. & T. Couvreur. 2013. Global biogeography and diversification of palms sheds light on the evolution of tropical lineages. I. Historical biogeography. *Journal of Biogeography* 40: 274–285.

11 Wing, S.L., F. Herrera, C.A. Jaramillo, C. Gómez-Navarro, P. Wilf & C.C. Labandeira. 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest. *PNAS* 106: 18627–18632.

12 Gómez-Navarro, C., C. Jaramillo, F. Herrera, S.L. Wing & R. Callejas. 2009. Palms (Arecaceae) from a Paleocene rainforest of northern Colombia. *American Journal of Botany* 96: 1300–1312.

13 Futey, M.K., M.A. Gandolfo, M.C. Zamaloa, R. Cunéo & G. Cladera. 2012. Arecaceae fossil fruits from the Paleocene of Patagonia, Argentina. *The Botanical Review* 78: 205–234.

14 Zachos, J.C., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas & K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science* 292: 686–693.

15 Morley, R.J. 2000. *Origin and evolution of tropical rain forests*. John Wiley & Sons, Chichester.

16 Cuenca, A., C.B. Asmussen-Lange & F. Borchsenius. 2008. A dated phylogeny of the palm tribe Chamaedoreae supports Eocene dispersal between Africa, North and South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 760–775.

17 Barfod, A., P. Trénel & F. Borchsenius. 2010. Drivers of diversification in the vegetable ivory palms (Arecaceae: Ceroxyloideae, Phytelepheae) –vicariance or adaptative shifts in niche traits ? Pp. 225–243 en O. Seberg, G. Petersen, A. Barfod & J. Davis (eds.),

Diversity, phylogeny, and evolution in the Monocotyledons. Aarhus University Press, Denmark.

18 Eiserhardt, W.L., J.-C. Pintaud, C.B. Asmussen-Lange, W.J. Hahn, R. Bernal, H. Balslev & F. Borchsenius. 2011. Phylogeny and divergence times of Bactridinae (Arecaceae, Palmae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Taxon* 60: 485–498.

19 Roncal, J., F. Borchsenius, C.B. Asmussen-Lange & H. Balslev. 2010. Divergence times in tribe Geonomateae (Arecaceae) coincide with Tertiary geological events. Pp. 245–265 en O. Seberg, G. Petersen, A. Barfod & J. Davis (eds.), *Diversity, phylogeny, and evolution in the Monocotyledons*. Aarhus University Press, Denmark.

20 Roncal, J., F. Kahn, B. Millán, T. Couvreur & J.-C. Pintaud. 2013. Cenozoic colonization and diversification patterns of tropical American palms: evidence from Astrocaryum (Arecaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 120–139.

21 Donoghue M.J. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *PNAS* 105: 11 549–11 555.

22 Ackerly, D. 2009. Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionnary rates vs phylogenetic signal. *PNAS* 106: 19 699–19 706.

23 Kahn, F. & J.-J. de Granville. 1992. *Palms in forest ecosystems of Amazonia*. Springer-Verlag, Berlin.

24 Isnard, S., T. Speck & N.P. Rowe. 2005. Biomecanics and development of the climbing habit in two species of the South American palm genus *Desmoncus* (Arecaceae). *American Journal of Botany* 92: 1444–1456.

25 Kahn, F., B. Millán, J.-C. Pintaud & M. Machahua. 2011. Detailed assessment of the distribution of *Astrocaryum* sect. *Huicungo* (Arecaceae) in Peru. *Revista Peruana de Biología* 18: 279–282.

26 Ludeña, B., N. Chabrillange, F. Aberlenc-Bertossi, H. Adam, W.J. Tregear, J.-C. Pintaud. 2011. Phylogenetic utility of the nuclear genes Agamous 1 and phytochrome B in palms (Arecaceae): an example within Bactridinae. *Annals of Botany* 108: 1433–1444.

27 Trénel, P. 2007. Evolutionary studies in the wax palm subfamily (Ceroxyloideae, Arecaceae). Tesis doctoral. Departamento de Botánica Sistemática-Universidad de Aarhus. Dinamarca.

28 Trénel, P., M.H.G. Gustafsson, W.J. Baker, C.B. Asmussen-Lange, J. Dransfield & F. Borchsenius. 2007. Mid-Tertiary dispersal, not Gondwanan vicariance explains distribution patterns in the wax palm subfamily (Ceroxyloideae: Arecaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 272–288.

29 Pross, J., L. Contreras, P.K. Bijl, D.R. Greenwood, S.M. Bohaty, S. Schouten, J.A. Bendle, U. Röhl, L. Tauxe, J.I. Raine, C.E. Huck, T. van de Flierdt, S.S.R. Jamieson, C.E. Stickley, B. van de Schootbrugg, C. Escutia, H. Brinkhuis & Integrated Ocean Driling Program Expedition. 2012. Persistent near-tropical warmth on the Antactic continent during early Eocene epoch. *Nature* 488: 73–77.

30 Sanín, M.J. 2013. Estudios ecológicos y evolutivos en *Ceroxylon* (Palmae: Ceroxyloidaeae). Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

31 Hoorn, C., F.P. Wesselingh, H. ter Steege, M.A. Bermúdez, A. Mora, J. Sevink, I. Sanmartín, A. Sánchez-Meseguer, C.L. Anderson, J.P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F.R. Negri1, H. Hooghiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. Särkinen & A. Antonelli. 2010. Amazonía through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931.

32 Struwe, L., S. Haag, E. Heiberg & J.R. Grant. 2009. Andean speciation and vicariance in neotropical Macrocarpaea (Gentianaceae-Helieae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 450-469.

33 Weigend, M. 2002. Observations on the Biogeography of the

Amotape-Huamcabamba Zone in Northern Peru. *The Botanical Review* 68: 38–54.

34 Hooghiemstra, H. & T. van der Hammen. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science reviews* 44: 147–183.

35 Rasanen, M.E., J.S. Salo, H. Jungnert, H. & Romero Pittman, L. 1990. Evolution of the western Amazon lowland relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nova* 2: 320–332.

36 Wesselingh, F.P. & Salo J.A. 2006. A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica* 133: 439–458.

37 Gainette-Prates, L.E. 2011. Evolución del paisaje amazónico desde el Precámbrico. *Revista Brasileira de Geociencias* 41 (4): 654–661.

38 Escobar, S. 2013. Regional genetic diversity patterns of the palm *Oenocarpus bataua* Mart. As a tool for the conservation of this oleaginous resource in the neotropics. Tesis previa a la obtención del título de Magíster en Biología de la Conservación. Escuela de Ciencias Biológicas-Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.

39 Henderson, A. & G. Galeano. 1996. *Euterpe*, *Prestoea*, and *Neonicholsonia* (Palmae). *Flora Neotropica*, Monograph 72. The New York Botanical Garden.

40 Barreiro, J.M. 2013. Estructura genética de *Euterpe precatoria* Mart. en los Andes tropicales. Tesis previa a la obtención del título de Magíster en Biología de la Conservación, Escuela de Ciencias Biológicas-Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.

41 Antonelli, A., J.A. Nylander, C. Persson & I. Sanmartín. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 9749–9754.

42 Gentry, A. 1982. Neotropical Floristic Diversity: Phytogepgraphical Connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny. *Annals of Missouri Botanical Garden* 69: 557–593.

43 Van Der Hammen, T. & A.M. Cleef. 1986. Development of the high Andean Páramo flora and vegetation. Pp. en F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press.

44 Balslev, H. 1988. Distribution Patterns of Ecuadorean Plant species. *Taxon* 37: 567–577.

45 Toivonen, T., S. Mäki & R. Kalliola. 2007. The riverscape of Western Amazonia – a quantitative approach to the fluvial biogeography of the región. *Journal of Biogeography* 34: 1374–1387.

46 Lahteenoja, O. & K. Roucoux. 2010. Inception, history and development of peatlands in the Amazon basin. *PAGES news* 18 (1): 27–29.

47 Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, New Jersey.

48 Escobar, S. 2011. Estructura genética de poblaciones trasandinas de *Prestoea acuminata* (Wild.) H.E. Moore en los Andes septentrionales. Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas. Escuela de Ciencias Biológicas-Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.

49 Trénel P., M.M. Hansen, S. Normand & F. Borchsenius. 2008. Landscape genetics, historical isolation and cross-Andean gene flow in the wax palm, *Ceroxylon echinulatum* (Arecaceae). *Molecular Ecology* 17: 3528–3540.

50 Myster, R. 2009. Plant communities of Western Amazonian. *The Botanical Review* 75: 271–291.

51 ter Steege, N., N.C.A. Pitman, D. Sabatier, C. Baraloto, R.P. Salomão, J.E. Guevara, O.L. Phillips, C.V. Castilho. W.E. Magnusson, J.F. Molino, A. Monteagudo, P. Núñez-Vargas, J.C. Montero, T.R. Feldpausch, E. Honorio-Coronado, T.J. Killeen, B. Mostacedo,

R.Vásquez, R.L. Assis, J. Terborgh, F. Wittmann, A. Andrade, W.F. Laurance, S.G.W. Laurance, B.S. Marimon, B.H. Marimon, I.C. Guimarães-Vieira, I. Leão-Amaral, R. Brienen, H. Castellanos, D. Cárdenas-López, J.F. Duivenvoorden, H.F. Mogollón, D.F. de Almeida-Matos, N. Dávila, R. García-Villacorta, P.R. Stevenson, F. Costa, T. Emilio, C. Levis, J. Schietti, P. Souza, A. Alonso, T. Dallmeier, A.J. Duque Montoya, M.T. Fernandez-Piedade, A. Araujo-Murakami, L. Arroyo, R. Gribel, P.V.A. Fine, C.A. Peres, M. Toledo, G.A. Aymard, T.R. Baker, C. Cerón, J. Ángel, T.W. Henkel, P. Maas, P. Petronelli, J. Stropp, C.E. Zartman, D. Daly, D. Neill, M. Silveira, M. Ríos-Paredes, J. Chave, D. de A. Lima-Filho, P. Møller-Jørgensen, A. Fuentes, J. Schöngart, F. Cornejo-Valverde, A. Di Fiore, E.M. Jiménez, M.C. Peñuela-Mora, J.F. Phillips, G. Rivas, T. van Andel, P. von Hildebrand, B. Hoffman, E.L. Zent, Y. Malhi, A. Prieto, A. Rudas, A.R. Ruschell, N. Silva, V. Vos, S. Zent, A.A. Oliveira, A. Cano Schutz, T. Gonzales, M.T. Nascimento, H. Ramírez-Angulo, R. Sierra, M. Tiradò, M.N. Umaña-Medina, G. van der Heijden, C.I.A. Vela, E. Vilanova-Torre, C. Vriesendorp, O. Wang, K.R. Young, C. Baider, H. Balslev, C. Ferreira, I. Mesones, A. Torres-Lezama, L.E. Urrego-Giraldo, R. Zagt, M.N. Alexiades, L. Hernández, I. Huamantupa-Chuquimaco, W. Milliken, W. Palacios-Cuenca, D. Paulette, E. Valderrama-Sandoval, L. Valenzuela-Gamarra, K.G. Dexter, K. Feeley, G. López-González & M.R. Silman. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. Science 342: DOI: 10.1126/science.1243092.

52 Vormisto, J., J.-C. Svenning, P. Hall & H. Balslev. 2004. Diversity and dominance in palms (Arecaceae) communities in terra firme forest in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577–588.

53 Recalde, A. 2013. Estructura genética de poblaciones de *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) en el Parque Nacional Yasuní. Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas. Escuela de Ciencias Biológicas-Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.

54 Walker, B., C.S. Holling, S.R. carpenter & A. Kinzig. 2004. Resilience adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society* 9: 5.

55 Bernal R. & M.J. Sanín. 2013. Los palmares de *Ceroxylon quindiuense* (Arecaceae) en el valle de Cocora, Quindío: perspectivas de un ícono escénico de Colombia. *Colombia Forestal* 16 (1): 67–79.

56 Sanín, M.J., & G. Galeano 2011. A revision of the Andean wax palms, *Ceroxylon* (Arecaceae). *Phytotaxa* 34: 1–64.

57 Montúfar, R., F. Anthelme & N. Duarte. 2013. Palma de ramos (*Ceroxylon echinulatum*). Pp. 123–134 en R. Valencia, R. Montúfar, H. Navarrete & H. Balslev (eds.), *Palmas ecuatorianas: biología y uso sostenible*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.

58 Barfod, A., M. Hagen & F. Borchsenius 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanism in palms (Arecaceae). *Annals of Botany* 108: 1503–1516.

59 Gamba-Trimiño, C, R. Bernal & J. Bittner. 2011. Demography of the clonal palm *Prestoea acuminata* in the Colombian Andes: sustainable household extraction of palm hearts. *Tropical Conservation Science* 4 (4): 386–404.

60 Rodríguez-Paredes, D., R. Montúfar-Galárraga & H. Meilby. 2012. Effects of micro-environmental conditions and forest disturbance on the establishment of two Andean palms in Ecuador. *Open Journal of Ecology* 2: 233–243.

61 Anthelme, F., R. Montúfar-Galárraga & J.-C. Pintaud. 2010. Caracterización de la resiliencia ecológica de poblaciones de palmeras. *Ecología en Bolivia* 45: 23–29.

62 Gully, C. 2008. Estudio de la dinámica poblacional de la palma *Ceroxylon alpinum* subsp. *ecuadorense*. Informe de

pasantía, Segundo año de la Escuela de Agronomía Supagro, Montpellier.
63 Lincango, J. 2009. Impactos de las actividades antrópicas sobre la población endémica de la palma de Ramos (*Ceroxylon echinulatum* ssp. *ecuadorense*) Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica de Ecuador, Quito.
64 Anthelme, F., G. Lincango, C. Gully, N. Duarte & R. Montúfar. 2011. How anthropogenic disturbances affect the resilience of a keystone palm tree in the threatened Andean cloud forest? *Biological Conservation* 144: 1059–1067.
65 Sanín, M.J. & F. Anthelme. En prensa. Ecological insight on *Ceroxylon ceriferum* in the Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Caldasia*.
66 Duarte, N. & R. Montúfar. 2012. Effect of leaf harvest on wax palm (*Ceroxylon echinulatum* Galeano) growth, and implications for sustainable management in Ecuador. *Tropical Conservation Science* 5: 340–351.
67 Vergara-Chaparro, L.K. 2002. Demografía de *Ceroxylon alpinum* en bosques relictuales del Valle de Cocora, Salento, Quindío. Tesis de pregrado en Biología. Departamento de Biología-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
68 Frankham, R., J. Ballou & D. Briscoe 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press.
69 Bernal, M. 2007. El patrón de crecimiento de la palma de cera (*Ceroxylon quindiuense*). Tesis de Msc. Universidad de los Andes, Bogotá.
70 Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169–1194.
71 Galeano, G. & R. Bernal. 2010. *Palmas de Colombia, guía de campo*. Instituto de Ciencias Naturales-Facultad de Ciencias-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
72 Barot, S., D. Mitja, I. Miranda, G.D. Meija & M. Grimaldi. 2005. Reproductive plasticity in an Amazonia palm. *Evolutionary Ecology Research* 7: 1051–1065.
73 Padilla, F.M. & F.I. Pugnaire 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 196–202.
74 Gómez-Aparicio, L. 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97: 1202–1214.
75 Brooker, R.W., F.E. Maestre, R.M. Callaway, C.L. Lortie, L. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J.M.J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, M. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F.I. Pugnaire, C.L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard & R. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18–34.
76 Anthelme, F. & O. Dangles, 2012. Plant-plant interactions in tropical alpine environments. Perspectives in Plant Ecology. *Evolution and Systematics* 14: 363–372.
77 Anthelme F., L. Gómez-Aparicio & R. Montúfar (en prensa). Nurse-based restoration of degraded tropical forests with tussock grasses: experimental support from the Andean cloud forest. *Journal of Applied Ecology*. doi: 10.1111/1365-2664.12311.
78 Kahn, F. 2008. The genus *Astrocaryum*. *Revista Peruana de Biología* 15: 31–48.
79 Vargas, V.H. & J.-C Pintaud. 2008. Characterization of a parapatric contact zone between *Astrocaryum macrocalyx* and *A. urostachys* at the boundary of the Marañón-Pastaza flood plain and the Iquitos arch. *Revista Peruana de Biología* 15 (1): 79–83.
80 Vallejo-Rodríguez, G.M., C. Vegas & J.-C. Pintaud. 2004. Comparative study of the distribution of *Astrocaryum macrocalyx* Burret and *Astrocaryum urostachys* Burret, in function of the topography, drainage and architecture of

the forest in western Amazonia (Ecuador and Perú). *Lyonia* 7: 99–106.

81 Listabarth C. 1992. A survey of pollination strategies in the Bactridinae. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 21: 699–714.

82 Beck, H. & J. Terborgh. 2002. Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *Journal of Tropical Ecology* 18: 275–288.

83 Aponte, H., F. Kahn & B. Millán 2011. Adaptabilidad vegetativa a la deforestación de la palma peruana *Astrocaryum perangustatum*. *Revista Peruana de Biología* 18: 179–183.

84 Machahua M., F. Kahn & B. Millán. 2013. Basal branching in *Astrocaryum carnosum* and A. *huicungo* (Arecaceae). P. 28 en *Libro de resúmenes, Simposio Internacional "Impacto de la cosecha de palmeras en los bosques tropicales"*, Tingo María, Perú.