



Artículo

Relación entre el tamaño de la palmera, precipitación y temperatura en la producción de flores y frutos de *Copernicia alba* en el noroeste argentino

Flowering and fruiting patterns of *Copernicia alba* in northwestern Argentina in relation to palm size, precipitation and temperature

Patricia Beatriz Puechagut¹, Natalia Politi^{1*}, Laura Marisa Bellis² & Luis Osvaldo Rivera¹

¹Instituto de Ecoregiones Andinas, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Alberdi 47, San Salvador de Jujuy, 4600 Jujuy, Argentina

²Instituto de Altos Estudios Espaciales Mario Gulich, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Ruta Provincial C45 km 8, Falda del Cañete, 5187 Córdoba, Argentina

*Autora de correspondencia: npoliti@conicet.gov.ar

Resumen

El objetivo de este trabajo fue analizar los patrones de floración y fructificación y el número de frutos producidos por individuo de *Copernicia alba* en un palmar de referencia en el noroeste argentino en relación al tamaño de la palmera, las precipitaciones y la temperatura. Durante 19 meses se realizó el seguimiento de 50 palmeras para determinar la presencia de flores y frutos y contar el número de frutos producidos. Se evaluó la relación entre la probabilidad de producir inflorescencias, infrutescencias o número de frutos con el tamaño de las palmeras, las precipitaciones y la temperatura a través de modelos de regresión logística o Poisson. La floración estuvo positivamente relacionada con el tamaño de los individuos ($z = 4.26$; $P < 0.01$) y con la temperatura ($z = 3.00$; $P < 0.01$). Se encontró una relación positiva entre la fructificación y el tamaño de los individuos ($z = 4.73$; $P < 0.01$) pero negativamente asociada a la temperatura ($z = -1.93$; $P < 0.05$). También se encontró una relación positiva entre el número de frutos y el tamaño de cada palmera ($z = 3.53$; $P < 0.05$) y una disminución con la temperatura ($z = -2.86$; $P < 0.05$). Esta estrecha asociación entre la producción de estructuras reproductivas de *C. alba* y la temperatura es muy importante considerando que el calentamiento global podría adelantar el período de floración y comprometer la producción de frutos de esta especie en el noroeste argentino.

Palabras clave: Cambio climático, Estructura reproductiva, Fenología, Palmares.

Abstract

The aim of this work was to analyze *Copernicia alba* flowering and fruiting patterns and the number of fruits produced in relation to the height of the palms, rainfall, and temperature in a reference palm forest in northwestern Argentina. During 19 months 50 palm trees were followed to determine presence of flowers and fruits and count the number of fruits. Through logistic or Poisson regression models we assessed the probability of palms producing flowers, fruits and the number of fruits in relation to the height of the palm, rainfall, and temperature. Flowering was positively related to the palm size ($z = 4.26$; $P < 0.01$) and temperature ($z = 3.00$; $P < 0.01$). Fruiting was related positively to palm size ($z = 4.73$; $P < 0.01$), but negatively related to temperature ($z = -1.93$; $P = 0.05$). There was also, a positive relationship between the number of fruits and the palm size ($z = 3.53$; $P < 0.05$), but a negative relationship with temperature ($z = -2.86$; $P < 0.05$). The association of *C. alba* to produce reproductive structures according to the temperature is relevant in the current context of global climate change. Higher temperatures could lead to earlier events of flowering and could compromise fruit production of *C. alba* in northwestern Argentina.

Key words: Climate change, Palm forests, Phenology, Reproductive structures.

Recibido: 02.02.23, Aceptado: 11.04.23

Introducción

La producción de estructuras reproductivas (flores y frutos) es una etapa fundamental en el ciclo de vida de las plantas ya que determinará la demografía de la población (Ratsirarson *et al.* 1996, Quitete-Portela *et al.* 2010, Lopez-Toledo *et al.* 2011). Para varias especies de plantas se ha encontrado una variación en el patrón temporal de producción de flores y frutos a lo largo de la vida (Sampaio & Scariot 2008). Los factores que condicionan los períodos de floración y fructificación en muchas especies de las plantas están relacionados con la temperatura y las precipitaciones (Morellato *et al.* 2013, Pau *et al.* 2013). En

el caso de las palmeras, familia Arecaceae, muchas especies se encuentran en ambientes de humedales con una distribución estrechamente relacionada con el régimen de precipitaciones (Bjorholm *et al.* 2005, Dransfield *et al.* 2008). En estos ambientes de humedales las palmeras forman paisajes característicos y tienen adaptaciones que garantizan el éxito reproductivo (Lasso *et al.* 2016). Entre estas adaptaciones, las palmeras tienen la floración en la estación húmeda y una fructificación extendida con un pico en la estación seca, incrementando la disponibilidad de frutos para los frugívoros en una época en que las otras

especies de plantas no suelen fructificar (Ragusa-Netto & Fecchio 2006, Keuroghlian & Eaton 2008, Araujo & Lobo 2020).

Copernicia alba Morong, conocida comúnmente como “palma blanca” o “caranday” (Cabral & Castro 2007), pertenece a la familia Arecaceae, subfamilia Coryphoideae (Moraes 2006) y se presenta tanto en bosques como en pastizales, donde los individuos maduros ocupan el estrato superior (Cisz 2011). Esta palmera se extiende desde el norte de Argentina, este-noreste de Paraguay, oeste de Brasil (Pantanal) y norte y este de Bolivia (Costa et al. 2022). La especie ocupa la ecorregión chaqueña en planicies aluviales inundables donde se dan ciclos entre inundaciones y largos períodos de sequía (Moraes 1991, Negrelle & Degen-Naumann 2012), resistiendo menos de 300 mm de precipitaciones por año (Moraes 2001) e incendios frecuentes en la estación seca (Torres et al. 2015). La polinización de *C. alba* es realizada por abejas (Moraes 1991, Cisz 2011) y por el viento (Mereles 2001).

En los diferentes países donde *C. alba* se encuentra distribuida, se han descrito períodos de floración y fructificación diferentes con respecto a la duración y los meses en los que ocurre, así como para algunas características de los individuos tales como el tamaño (Moraes 1991, Ragusa-Netto & Fecchio 2006, Mereles 2001). Los frutos de *C. alba* son un recurso clave para especies de fauna nativa (por ejemplo, *Rhea americana* Linnaeus, *Tayassu pecari* Link y *Pecari tajacu* Linnaeus [Puechagut et al. 2013]) y como forraje para ganado (Castellani et al. 2014), por lo tanto, es importante contar con información de base para realizar un manejo adecuado de este recurso para la conservación de la fauna silvestre nativa. Además, es necesario determinar la relación entre las precipitaciones y la temperatura en la producción de estructuras reproductivas de *C. alba* considerando el actual contexto de cambio climático (Walther et al. 2007, Eiserhardt et al. 2011, Nazareno & Reis 2012). Específicamente en este trabajo se pretende describir el patrón temporal, la producción de flores y frutos y el número de frutos producidos por individuo de acuerdo al tamaño de las palmeras, las precipitaciones y la temperatura en el noroeste argentino.

Área de estudio

Este estudio se realizó en un palmar cercano a la localidad de El Talar, Provincia de Jujuy, Argentina (23°39.107'S, 64°20.522'O). Este palmar pertenece a la empresa Ledesma S.A.A.I., ocupa una superficie de 656 ha, no ha tenido fuegos frecuentes y se encuentra rodeado por un alambrado que excluye el ganado. Las precipitaciones anuales en esta zona varían entre los 650 y 750 mm y se concentran entre los meses de noviembre y abril (Bravo et al. 1999). Además de *C. alba*, otras especies vegetales dominantes son *Geoffroea decorticans*, *Prosopis ruscifolia* y *Tabebuia nodosa* (Chalukian et al. 2002).

Métodos

En el palmar estudiado se seleccionaron al azar 50 palmeras con una altura > 3 m. Cada palmera se marcó con una chapa de aluminio numerada. Se midió la altura de cada palmera desde el suelo hasta la base de la copa con un palo

telescopico graduado de 15 m. Para describir el patrón temporal de floración y fructificación se determinó visualmente, con ayuda de binoculares, la presencia o ausencia de inflorescencias y/o infrutescencias de las palmeras marcadas durante 19 meses (entre septiembre de 2011 y septiembre de 2013, sin embargo, no se registraron datos en enero, marzo, abril y octubre de 2012 ni en enero y febrero de 2013 por problemas logísticos). Para contar el número de frutos producidos por individuo, se tomó una fotografía de cada palmera marcada durante los 19 meses de seguimiento. Las fotografías fueron tomadas para que incluyeran todas las infrutescencias en el marco de la foto, observando que la luz solar no interfiriera. En gabinete se superpuso una grilla de 2.500 subdivisiones sobre cada fotografía y se contaron los frutos maduros, en cada subdivisión se marcaron los frutos para evitar contar dos veces los mismos frutos. Es importante destacar que el número de frutos reportado no es la cantidad producida por mes sino la cantidad cuantificada cada mes, los mismos frutos en la misma palmera pueden haber sido contados en meses sucesivos.

Se comparó la proporción de individuos que florecieron o fructificaron (variables dependientes) a lo largo de todo el seguimiento (mes contra mes, variable predictora como factor fijo de 19 niveles), entre los dos años de muestreo: Año 1 (septiembre de 2011 – agosto de 2012) y Año 2 (septiembre de 2012 – agosto de 2013). Se utilizó el año como factor fijo con dos niveles (año 1 y año 2), y entre los dos años de seguimiento dentro de cada mes, se consideró únicamente los siete meses en los que se tomaron datos en los dos años. Se utilizaron modelos lineales generales y mixtos y el test *a posteriori* DGC en Infostat para determinar si existen diferencias de las variables dependientes entre meses (Di Rienzo et al. 2011, 2012, 2015). Siempre se consideró los números identificadores de cada palmera como variable aleatoria, ya que el conteo se realizó mensualmente en las mismas palmeras (Di Rienzo et al. 2011, 2012, 2015). Para determinar si existían diferencias entre meses dentro de cada año de seguimiento (factor fijo con 19 niveles), se comparó el promedio del número de frutos contados por mes (variable dependiente) utilizando modelos lineales generales y mixtos y el test *a posteriori* DGC, incluyendo únicamente a todas las palmeras que produjeron frutos ($n=23$ palmeras) y al número identificador de cada palmera como factor aleatorio, ya que el conteo de individuos se realizó mensualmente en los mismos individuos (Di Rienzo et al. 2012, 2014).

Los datos de precipitaciones y temperatura se obtuvieron de la estación meteorológica de la empresa Ledesma S.A.A.I., localizada en el área de estudio. Se obtuvieron las precipitaciones diarias y las temperaturas máximas y mínimas diarias entre septiembre de 2011 y septiembre de 2013 (25 meses). Con estos datos se calcularon las precipitaciones mensuales, la temperatura mensual y la amplitud térmica mensual durante el tiempo de seguimiento. Para evaluar si hubo variaciones entre los 25 meses que duró el estudio en las precipitaciones mensuales, la temperatura mensual y la amplitud térmica mensual, se compararon las variables climáticas entre meses utilizando

modelos lineales generales y mixtos con los meses como factor fijo con 12 niveles (Di Rienzo *et al.* 2011, 2012, 2015).

Para evaluar la relación entre la probabilidad de producir inflorescencias o infrutescencias y el tamaño de las palmeras marcadas, los datos de precipitaciones y de temperatura, se ajustaron modelos de regresión logística con la variable respuesta presencia o ausencia de inflorescencias/infrutescencias y enlace logit utilizando la plataforma de modelos lineales generalizados mixtos de Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011, 2012, 2015). Para evaluar la relación entre la cantidad de frutos contados por mes y el tamaño de las palmeras marcadas, los datos de precipitaciones y de temperatura, se ajustaron modelos de regresión Poisson con función de enlace log utilizando la plataforma de modelos lineales generalizados mixtos de Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011, 2012, 2015). El tamaño de las palmeras, las precipitaciones mensuales, la temperatura mensual y la amplitud térmica mensual son los efectos fijos del modelo y los efectos aleatorios en el modelo es el

número identificador de cada palmera, el año y el mes de seguimiento anidado dentro del año ya que las observaciones se realizaron sobre los mismos individuos.

Resultados

En el primer año florecieron 30 palmeras de las 50 palmeras marcadas y en el segundo año florecieron 33 palmeras, 26 de las cuales (52% del total de palmeras marcadas) florecieron los dos años. Sin embargo, 15 palmeras (30%) no florecieron en ninguno de los dos años. No se encontraron diferencias significativas entre los meses del primer y segundo año de seguimiento en la proporción mensual de palmeras marcadas que florecieron (Año 1: 0.11 ± 0.02 y Año 2: 0.14 ± 0.02 ; $F= 1.76$; $P= 0.18$). En los meses de mayo, junio, julio y agosto no se registraron palmeras con flores en ninguno de los dos años. La proporción de individuos con inflorescencias varió entre meses marcándose dos picos (octubre y noviembre de 2011, y noviembre y diciembre de 2012) a lo largo del tiempo de seguimiento ($F= 26.59$; $P < 0.05$; Fig. 1).

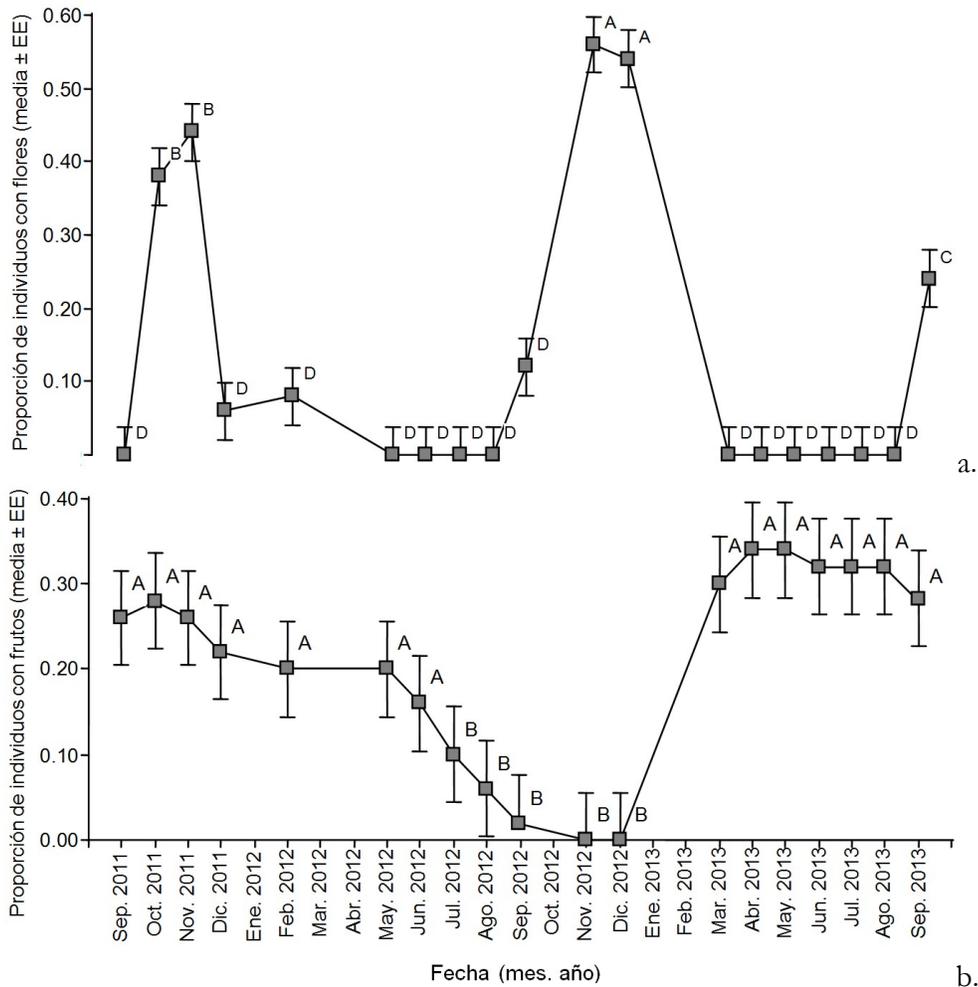


Figura 1. Proporción de individuos con flores (a.) o frutos (b.) en 50 palmeras marcadas y seguidas desde septiembre de 2011 a septiembre de 2013 en un palmar de *Copernicia alba* cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy, Argentina. Letras distintas indican diferencias significativas entre meses ($P < 0.05$).

Se registraron palmeras con frutos en todos los meses de seguimiento, excepto en noviembre y diciembre de 2012. En el primer año fructificaron 16 palmeras, en el segundo año fructificaron 18 de las 50 palmeras, 11 de las cuales

(22% del total de palmeras marcadas) fructificaron los dos años. Sin embargo, 27 palmeras (54% del total) no fructificaron en ninguno de los dos años. Considerando a las 30 palmeras que florecieron en el primer año, 22 de ellas

llegaron a producir frutos en alguno de los dos años de seguimiento. No se encontraron diferencias significativas entre el primer y segundo año de seguimiento en la proporción mensual de palmeras marcadas que fructificaron (Año 1: 0.19 ± 0.02 y Año 2: 0.22 ± 0.02 ; $F=0.82$; $P=0.36$). La proporción de individuos con infrutescencias varió entre meses, presentándose un período (de julio a diciembre de 2012) con menor proporción de palmeras con frutos ($F=4.56$; $P<0.05$; Fig. 1).

Durante el tiempo de seguimiento de las 50 palmeras se observó un período con significativamente mayores precipitaciones (estación húmeda) y un período con significativamente menores precipitaciones (estación seca;

$F=2.55$; $P<0.05$; Fig. 2). Las precipitaciones mensuales durante la estación húmeda en el primer año de seguimiento (109.42 ± 39.85 mm/mes) fueron significativamente mayores a las registradas en el segundo año de seguimiento (54.58 ± 39.85 mm/mes; $F=3.20$; $P<0.05$). La temperatura durante el tiempo de seguimiento fue de $22.73 \pm 0.21^\circ\text{C}$ y se observó un período en que las temperaturas fueron significativamente mayores, coincidiendo aproximadamente con la estación húmeda ($F=87.84$; $P<0.05$; Fig. 2). La amplitud térmica diaria durante el tiempo de seguimiento fue de $14.55 \pm 0.18^\circ\text{C}$ y durante la estación seca se registraron tres meses con mayor amplitud térmica (de julio a septiembre) y el resto de los meses con menor amplitud térmica ($F=11.59$; $P<0.05$) durante el tiempo de seguimiento.

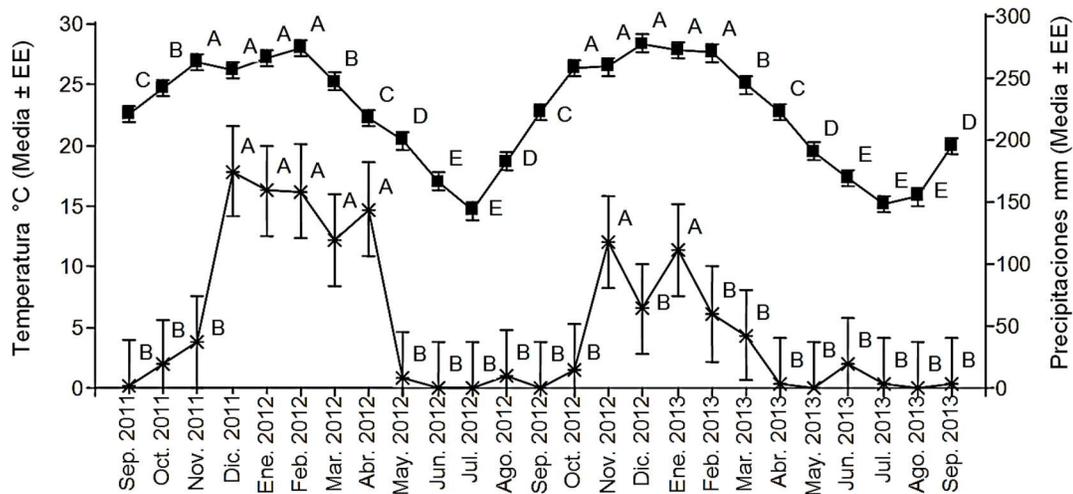


Figura 2. Temperatura (cuadrados) y precipitaciones (asteriscos) mensuales entre septiembre de 2011 y septiembre de 2013 en un palmar cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy, Argentina. Los datos fueron proporcionados por la empresa Ledesma S.A.A.I. Letras diferentes indican diferencias significativas entre meses ($P<0.05$).

La probabilidad de que las palmeras produzcan estructuras reproductivas estuvo relacionada con el tamaño (es decir, la altura) de la palmera y con la temperatura (Tabla 1; Fig. 3). Ninguno de los 11 individuos marcados que tenían una altura entre 3 y 5 m florecieron o fructificaron durante los dos años del seguimiento. No se registró floración por debajo de la temperatura de 22.57°C (percentil 50). No se encontró relación entre estructuras reproductivas de las palmeras y las precipitaciones acumuladas, ni con la amplitud térmica, durante el tiempo de seguimiento (Tabla 1). Se encontró una relación positiva significativa entre el número de frutos contados por palmera por mes y el tamaño de cada palmera ($z=3.53$; $P<0.05$) y a medida que disminuye la temperatura media mensual es mayor el número de frutos contados por palmera ($z=-2.86$; $P<0.05$; Fig. 4). No se encontró una relación entre el número de frutos por palmera y las precipitaciones mensuales ($z=-0.78$; $P=0.43$), ni con la amplitud térmica ($z=-1.53$; $P=0.12$), durante el tiempo de seguimiento.

Discusión

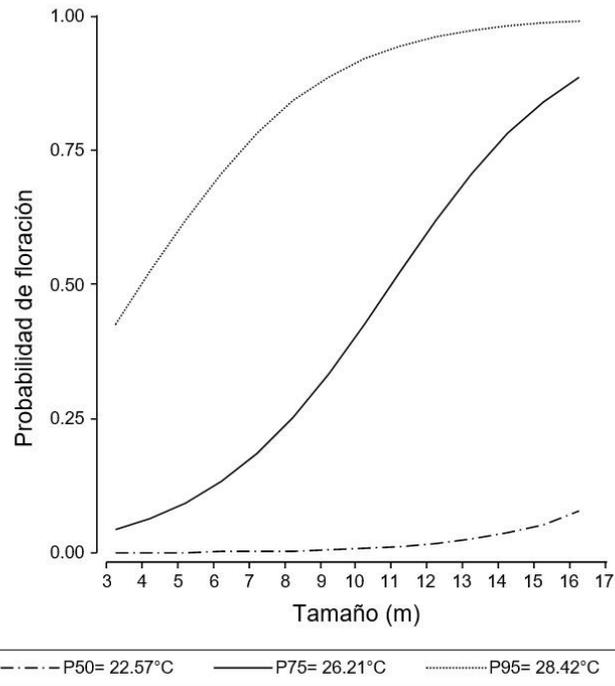
De acuerdo a los resultados de este trabajo, el período de floración de *C. alba* es sincrónico y está relacionado positivamente con la temperatura mensual. Un patrón

similar ha sido encontrado en otras especies de palmeras, en las que la producción de flores se encuentra concentrada en la estación húmeda y cálida (Gorman 1996, Sampaio & Scariot 2008, Genini *et al.* 2009, Rocha *et al.* 2015, García & Barbedo 2016). En general, el aumento de temperatura es el principal factor que influye positivamente en la producción de flores al aumentar la tasa de biosíntesis y procesos metabólicos (Raich *et al.* 1997, Pau *et al.* 2013).

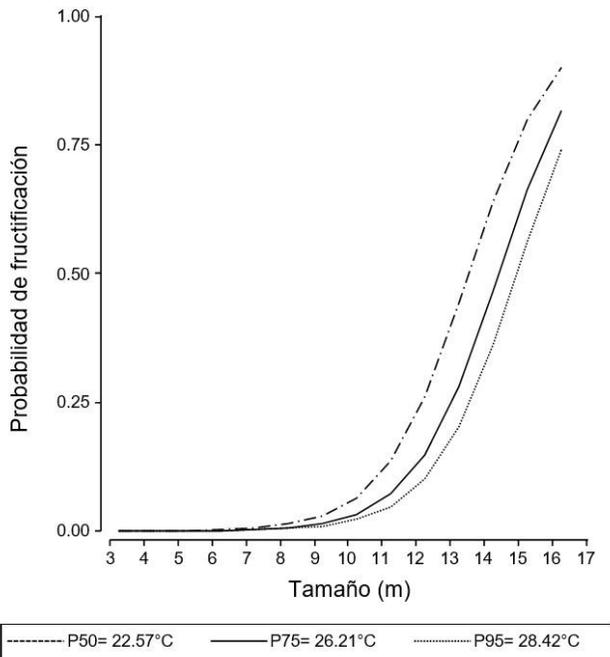
El pico de floración de *C. alba* en el palmar estudiado se da algunos meses después que lo observado en el Pantanal brasileño (agosto y septiembre; Ragusa-Netto & Fecchio 2006) y el noreste de Bolivia (agosto a octubre; Moraes 1991). Esto puede deberse a variaciones climáticas en los diferentes puntos de la distribución de *C. alba*, ya que en el noreste boliviano la temperatura media mensual varía entre 24.3 y 27.9°C y la media anual está por encima de los 26°C y en el Pantanal brasileño la temperatura media varía entre 20°C en la estación seca y 27°C en la estación húmeda (Moraes 1991, Ragusa-Netto & Fecchio 2006). En el sudoeste de Paraguay, en donde la temperatura media anual es similar a la observada en el área de estudio, con una media anual de $23-24^\circ\text{C}$ se observó el mismo período de floración que en el área de estudio (Mereles 1999, 2001).

Tabla 1. Efecto del tamaño de las palmeras, la precipitación y la temperatura registradas durante el periodo de seguimiento sobre la probabilidad de floración y fructificación de 50 palmeras marcadas y seguidas desde septiembre de 2011 a septiembre de 2013 en un palmar de *Copernicia alba* en el noroeste de Argentina. En negrita se muestran los resultados significativos.

Variable (tiempo seguimiento)	Floración		Fructificación	
	ζ	<i>P</i>	ζ	<i>P</i>
Tamaño (m)	4.26	<0.01	4.73	<0.01
Precipitaciones acumuladas (mm)	-0.33	0.74	0.17	0.87
Temperatura (°C)	3.00	<0.01	-1.93	0.05
Amplitud térmica (°C)	1.37	0.17	-1.76	0.08



a.



b.

Figura 3. Probabilidad de floración (a) y de fructificación (b) en relación al tamaño de 50 palmeras marcadas y seguidas entre septiembre de 2011 y septiembre de 2013 en un palmar de *Copernicia alba* cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy, Argentina. Cada curva representa una temperatura, para los percentiles 50 (línea discontinua), 75 (línea continua) y 95 (línea punteada) de la distribución de temperaturas.

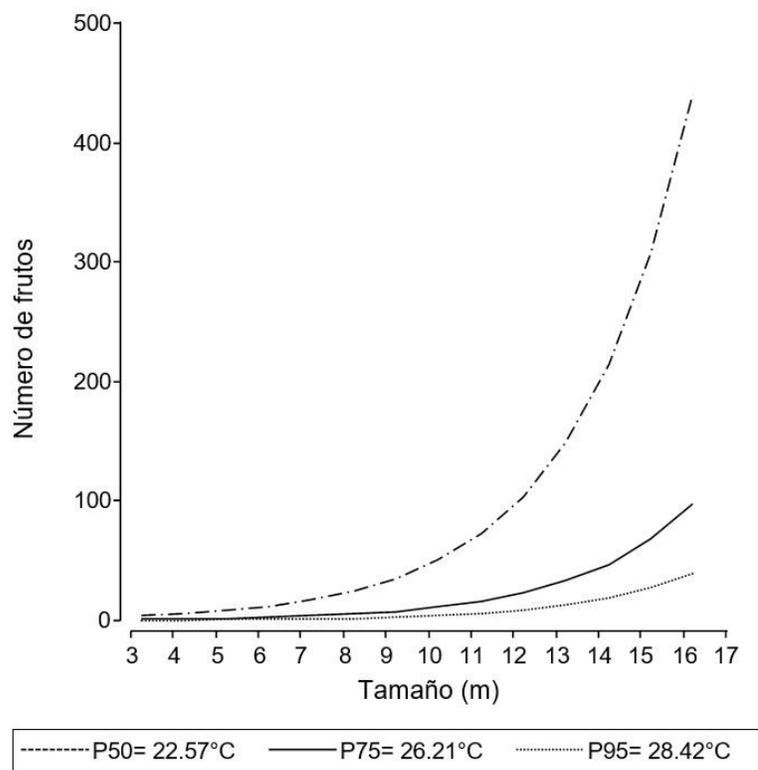


Figura 4. Número de frutos contados por mes en relación al tamaño de 23 palmeras marcadas y seguidas entre septiembre de 2011 y septiembre de 2013 en un palmar de *Copernicia alba* cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy, Argentina. Cada curva representa una temperatura, para los percentiles 50 (línea discontinua), 75 (línea continua) y 95 (línea punteada) de la distribución de temperaturas.

Durante el desarrollo de este estudio se encontró frutos en las palmeras en prácticamente todos los meses de seguimiento. Cuando se considera la distribución geográfica de la especie se observa que en otras regiones la fructificación también ocurre extendida por varios meses (Mereles 1999, 2001, Cisz 2011). En el Chaco paraguayo, el pico de fructificación es de febrero a agosto y los frutos caen a fines del invierno (Mereles 1999, Cisz 2011). Para el pantanal de Brasil se ha reportado que *C. alba* fructifica desde septiembre a mayo, coincidiendo con el período de temperaturas más altas (Ragusa Netto & Fecchio 2006, Araujo & Lobo 2020), y en el noreste de Bolivia la fructificación se da desde octubre hasta mayo (Moraes 1991). La prolongada fructificación en *C. alba* puede deberse, como ocurre en otras especies de palmeras, que los frutos requieren un largo período de desarrollo (Khorsand Rosa *et al.* 2013, Pedroso *et al.* 2021). La fructificación de *C. alba* en este estudio mostró una relación inversa con la temperatura lo cual puede deberse a que altas temperaturas producen desecamiento de los frutos impidiendo la adecuada maduración o abscisión prematura de los frutos (Staggemeier & Morellato 2011, Cortés-Flores *et al.* 2013, Tisné *et al.* 2020). En el pantanal de Brasil, la fructificación no mostró correlación con variables climáticas, pero los frutos inmaduros mostraron una asociación positiva con la temperatura (Araujo & Lobo 2020). Sin embargo, dado que en este estudio no se evaluaron las distintas fenofases de la fructificación es difícil interpretar este patrón (Cortés-Flores *et al.* 2019). Es necesario resaltar que en este estudio menos

de la mitad de las palmeras marcadas fructificaron en los dos años de seguimiento, esto podría sugerir serias limitaciones en la estrategia reproductiva de *C. alba* en el noroeste argentino (Khorsand Rosa & Koptur 2013).

La probabilidad de floración y fructificación y la cantidad de frutos de *C. alba* estarían fuertemente influenciadas por el tamaño de la palmera, incrementando la producción de estructuras reproductivas a medida que aumenta de tamaño el individuo. Estudios sugieren que en *C. alba* la actividad reproductiva aumenta durante todo el ciclo de vida de la palmera (Oyama 1990, Mendoza & Franco 1998, Svenning 2001, Berry & Gorchov 2004). A su vez, los individuos de mayor tamaño estarían más expuestos a ser polinizados por el viento y por los insectos, por lo que producirían más frutos que los que son de menor tamaño y se encuentran por debajo del dosel (Svenning 2001). En un palmar en Beni, Bolivia, se encontró que *C. alba* comienza a mostrar estructuras reproductivas cuando alcanzan los 3 m de tamaño (Moraes 1991) y en dos estudios sobre la especie realizados en Paraguay se consideran adultos (por presentar estructuras reproductivas) a todos los individuos de más de 3 m de tamaño (Cisz 2011, Degen & Negrelle 2014). Aunque pareciera que en el área de estudio *C. alba* alcanza la madurez reproductiva con un tamaño mayor (>5 m para flores y >10 m para frutos) que en otros lugares donde la palmera se distribuye, no se han encontrado estudios analizando diferencialmente la floración y fructificación en relación al tamaño de los individuos.

Conclusiones

Los resultados de este trabajo muestran que en el noroeste argentino el período de floración de *C. alba* es sincrónico y menos de la mitad de las palmeras marcadas fructificaron en los dos años de seguimiento. La probabilidad de floración y fructificación y la cantidad de frutos de *C. alba* en el noroeste argentino incrementa a medida que aumenta de tamaño el individuo. La floración de *C. alba* en el noroeste argentino está relacionado positivamente con la temperatura mensual, mientras que la fructificación y la cantidad de frutos presentan una relación inversa con la temperatura. Es fundamental continuar con estudios fenológicos a largo plazo que permitan evaluar la respuesta de *C. alba* al aumento de la temperatura debido al cambio climático (Morellato *et al.* 2016).

Agradecimientos

Agradecemos los aportes de Dr. J. Di Rienzo, Dr. P. Blendinger, Dr. D. Renison y Dr. E. Pucheta y a la empresa Ledesma S.A.A.I., particularmente a M. Ulivarri, L. Tapia y M. Caorlin. Nuestro agradecimiento a dos revisores anónimos y a la editora, Dra. M. Moraes, quienes contribuyeron para mejorar este trabajo. Este trabajo fue financiado parcialmente con subsidios del Conservation Leadership Programme e Idea Wild a través de la Fundación CEBio (www.cebio.org.ar).

Referencias

- Araujo, M.M.V. & F.D.A. Lobo. 2020. Phenology of *Copernicia alba* in flooded and not flooded environments. *Floresta e Ambiente* 27: e20170979. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.097917>
- Berry, E.J. & D.L. Gorchov. 2004. Reproductive biology of the dioecious understory palm *Chamaedorea radicalis* in a Mexican cloud forest: pollination vector, flowering Phenology and female fecundity. *Journal of Tropical Ecology* 20: 369-376. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001397>
- Bjorholm, S., J.C. Svenning, F. Skov & H. Balslev. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography* 14: 423-429. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2005.00167.x>
- Bravo, G., A. Bianchi, J. Volante, S. Alderete Salas, G. Sempronii, L. Vicini, M. Fernandez, H. Lipshitz & A. Piccolo. 1999. Regiones Agroecológicas del Noroeste Argentino. Primeras Jornadas de Sistemas de Información Geográfica, Universidad Nacional Santiago del Estero, Santiago del Estero.
- Cabral, E.L. & M. Castro. 2007. Palmeras argentinas, guía para el reconocimiento. Ed. Literature of Latin America, Buenos Aires.
- Castellani, P., O. Valiente, M. Corrales, S. Rosthoj & J. Reinoso. 2014. Valoración de la utilización digestiva in vivo del fruto de *Copernicia alba* (karanda' y) en un ensayo de digestibilidad en ovinos. *Compendio de Ciencias Veterinarias* 4(1): 13-18.
- Chalukian, S., S. Bustos, M. Saravia, R. Lizárraga, R. Serapio, M.F. Sola & M. Romano. 2002. Recategorización de áreas protegidas en el Corredor Transversal Sur, Salta, Argentina. Salta: Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Provincia de Salta y Wildlife Conservation Society, Salta.
- Cisz, M.E. 2011. The spatial distribution of *Copernicia alba* (Morong) in the district of Bahía Negra, Paraguay. Tesis doctoral, Michigan Technological University, Michigan.
- Cortés-Flores, J., E. Andresen, G. Cornejo-Tenorio & G. Ibarra-Manríquez. 2013. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management* 289: 445-454. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.038>
- Cortés-Flores, J., G. Cornejo-Tenorio, L.A., E. Andresen, A. Gonzalez-Rodriguez & G. Ibarra-Manriquez. 2019. Phylogeny, fruit traits, and ecological correlates of fruiting phenology in a Neotropical dry forest. *Oecologia* 189: 159-169. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4295-z>
- Costa, M.F., A.F. Francisconi, M.H. Vancine & M.I. Zucchi. 2022. Climate change impacts on the *Copernicia alba* and *Copernicia prunifera* (Arecaceae) distribution in South America. *Brazilian Journal of Botany* 45: 807-818.
- Degen, R. & R. Negrelle. 2014. Estructura poblacional, regeneración y producción potencial de cera de *Copernicia alba* Morong ex Morong & Britton en tres sitios de la región del Chaco, Paraguay. *Iheringia, Série Botanica* 69: 277-284.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada & C.W. Robledo. 2012. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo, J.A., R.E. Macchiavelli & F. Casanoves. 2011. Modelos lineales mixtos: aplicaciones en InfoStat - 1a. edic., Grupo Infostat, Córdoba.
- Di Rienzo, J.A., R.E. Macchiavelli & F. Casanoves. 2015. Modelos lineales Generalizados Mixtos: aplicaciones en InfoStat - 1a. edic. actualizada. Grupo Infostat, Córdoba.
- Dransfield, J., N.W. Uhl, C.B. Asmussen, W.J. Baker, M.M. Harley & C.E. Lewis. 2008. Genera palmarum—the evolution and classification of palms. Royal Botanic Gardens, Kew Publishing. Londres. <http://doi.org/10.34885/92>
- Eiserhardt, W.L., J.C. Svenning, W.D. Kissling & H. Balslev. 2011. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany* 108: 1391-1416. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr146>
- García, V.A. & C.J. Barbedo. 2016. Phenology of *Bactris gasipaes* Kunth, *Enterpe edulis* Mart. e *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman in the Vale do Ribeira, São Paulo State. *Brazil Hoehnea* 43: 135-149. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-40/2015>
- Genini, J., M. Galetti & L.P.C. Morellato. 2009. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 204: 131-145. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.01.002>

- Gorman, R.M. 1996. Demographic trends in *Licuala ramsayi* (F.Muell.) Domin (Arecaceae), Tam O'Shanter State Forest, Mission Beach, north Queensland. *Moorea* 6: 63-78.
- Keuroghlian, A. & D.P. Eaton. 2008. Fruit availability and peccary frugivory in an isolated Atlantic forest fragment: Effects on peccary ranging behavior and habitat use. *Biotropica* 40: 62-70. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00351.x>
- Khorsand Rosa, R.K. & S. Koptur. 2013. New findings on the pollination biology of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) in Roraima, Brazil: linking dioecy, wind, and habitat. *American Journal of Botany* 100: 613-621. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200446>
- Khorsand Rosa, R.K., R.I. Barbosa & S. Koptur. 2013. How do habitat and climate variation affect phenology of the Amazonian palm, *Mauritia flexuosa*? *Journal of Tropical Ecology* 29: 255-259. doi:10.1017/S0266467413000242
- Lasso, C.A., G. Colonnello & M. Moraes R. (eds.). 2016. Morichales, cananguales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, DC.
- Lopez-Toledo, L., C. Horn & B.A. Endress. 2011. Distribution and population patterns of the threatened palm *Brabea aculeata* in a tropical dry forest in Sonora, Mexico. *Forest Ecology and Management* 261: 1901-1910. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.02.013>
- Mendoza, A. & M. Franco. 1998. Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *American Journal of Botany* 85: 521-527. <https://doi.org/10.2307/2446436>
- Mereles, F. 2001. Estudios Cuantitativos en las Sabanas de "Karandá"y, *Copernicia alba* Morong, en el Chaco Boreal y la Sub-cuenca del lago Ypacarai, Paraguay. *Rojasiana* 5: 279-290.
- Mereles, M. 1999. Aspectos fenológicos de la vegetación herbácea de los palmares de *Copernicia alba* en el Chaco Boreal, Paraguay. *Rojasiana* 5: 67-99.
- Moraes R., M. 1991. Contribución al estudio del ciclo biológico de la palma *Copernicia alba* en un área ganadera (Espíritu, Beni Bolivia). *Ecología en Bolivia* 13: 3-19.
- Moraes R., M. 2001. Richness and utilization of palms in Bolivia –some essential criteria for their management. En W. Barthlott y M. Winiger (Eds.). *Biodiversity: A challenge for development, research and policy*. (pp. 265-285). Springer. Berlin. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06071-1_17.
- Moraes R., M. 2006. La flora de palmeras de Bolivia en un contexto neotropical. *Arnaldia* 13: 348-359.
- Morellato, L.P.C., M.G.G. Camargo & E. Gressler. 2013. A review of plant phenology in South and Central America. pp. 91-113. En M. Schwartz (ed) *Phenology: an Integrative Environmental Science*. Springer. Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0>
- Morellato, L.P.C., B. Alberton, S.T. Alvarado, B. Borges, E. Buisson, M.G.G. Camargo, L. Cancian, D. Carstensen, D. Escobar & P. Leite. 2016. Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation* 195: 60-72.
- Nazareno, A.G. & M.S. Reis. 2012. Linking phenology to mating system: exploring the reproductive biology of the threatened palm species *Butia eriospatha*. *Journal of Heredity* 103: 842-852. <https://doi.org/10.1093/jhered/ess070>
- Negrelle, R.R.B. & R.L. Degen-Naumann. 2012. *Copernicia alba* Morong ex Morong & Britton: aspectos botânicos, ecológicos, etnobotânicos e agronômicos. *Visão Acadêmica* 13: 60-71. <http://dx.doi.org/10.5380/acd.v13i2.21494>
- Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology* 78: 648-663. <https://doi.org/10.2307/2260890>
- Pau, S., E.M. Wolkovich, B.I. Cook, C.J. Nytch, J. Regetz, J.K. Zimmerman & S. Joseph Wright. 2013. Clouds and temperature drive dynamic changes in tropical flower production. *Nature Climate Change* 3: 838-842. <https://doi.org/10.1038/nclimate1934>
- Pedroso, P.M., V. Mariano, M.G. Kimura & A.V. Christianini. 2021. Drought changes fruiting phenology, but does not affect seed predation of a keystone palm. *Flora* 283: [https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151917](https://sci-hub.ru/https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151917)
- Puechagut, P.B., N. Politi, L.M. Bellis & L.O. Rivera. 2013. A disappearing oasis in the semi-arid Chaco: deficient palm regeneration and establishment. *Journal for Nature Conservation* 21: 31-36. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.09.001>
- Quitete Portela, R.D.C., E.M. Bruna & F.A. Maës dos Santos. 2010. Demography of palm species in Brazil's Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodiversity and Conservation* 19: 2389-2403. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9846-5>
- Ragusa-Netto, J. & A. Fecchio. 2006. Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the southern Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 66: 1021-1032. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000600008>
- Raich, J.W., A.E. Russell & P.M. Vitousek. 1997. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawai'i. *Ecology* 78: 707-721.
- Ratsirarson, J., J.A. Silander & A.F. Richard. 1996. Conservation and management of a threatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation Biology* 10: 40-52. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10010040.x>
- Rocha, T.G.F., R.A.R. Silva, E.X. Dantas & F.D.A. Vieira. 2015. Fenologia da *Copernicia prunifera* (Arecaceae) em uma área de caatinga do Rio Grande do Norte. *Cerne* 21: 673-681. <https://doi.org/10.1590/01047760201521041758>

- Sampaio, M.B. & A. Scariot. 2008. Growth and reproduction of the understory palm *Geonoma schottiana* Mart. in the gallery forest in Central Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 433-442. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042008000300007>
- Staggemeier, V.G. & L.P.C. Morellato. 2011. Reproductive phenology of coastal plain Atlantic forest vegetation: comparisons from seashore to foothills. *International Journal of Biometeorology* 55(6): 843-854. <https://doi.org/10.1007/s00484-011-0482-x>
- Svenning, J.C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67: 1-53. <https://doi.org/10.1007/BF02857848>
- Tisné, S., M. Denis, H. Domonhede, B. Pallas, M. Cazemajor, T.J. Tranbarger & F. Morcillo. 2020. Environmental and trophic determinism of fruit abscission and outlook with climate change in tropical regions. *Plant-Environment Interactions* 1: 17-28. <https://doi.org/10.1002/pei3.10011>
- Torres, C., G. Galeano & R. Bernal. 2015. The stands of *Copernicia tectorum* (Arecaceae) in the Caribbean lowlands of Colombia: a managed pioneer palm facing river dynamics. *International Journal of Tropical Biology and Conservation* 63: 525-536.
- Walther, G.R., E.S. Gritti, S. Berger, T. Hickler, Z. Tang & M.T. Sykes. 2007. Palms tracking climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 801-809. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00328.x>