

**FUEGO EN LOS MORICHALES DE SABANA Y SU INTERACCIÓN CON DOS ESTRATEGIAS DE RESTAURACIÓN  
ECOLÓGICA EN EL VICHADA, COLOMBIA**



Pontificia Universidad  
**JAVERIANA**  
Colombia

**Yadi Toro**

**FACULTAD DE INGENIERIA Y CIENCIAS**

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA**

**SANTIAGO DE CALI**

**2025**

**FUEGO EN LOS MORICHALES DE SABANA Y SU INTERACCIÓN CON DOS ESTRATEGIAS DE RESTAURACIÓN  
ECOLÓGICA EN EL VICHADA, COLOMBIA**



Pontificia Universidad  
**JAVERIANA**  
Colombia

**Yadi Toro**

**Leonor Valenzuela (Ph.D.)**

Directora

Trabajo de Grado para optar por el título de

**MAGÍSTER EN RESTAURACIÓN ECOLÓGICA**

**DEPARTAMENTO DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICAS**

**FACULTAD DE INGENIERIA Y CIENCIAS**

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA**

**SANTIAGO DE CALI**

**2025**

## **NOTA DE ADVERTENCIA**

*“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y porque las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la Verdad y la Justicia”*

**Artículo 23 de la Resolución No. 13 de julio de 1946.**

## Resumen

La palma de moriche (*Mauritia flexuosa*) es una especie clave en los llanos orientales de Colombia, fundamental para la estructura ecológica, la biodiversidad y el desarrollo socioeconómico de las comunidades locales (Trujillo, 2013). Sin embargo, en la cuenca del río Bitá, los morichales se ven afectados por la alteración de los regímenes de fuego asociados a la ganadería extensiva, lo que puede disminuir su regeneración natural y limitar la producción de frutos. Con el fin de disminuir estos impactos, en 2015 WCS Colombia y organizaciones locales aliadas iniciaron un proceso de restauración ecológica con base en dos estrategias: la implementación de 111 km de cortafuegos para disminuir la propagación del fuego y la propagación y siembra de 8.010 plántulas de moriche en áreas afectadas previamente por los fuegos. Para evaluar el efecto de las estrategias de restauración frente al fuego en los morichales, se establecieron 42 parcelas de monitoreo distribuidas en conjuntos de tres parcelas permanentes de 500 m<sup>2</sup> por cada predio, ubicadas en el interior, el medio y la punta de cada franja de vegetación. En total, se registraron 11.272 individuos. Se analizó la abundancia y mortalidad de *Mauritia flexuosa* mediante modelos lineales generalizados. Se consideró el tipo de parcela, el tipo de implementación y la clase de tamaño como efectos fijos, y el predio y el año como efectos aleatorios. La mortalidad se evaluó en relación con la frecuencia de incendios (datos de campo y satelitales), usando análisis integrados para todas las clases de tamaño y para las plántulas. El modelo se seleccionó con base en el AIC y la verificación de residuos. Los resultados indican que los cortafuegos se asociaron positivamente con un aumento en la abundancia de *Mauritia flexuosa* en las diferentes clases ontogénicas, también inciden positivamente en la protección de las plántulas, especialmente en áreas expuestas donde se concentra la regeneración. La mayor abundancia de plantas de moriche en áreas con cortafuegos, indica que esta estrategia favorece la disminución de los efectos negativos del fuego sobre los morichales de la Orinoquia. El uso de cortafuegos, y cortafuegos complementados con siembras, favorecen la regeneración, particularmente en bordes y en puntas de franjas de vegetación. Las acciones de manejo activo mitigan el efecto del fuego y promueven la regeneración natural, especialmente en estadios tempranos del ciclo de vida.

## Introducción

*Mauritia flexuosa* L.f. es una palma ampliamente distribuida en las zonas bajas de la Amazonia y Orinoquia, conocida como Moriche (Colombia, Venezuela), buriti (Brasil) o aguaje (Perú, Bolivia); usualmente conforma agrupaciones densas conocidas como morichales, estos ecosistemas están

fuertemente asociados con áreas inundables donde frecuentemente es dominante. Aporta complejidad estructural, favoreciendo a la flora y fauna terrestre y acuática, la cual es única en estos ecosistemas ([Rull & Montoya, 2014](#)). Además, proporcionan una alta diversidad de hábitats contribuyendo así a la diversidad de los bosques, de las sabanas y de las áreas inundables ([González, 1987](#); [Marrero et al. 1997](#); [Huber & Febres, 2000](#)), ([Montaña et al. 2008](#); [Tubelis, 2009](#)).

En la Orinoquia, grandes extensiones de sabanas son utilizadas para sostener ganadería extensiva, donde es recurrente la práctica de las quemadas de pastizales con el fin de estimular los rebrotes de pastos, los cuales son consumidos fácilmente por el ganado. Esto afecta extensas áreas de sabanas y en la mayoría de los casos también afecta a otros ecosistemas, principalmente a los morichales y los bosques de galería que se encuentran inmersos en la matriz de la sabana. Además, altera los regímenes de fuego, incrementando la frecuencia del fuego y, en consecuencia, la intensidad y duración de los ecosistemas al fuego. Esta práctica recurrente puede incidir directamente en la configuración de los paisajes actuales favoreciendo la expansión de la sabana e impidiendo la recuperación de las franjas de bosque ([Montoya et al. 2011](#)).

El régimen de fuego es uno de los factores clave que limitan el establecimiento del moriche en las sabanas, ya que influye en su distribución, estructura y desarrollo ([Howe, 1995](#); [Silva & Batalha, 2010](#)). Según [Romero-Ruiz et al. \(2010\)](#), en las sabanas colombianas se registran entre el 3 % y el 6 % de los eventos de fuego a nivel mundial. Aunque estos ecosistemas han estado expuestos al fuego naturalmente durante miles de años, en los últimos dos siglos se ha observado un aumento significativo en la frecuencia de los incendios de origen antrópico ([Stevenson et al. 2017](#)). En la Orinoquia, el fuego es la principal presión para los morichales seguido por la ganadería extensiva. La presión sobre estos ecosistemas genera efectos adversos que van desde cambios en la estructura poblacional y la reducción de la regeneración natural, hasta la pérdida del ecosistema en algunas áreas ([Cintra & Horna 1997](#), [Chazdon & Guariguata 2016](#)).

Según [Piraquive-Bermúdez & Behling \(2022\)](#), hay evidencia paleoecológica que indica que, en los Llanos de la Orinoquia *Mauritia flexuosa* ha coexistido con regímenes de fuego recurrentes desde hace más de 3000 años. También señala que la expansión histórica de *M. flexuosa* coincide con un aumento en la humedad y con disturbios frecuentes causados por incendios antropogénicos. En el área de estudio persisten extensos morichales, pero en la última década se ha observado un aumento en la ocurrencia y la intensidad de los fuegos, lo que ha generado pérdidas significativas e incluso desaparición casi total de

algunos morichales, incrementando así la vulnerabilidad de estos ecosistemas y la necesidad de implementar acciones de conservación y restauración.

Bajo estas condiciones, desde 2015 se desarrolla en la cuenca del río Bitá un proceso de conservación del moriche en el marco del Proyecto Vida Silvestre. Este se ha enfocado en dos estrategias principales: (i) la construcción de cortafuegos para disminuir la frecuencia e intensidad de los incendios, y (ii) la propagación y siembra de plántulas de moriche para ampliar los bordes de las franjas de vegetación y aumentar la cobertura de la especie.

El objetivo de esta investigación fue **evaluar el efecto de dichas estrategias sobre la incidencia del fuego y la regeneración de los morichales**, con el fin de generar información que contribuya a mejorar las condiciones de hábitat tanto para el moriche como para las especies asociadas a estos ecosistemas.

## **Materiales y métodos**

### **Área de estudio**

Este estudio se realizó en la Orinoquía colombiana, en ecosistemas de sabana de la cuenca media y baja del río Bitá, Puerto Carreño, Vichada. La temperatura promedio anual en la región es de 28°C, la precipitación es de 2000 a 2500 mm anuales, con lluvias entre abril y noviembre y una época seca entre diciembre y marzo ([Romero & Ocampo-Piedrahita, 2016](#)). La topografía determina dos tipos de relieve con diferentes tipos de vegetación, la altillanura donde predominan pastizales y también se encuentran saladillales (agrupaciones del arbusto *Caraipa llanorum*), por otra parte, las áreas inundables, donde se encuentran principalmente humedales, bosques de galería y morichales. La densidad de los morichales depende de la distancia a los cuerpos de agua, de la magnitud y frecuencia de los eventos de fuego y de la dinámica de transformación del paisaje para establecer sistemas productivos de ganadería, plantaciones forestales, palma de aceite y marañón.

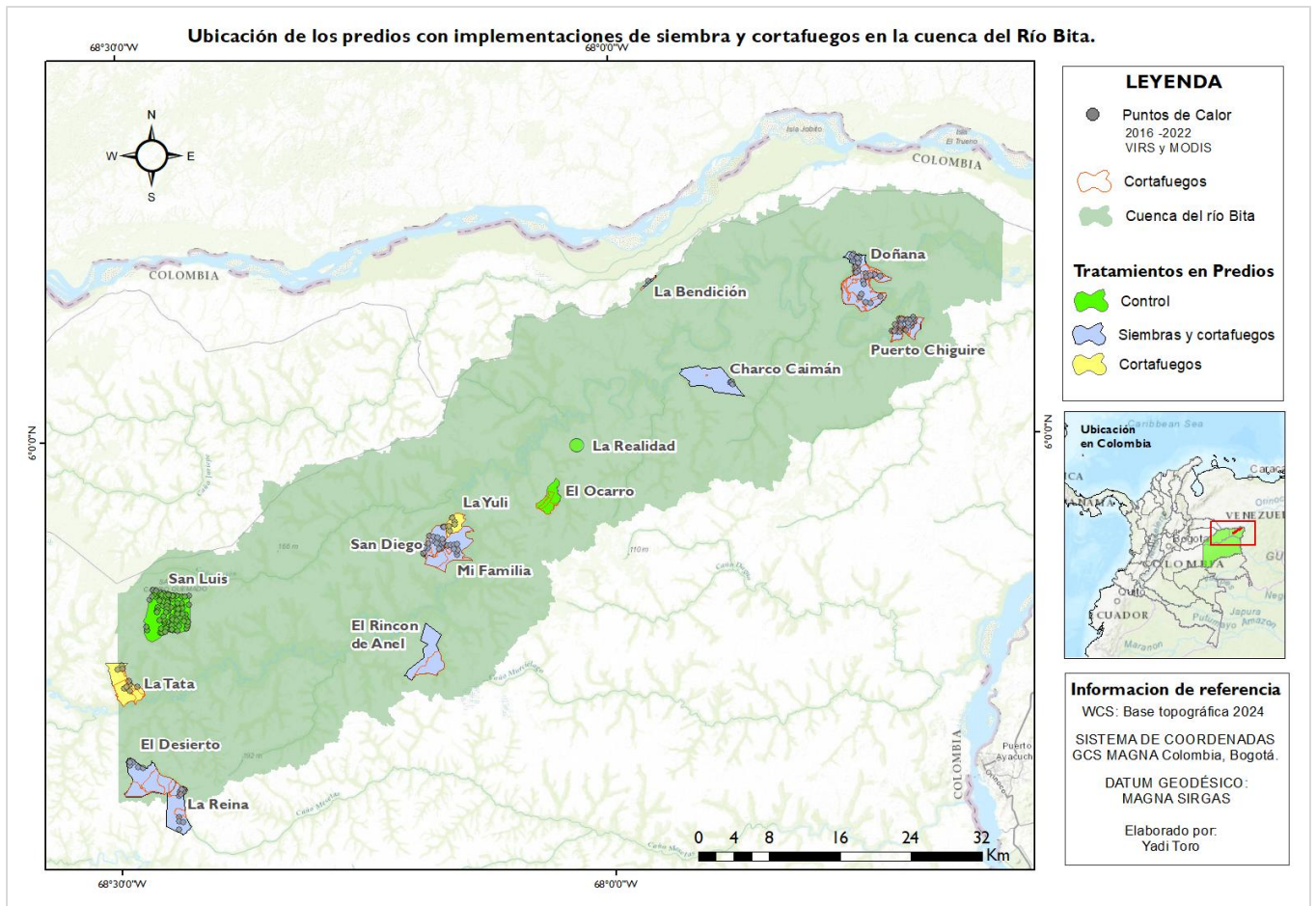


Figura 1. Mapa del área de estudio, se muestran los predios de implementaciones de restauración, los tratamientos y los puntos de calor.

### Diseño de la estrategia y acciones de restauración ecológica

En el año 2015, el proyecto Vida Silvestre (WCS Colombia y Ecopetrol), inició acciones de restauración ecológica en la cuenca del río Bita con el fin de conservar tres especies clave en el paisaje de los llanos orientales, uno de los objetivos fue conservar los morichales disminuyendo la perturbación causada por el fuego sobre estos ecosistemas con base en dos acciones: a) el establecimiento de cortafuegos y b) la siembra de plántulas de moriche. Estas acciones se priorizaron con los propietarios de 14 predios distribuidos a lo largo de la cuenca. Las acciones de restauración consistieron en dos tipos de implementaciones, 1) Cortafuegos: se diseñaron en forma de franjas de cinco metros de ancho alrededor de los predios priorizados, donde se removió el suelo usando tractor con rastra de arado, optimizando las barreras naturales para proteger del fuego los morichales identificados, las áreas de restauración con

siembras, así como algunas áreas productivas y viviendas; 2) cortafuegos y siembras: establecimiento de cortafuegos y siembra de plántulas de moriche en áreas inundables; las plántulas fueron sembradas en las puntas de morichales, los bordes de bosques de galería o áreas sin presencia de moriche pero conectadas con morichales o franjas de vegetación; por otra parte, las áreas control consisten en predios donde no se establecieron cortafuegos ni siembras. En cada predio se concertó con los propietarios los tipos de estrategias de restauración, así como el establecimiento de viveros transitorios para producir las plántulas requeridas para las siembras, la construcción de los viveros y la producción de las plántulas de moriche fue llevada a cabo por parte de cada uno de los propietarios.

La selección de los predios a lo largo de la cuenca del río Bita para llevar a cabo las implementaciones, se hizo partiendo de convocatorias con la participación de la secretaría de agricultura de Puerto Carreño, de organizaciones aliadas del proyecto y a través del contacto personal del equipo de trabajo de WCS que tenían interacción con personas de la comunidad; como la selección de los predios se dio de forma oportunística, para los análisis respectivos se decidió considerar el predio como un factor aleatorio.

Para determinar el efecto de las estrategias de restauración en la incidencia del fuego sobre los morichales, se implementó un programa de monitoreo a las implementaciones, para lo cual se establecieron conjuntos de tres parcelas permanentes en cada predio, cada parcela con un área de 500 m<sup>2</sup> (25x20m). Una parcela se ubicó en el interior, la segunda en el medio y la tercera en la punta de cada morichal o franja de vegetación seleccionada. En cada parcela, fueron muestreadas las plántulas naturales y sembradas en una franja de 5x25m, mientras que el registro de los juveniles y adultos se hizo en toda la parcela. Los individuos registrados se marcaron con lámina metálica y alambre de cobre asignando un número consecutivo en cada parcela. Se midieron las variables altura total, número de hojas, radio de copa, se midió el diámetro y la altura del estípote en las plantas con tallo, así como el número y tipo de estructuras reproductivas y se determinó el sexo cuando fue posible. Se establecieron cuatro clases o categorías de crecimiento: plántulas (< 0.5m), juveniles ( $\geq 0.5 \leq 4$ m), adultos (con tallo visible) y adultos reproductivos (con estructuras reproductivas). El registro de los datos de monitoreo a las acciones de restauración se hizo entre los años 2016 y 2022 sin registros en el año 2019 y en todas las fases de monitoreo se llevaron registros de las plantas muertas.

Los diseños de siembra para las plántulas de moriche se hicieron siguiendo dos patrones, 1) forma lineal de cinco individuos y forma de estrella con 25 individuos (Figura 2). El modelo de siembra lineal se implementó en espacios reducidos y el modelo en forma de estrella en espacios abiertos.

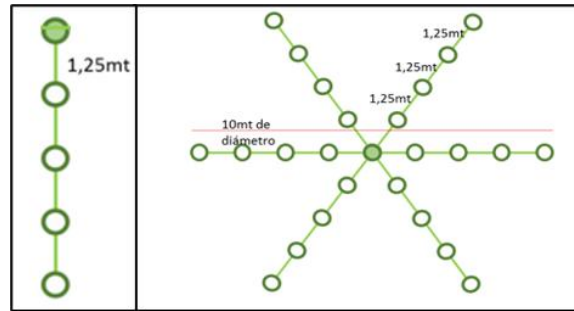


Figura 2. Diseños de siembra de plántulas de moriche

### Análisis de datos

Para evaluar los factores que influyen en la abundancia del moriche (*Mauritia flexuosa*), se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con distribución de Poisson, apropiados para datos de conteo. La variable de respuesta fue el número de individuos registrados por parcela. Como efectos fijos, se incluyeron el tipo de parcela (interior, medio y punta), la intervención de manejo (cortafuego, siembras con cortafuego; las parcelas sin intervención se consideraron como referencia o control) y la clase de tamaño de los individuos (plántula, juvenil, adulto y adulto reproductivo). Se incluyó el predio como efecto aleatorio para capturar la variabilidad entre sitios, y se exploró la inclusión del año como efecto fijo o aleatorio, comparando ambas estructuras con el criterio de información de Akaike (AIC).

Se compararon modelos aditivos y modelos con interacciones entre los factores fijos, con el fin de identificar posibles efectos combinados entre variables explicativas. La inclusión de interacciones se justifica desde una perspectiva ecológica, ya que es esperable que la respuesta de los individuos a las intervenciones de manejo varíe según su estadio de desarrollo o la ubicación dentro del sistema. La selección del modelo final se basó en el criterio de información de Akaike (AIC) y en pruebas de verosimilitud entre modelos anidados. Los resultados indicaron que el modelo con interacciones y con efectos aleatorios para predio y año presentó el mejor ajuste. La verificación de los supuestos del modelo se realizó mediante la inspección visual de los residuos simulados, evaluando su distribución, homogeneidad de la varianza y la ausencia de patrones sistemáticos. Aunque no se encontró evidencia significativa de sobredispersión, el análisis reveló una clara inflación de ceros, con una proporción de ceros observados considerablemente mayor a la esperada bajo el modelo de Poisson. Este hallazgo indicó que el modelo estándar no capturaba adecuadamente la estructura de los datos, por lo que se optó por un modelo de Poisson con inflación de ceros (ZIP), que permitió representar de forma más realista la

ocurrencia de valores estructuralmente nulos en ciertas parcelas. La distribución de Poisson se mantuvo como adecuada para la parte condicional del modelo, centrada en las observaciones no estructuralmente nulas.

Como complemento al análisis de abundancia, se emplearon modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial para evaluar la probabilidad de mortalidad de individuos de moriche en relación con la frecuencia de incendios. Este análisis permitió profundizar en los factores que afectan la supervivencia, particularmente en las etapas más vulnerables del ciclo de vida. El número de incendios se estimó a partir de dos fuentes: registros de campo y datos satelitales de focos de calor de los sensores VIIRS y MODIS. Estos modelos complementan el análisis de abundancia al proporcionar evidencia sobre las presiones ecológicas que limitan la regeneración, integrando datos de distintas fuentes y escalas espaciales. Todos los análisis se realizaron en el programa R (RStudio versión 4.4.3 – 2025).

Se realizaron análisis de mortalidad de forma agregada para el total de individuos incluyendo todas las clases de tamaño (plántulas, juveniles, adultos y adultos reproductivos), como también análisis de mortalidad exclusivamente para las plántulas dado que en este estadio de desarrollo esperábamos encontrar las tasas de mortalidad más altas a lo largo del período evaluado.

## **Resultados**

Durante el tiempo de la investigación en el área de estudio en 14 predios, se establecieron 400 km de cortafuegos y se sembraron 14237 plántulas de moriche. Se obtuvieron 11251 registros de *Mauritia flexuosa* en 42 parcelas de monitoreo a la restauración.

Con respecto a la abundancia de individuos entre estadios de desarrollo, se encontró una mayor variación en las plántulas que en las demás clases ontogénicas, con un aumento considerable hasta alcanzar el pico de plantas registradas en el año 2020 y posteriormente se registró una notable disminución en el año 2022 (Figura 3). Los juveniles por el contrario, presentaron una mayor abundancia en el primer año (2016) y en el último año (2022), con una disminución del número de registros en el año 2021. Por su parte, las clases ontogénicas adulto y adulto reproductivo presentaron un comportamiento similar entre sí, mostrando una menor variación en los registros a lo largo del tiempo de estudio (Figura 3).

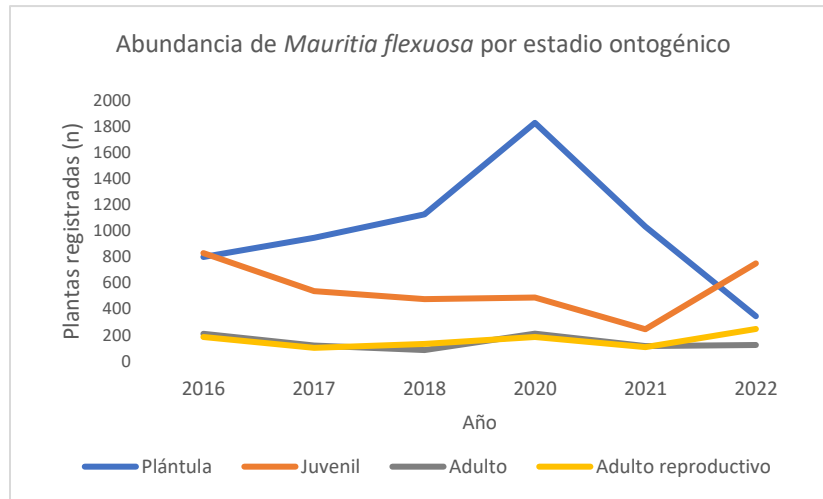


Figura 3. Abundancia de plantas de *Mauritia flexuosa* registradas en cada estadio de desarrollo por año

En cuanto a la variación de individuos registrados entre parcelas con respecto a su posición (interior, medio o punta) se encontró una mayor abundancia en las parcelas de punta (n: 5481), y también una mayor variación de individuos registrados entre las parcelas de esa ubicación. En las parcelas del medio se registró una mayor cantidad de individuos que en las de interior (n: 4710), mientras que en las parcelas de interior se registró la menor cantidad de individuos (n: 1060), donde a su vez se encontró una menor variabilidad en el número de registros. Se encontró que en general, la proporción de la mortalidad de individuos registrados fue similar entre los tres tipos de parcelas (Figura 4).

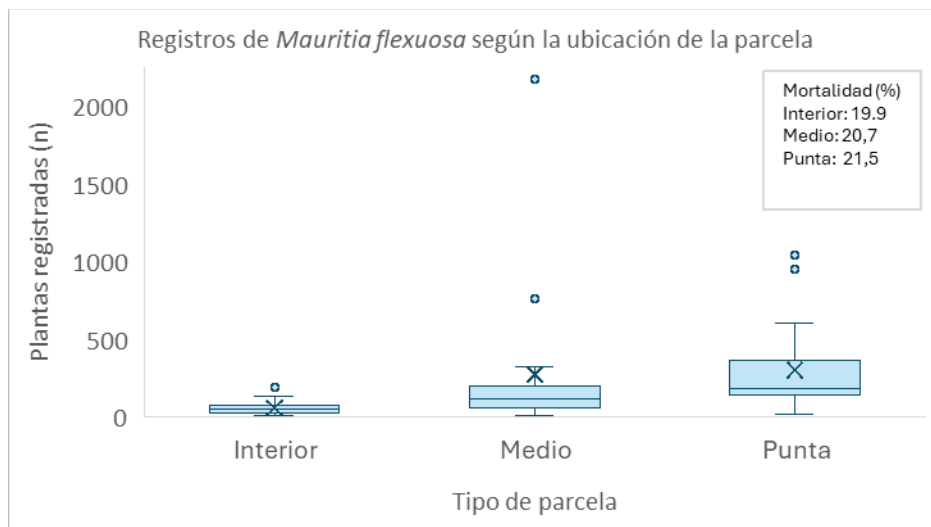


Figura 4. Dispersión de los registros de plantas de *Mauritia flexuosa* según la ubicación de la parcela.

La mortalidad de las plántulas sembradas como de las naturales, se abordó en términos de proporción de individuos muertos con respecto a los registros de cada año. La proporción en la mortalidad fue similar tanto para las plántulas sembradas como para las naturales en los dos años siguientes al primer año de monitoreo, sin embargo, en los años posteriores, la proporción de plántulas naturales muertas fue mucho mayor que la observada para las plántulas sembradas (Figura 5).

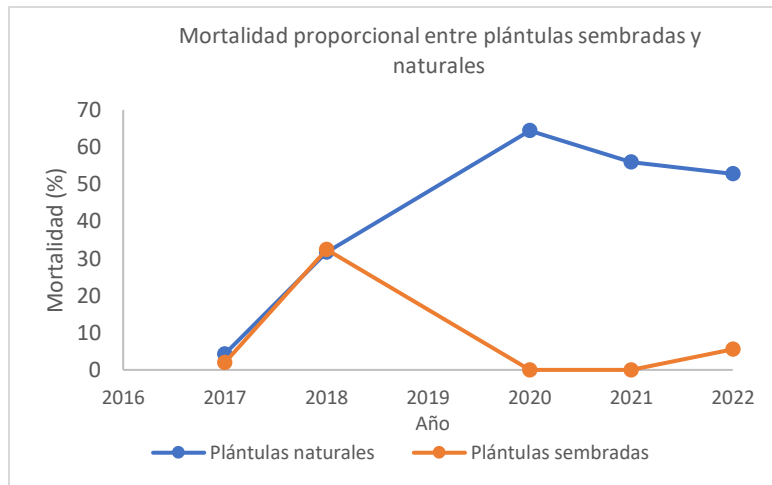


Figura 5. Mortalidad proporcional por año de las plántulas sembradas y naturales de *Mauritia flexuosa*.

Establecer la supervivencia de individuos marcados inicialmente fue difícil debido a la pérdida de las placas ocasionadas por incendios, inundaciones y herbivoría; sin embargo, con los registros obtenidos se observaron tasas de mortalidad bajas entre clases ontogénicas y entre los tipos de ubicación de las parcelas (Tabla 1).

Tabla 1. Supervivencia y mortalidad de plantas registradas según la clase ontogénica y la ubicación de la parcela.

Clase ontogénica	Plantas registradas (n)	Plantas muertas	Plantas vivas	Mortalidad (%)	Supervivencia (%)
adulto	870	14	856	1,6	98,4
adulto reproductivo	967	3	964	0,3	99,7
juvenil	3333	16	3317	0,5	99,5
plántula	6081	2328	3753	38,3	61,7
Ubicación de la parcela					
Interior	1060	211	849	19,9	80,1
Medio	4710	974	3736	20,7	79,3
Punta	5481	1176	4305	21,5	78,5
Total	11251	2361	8890	21,0	79,0

Todos los registros de plántulas sembradas se obtuvieron en parcelas de punta, en las áreas óptimas para las siembras priorizadas con los propietarios. Se presentó mortalidad de plántulas sembradas en siete de los nueve predios donde se establecieron siembras y, dicha mortalidad fue del 1% en el año 2017 y del 8.8% en el año 2018; en el año 2019 no se registraron datos en campo y en los años 2020, 2021 y 2022 no hubo mortalidad entre las plántulas sembradas.

Los análisis con los modelos lineales mostraron que el modelo con el mejor ajuste es el que considera que tanto el predio como el año son factores con un efecto aleatorio sobre la variable respuesta, considerando todas las interacciones, ya que arrojó el menor valor de AIC (Tabla 2).

Encontramos una diferencia significativa entre las abundancias registradas entre los años ( $\text{var} = 0.0475$ ) y entre los predios ( $\text{var} = 0.42003$ ), el año y el predio como factores aleatorios mostraron un fuerte efecto sobre la abundancia de plantas de moriche registradas, por otra parte, el predio tuvo un efecto más relevante que el año, lo cual indica una mayor variabilidad espacial que temporal en los morichales de la cuenca del río Bitá.

Los resultados del modelo de Poisson con inflación de ceros (ZIP) indican que la implementación de cortafuegos, y en menor medida su combinación con siembras se asocia con un aumento significativo en la abundancia de *Mauritia flexuosa* en diferentes clases ontogénicas. En comparación con las parcelas sin intervención (control), se observaron efectos positivos sobre la abundancia de plántulas (coef. = 1.27 para cortafuegos; 1.95 para siembra + cortafuego;  $p < 0.001$ ), juveniles (coef. = 1.11 para siembra + cortafuego;  $p < 0.01$ ) y adultos reproductivos (coef. = 0.98 para siembra + cortafuego;  $p < 0.001$ ). Estos efectos, observados en las interacciones de segundo orden, sugieren que las intervenciones, en general, favorecen la presencia de individuos de moriche en distintos estadios de desarrollo.

Tabla 2. Modelos probados para seleccionar el modelo con el mejor ajuste (df: grados de libertad, AIC: valor del criterio de información de Akaike).

Modelo	df	AIC	Delta AIC
Multiplicativo con predio y año como factores aleatorios Cero inflado	38	12851.40	0.00
Multiplicativo con predio y año como factores aleatorios	38	19539.03	6687.63
Aditivo con predio y año como factores aleatorios	10	22059.68	9208.28
Multiplicativo sin factor aleatorio	72	25864.69	13013.29
Multiplicativo con año como factor aleatorio	37	26078.01	13226.61
Aditivo con año como factor aleatorio	9	28598.66	15747.26
Aditivo sin factor aleatorio	9	29074.07	16222.67

No obstante, las interacciones de tercer orden revelaron que el efecto de las intervenciones depende fuertemente del contexto espacial y del historial de disturbios. En particular, la combinación de siembra y cortafuego se asoció con una disminución significativa en la abundancia de plántulas en parcelas de punta (coef. =  $-1.33$ ,  $p < 0.001$ ) y una reducción de adultos reproductivos en parcelas medias ( $p < 0.05$ ), así como una tendencia negativa marginal en parcelas de punta ( $p = 0.065$ ). Estos sitios corresponden a los predios con mayor afectación histórica por incendios, incluyendo uno que sufrió una quema casi total posterior a la implementación del cortafuego. Esto sugiere que los efectos negativos observados pueden deberse más a la intensidad y recurrencia del fuego que a la intervención misma, lo que resalta la importancia de considerar el contexto de disturbio previo al momento de evaluar la efectividad de las acciones de manejo.

Además, se observó una interacción significativa entre clase de tamaño y tipo de parcela, donde las plántulas y juveniles fueron más abundantes en parcelas de punta y parcelas de medio, la ubicación de estas parcelas coincide precisamente con las áreas más propensas a sufrir el mayor impacto por parte del fuego. Este patrón sugiere que, aunque las parcelas más expuestas son claves para la regeneración natural de los morichales, también son las más vulnerables a eventos de disturbio ocasionados por fuego, tanto en intensidad como en magnitud (Figura 6. Abundancia de plantas registradas por estrategia de restauración, por clase de tamaño y por ubicación de la parcela.).

En conjunto, estos resultados destacan el rol positivo de los cortafuegos en la protección de los individuos jóvenes, especialmente en parcelas de punta donde se concentra la regeneración. Sin embargo, también se pone en evidencia que las intervenciones deben ser contextualizadas según el historial de perturbación, ya que en escenarios altamente degradados o con eventos de fuego recientes, su efectividad puede verse comprometida.

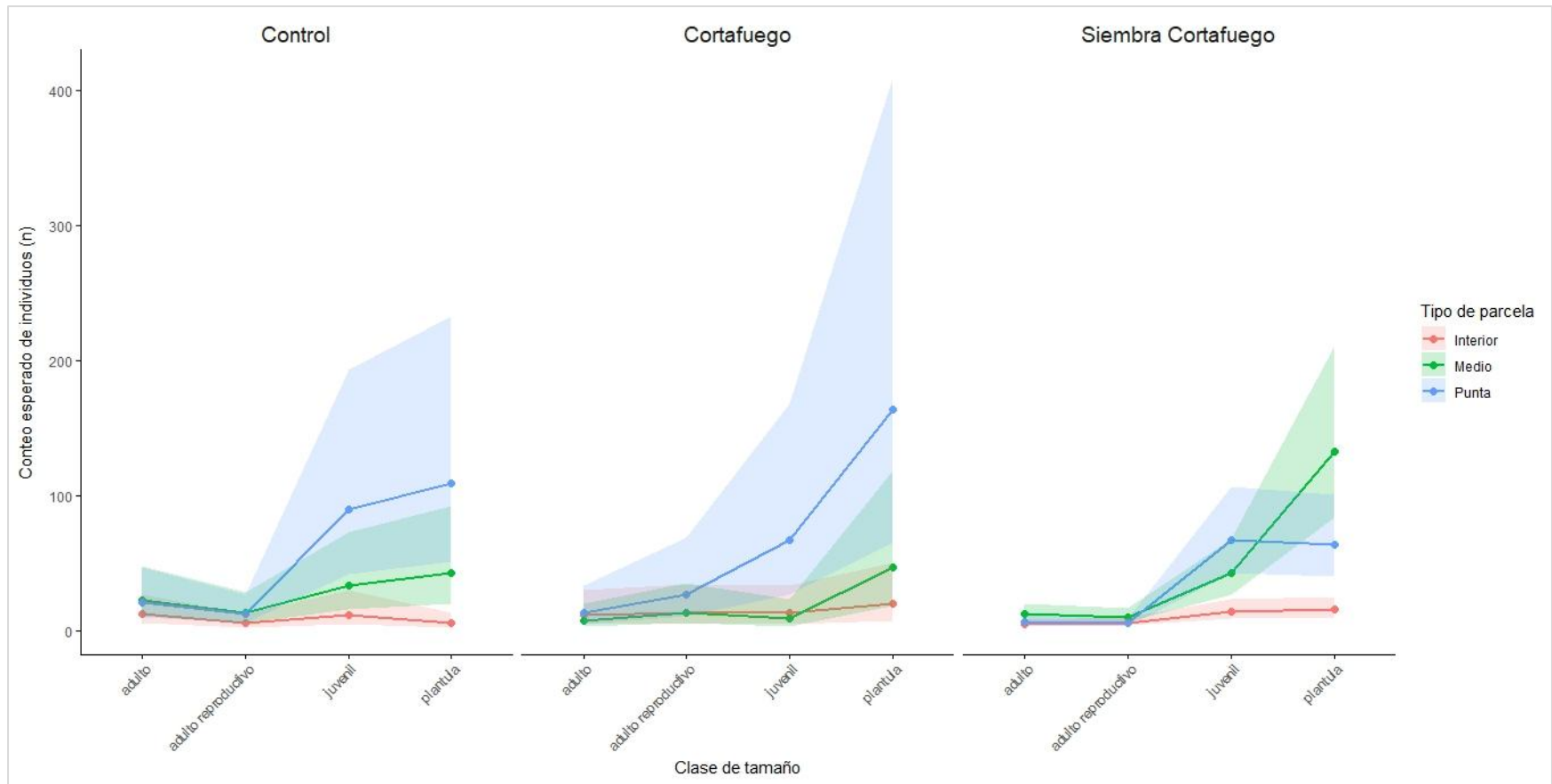


Figura 6. Abundancia de plantas registradas por estrategia de restauración, por clase de tamaño y por ubicación de la parcela.

los análisis llevados a cabo con base en los datos de puntos de calor registrados por los satélites MODIS y VIRS (Figura 1) y que fueron complementados con los reportes de incendios en campo, dan cuenta de una relación directa entre la ocurrencia de incendios y la mortalidad de individuos de moriche. Por una parte, se encontró que en predios con ocurrencia de incendios y que no contaban con cortafuegos, la mortalidad fue mucho mayor y con una variación mayor entre los registros (Figura 7), mientras que en las áreas donde no ocurrieron incendios se encontró una menor mortalidad de plantas registradas.

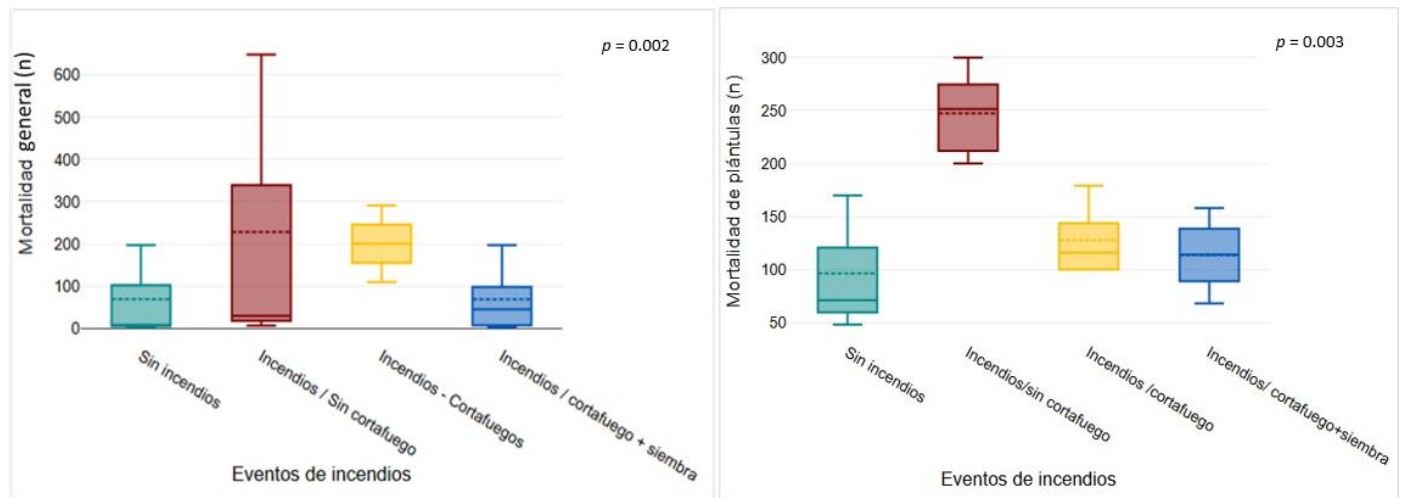


Figura 7. Mortalidad de individuos de moriche de acuerdo con el evento de incendios ocurrido en el área de estudio. Mortalidad agregada de todas las clases de crecimiento (izquierda). Mortalidad de plántulas (derecha).

En los predios donde ocurrieron incendios y que contaban con implementaciones de cortafuegos + siembras, se encontró una mortalidad similar a los predios donde no ocurrieron incendios. Por otra parte, en los predios que a pesar de contar con cortafuegos hubo ocurrencia de incendios, la mortalidad fue mayor que en aquellos predios sin fuego y mayor que en los predios con implementaciones de cortafuegos + siembras con ocurrencia de incendios. El análisis realizado para evaluar la mortalidad de las plantas en general presentó resultados similares a lo encontrado en el análisis particular para las plántulas (Figura 7).

## Discusión

La mayor abundancia de plantas de moriche registradas en los predios donde se establecieron cortafuegos es un indicio de que esta estrategia reduce los efectos negativos del fuego sobre los morichales de la Orinoquia ([Stevenson et al. 2017](#)). Por su parte, en los predios sin cortafuegos sometidos a incendios se observó una mayor mortalidad de individuos, lo que confirma la efectividad de esta medida preventiva. Las diferencias encontradas entre las diferentes clases ontogénicas reflejan la mayor resistencia de los adultos y juveniles frente al fuego, en contraste con la vulnerabilidad de las plántulas. La abundancia de plantas juveniles y adultas registradas en los diferentes tratamientos presentaron una tendencia similar entre las diferentes estrategias implementadas, esto se puede asociar con un patrón de mayor resistencia frente al fuego por parte de las palmas adultas que por parte de las plántulas (González & Rial, 2011), sin embargo, el fuego afecta el potencial reproductivo de la especie, por una parte, reduce el número de plántulas y por otra parte limita la producción de frutos ([Huertas, 2006](#)), en este sentido se observó que aunque muchos adultos reproductivos pueden sobrevivir al fuego, la floración y la fructificación se ven fuertemente limitadas ante el aumento de la frecuencia y la intensidad de los incendios.

Las diferencias en la abundancia de las distintas clases de tamaño según la ubicación de la parcela, pueden asociarse con la exposición a la luz. Las plántulas ubicadas en la periferia de los morichales o en sabanas inundables tienen una mayor incidencia de luz solar pero también están más expuestas a incendios, lo cual exacerba el efecto negativo del fuego sobre las plántulas en las áreas que no están protegidas con cortafuegos. La menor abundancia de plántulas, juveniles y adultos reproductivos en parcelas sin manejo o en zonas interiores coincide con lo reportado por [Huidobro et al. \(2021\)](#), quienes documentaron una escasa regeneración natural de *M. flexuosa* en áreas degradadas por fuego en el Vichada.

[Holm et al. \(2008\)](#), en un análisis de dinámica poblacional de *Mauritia flexuosa*, evidenciaron que la supervivencia de los estadios juveniles y adultos tiene una mayor elasticidad sobre la tasa de crecimiento poblacional que la fecundidad. En concordancia, nuestro estudio demuestra que el uso de cortafuegos mejoró la abundancia de plántulas y juveniles, lo cual podría favorecer directamente la estabilidad demográfica a largo plazo si esa supervivencia se extiende hasta la adultez. Esto refuerza la importancia de implementar estrategias de manejo que protejan cada etapa ontogénica, especialmente en contextos donde se espera extracción o disturbios recurrentes.

Dado que la estabilidad poblacional de *M. flexuosa* es determinante para su persistencia, también lo es para el mantenimiento de su rol ecológico en los paisajes de sabana. En su estudio, [van der Hoek et al. \(2019\)](#) destacan el papel clave de *Mauritia flexuosa* en los paisajes de sabana amazónicos, debido a su capacidad para sostener múltiples servicios ecosistémicos al funcionar como recurso alimenticio y refugio para una gran diversidad de fauna, por lo que cualquier alteración en su abundancia puede generar efectos en cascada sobre la biodiversidad local. En este contexto, nuestro estudio evidencia que los cortafuegos favorecen el reclutamiento de plántulas y juveniles, lo que podría traducirse en la preservación funcional del rol ecológico de *M. flexuosa*, al facilitar un recambio exitoso hacia estadios reproductivos.

Teniendo en cuenta que la pérdida de individuos de estadios tempranos compromete la longevidad de la población y su capacidad para sostener la comunidad asociada, nuestros resultados refuerzan la importancia de mantener estructuras poblacionales completas y de restaurar aquellas afectadas mediante estrategias adaptativas. Asimismo, observamos que, aunque la abundancia de plantas adultas y adultas reproductivas presentó baja variación entre las estrategias de restauración, estas se vieron favorecidas por los cortafuegos, principalmente porque no se interrumpe el proceso de reclutamiento ni el recambio ontogénico, lo cual es crucial al momento de priorizar acciones orientadas a mantener o mejorar la estructura poblacional de esta especie, ya sea en el marco de la conservación de los morichales como ecosistemas estratégicos o en el manejo sostenible de sus poblaciones como parte fundamental de los paisajes productivos de la Orinoquía.

Nuestros resultados muestran que el uso de **cortafuegos** solos o complementados con siembras, pueden favorecer significativamente la regeneración de individuos jóvenes, particularmente en zonas de borde y en puntas de morichales. Esto sugiere que las acciones de manejo activo no solo mitigan el efecto del fuego, sino que también promueven la regeneración natural y el establecimiento de nuevos individuos, especialmente en los estadios más tempranos del ciclo de vida. Estos resultados concuerdan con lo reportado por [Huidobro et al. \(2021\)](#) en sabanas del Vichada, donde la implementación de cortafuegos como medidas de manejo del fuego ha facilitado la recuperación de morichales afectados por incendios de baja intensidad.

Al no eliminar completamente la exposición a la luz y a disturbios leves, se pueden crear condiciones óptimas para la germinación y el establecimiento de plántulas, este tipo de plasticidad regenerativa concuerda con lo reportado por [Lee et al. \(2017\)](#), quienes también reportaron que *M. flexuosa* presenta plasticidad reproductiva como respuesta al fuego, con incrementos en la producción de inflorescencias y

frutos bajo un régimen de fuegos recurrentes, pero no intensos. Esta capacidad de ajustar la tasa de reproducción podría explicar en parte, la mayor presencia de individuos jóvenes en las áreas con implementación de cortafuegos que en las áreas sin cortafuegos. Esto sugiere que la especie ha desarrollado una capacidad de regeneración bajo condiciones de perturbación moderada, lo que se alinea con los patrones observados en el presente estudio, donde las intervenciones con cortafuegos favorecieron la regeneración de estadios tempranos sin eliminar completamente la exposición a la luz y a disturbios leves.

La mayor frecuencia e intensidad de los incendios en ecosistemas forestales del Orinoco colombiano, podrían estar relacionadas con la acumulación de combustibles finos y gruesos producto del cambio de uso del suelo y el abandono de prácticas tradicionales de manejo ([García-Suabita et al. 2024](#)), en este sentido, nuestros resultados muestran que, en los predios donde se establecieron cortafuegos + siembras y que históricamente tenían afectación severa por incendios, se observó una menor abundancia de plántulas y adultos reproductivos. Esto podría estar relacionado con la acumulación previa de material combustible, lo cual podría superar la capacidad protectora de los cortafuegos frente a incendios de alta intensidad.

Los tres estudios mencionados anteriormente coinciden en que el manejo del fuego no puede aplicarse de forma uniforme en los paisajes de sabana de la Orinoquia, mientras que los cortafuegos han mostrado ser efectivos bajo condiciones de disturbio moderado o controlado, es muy probable que su eficacia disminuya en sitios degradados o con alta carga de combustible, donde se requiere una estrategia de manejo más integral y adaptativa. Se debe considerar que los morichales de la Orinoquia están asociados a ecosistemas acuáticos inundables y conforman una red de franjas de vegetación estrechas y alargadas, lo que los hace más vulnerables a los incendios por estar inmersas en las sabanas, en este sentido, las estrategias adecuadas de manejo del fuego para la sabana, pueden diferir de la estrategia más favorable para proteger los morichales. Esta necesidad se vuelve aún más urgente si se consideran los pronósticos de cambio climático para la Orinoquia, que anticipan sequías más largas y un aumento de la temperatura, condiciones que podrían intensificar la frecuencia e intensidad de los incendios.

En conjunto, nuestros hallazgos respaldan la noción de que *Mauritia flexuosa* posee un potencial regenerativo significativo bajo ciertas condiciones de disturbio controlado, pero también muestran que este potencial puede verse limitado o incluso revertido si las intervenciones no consideran las necesidades ecológicas específicas de cada clase de tamaño y el contexto microambiental. En este sentido, la restauración efectiva de los morichales debe ser sensible a las respuestas diferenciadas por los

estadios ontogénicos, así como tener en cuenta los gradientes espaciales de la especie dentro de su hábitat, principalmente humedales y áreas inundables, evitando de esta forma la implementación de medidas de manejo uniformes que podrían resultar contraproducentes, tanto en los ecosistemas naturales modulados por *M. flexuosa* como en los paisajes productivos donde la especie cumple un rol fundamental.

Los resultados de este estudio respaldan la necesidad de diseñar estrategias de restauración y conservación en los morichales de la Orinoquia, considerando no solo las clases ontogénicas de la especie, sino también el historial de perturbación y las condiciones específicas de cada sitio. Para una evaluación más precisa del impacto del fuego en los morichales, particularmente a escala de microhábitats (punta, medio e interior), es fundamental contar con información de mayor resolución espacial. Las herramientas satelitales comúnmente utilizadas, como MODIS o VIIRS, aunque útiles para detectar focos de calor y estimar patrones generales de ocurrencia de incendios, no permiten diferenciar con suficiente detalle las áreas afectadas dentro de un mismo morichal. Esto limita la posibilidad de asociar directamente la frecuencia o intensidad del fuego con los patrones observados de regeneración a nivel de unidades de muestreo. Por esto, se recomienda complementar tales análisis con monitoreos de campo georreferenciados, sensores de mayor resolución o el uso de imágenes de radar, entre otras herramientas, que permitan caracterizar con mayor precisión la heterogeneidad espacial del fuego y sus efectos particulares sobre las poblaciones de *Mauritia flexuosa* en la Orinoquia.

Con base en los resultados obtenidos, recomendamos que, para futuras iniciativas de conservación y restauración ecológica de morichales de la Orinoquia, se tenga en cuenta la selección de las áreas de siembra, ya que la ubicación de las plántulas es determinante en su probabilidad de supervivencia frente a eventos de fuego, en ese sentido, es crucial que las iniciativas de restauración ecológica consideren las acciones de manejo integrado del fuego que se estén implementando en la región, tanto por parte de las instituciones como por parte de los propietarios de los predios. En los casos en que no se cuente con ninguna estrategia de manejo del fuego, se recomienda establecer barreras cortafuego siguiendo lo establecido en este estudio para proteger los morichales, los bosques de galería y las áreas con sistemas productivos.

Es imprescindible integrar a las comunidades locales en las iniciativas de conservación, restauración ecológica y desarrollo productivo, tanto en paisajes productivos como en áreas conservación. Esto aumenta las probabilidades de que los impactos positivos logrados por medio de dichas iniciativas perduren en el tiempo y que sean replicados en otras áreas.

Una de las limitaciones del estudio consistió en la dificultad para conocer las tasas de crecimiento y los cambios asociados a nivel espacial y temporal, para lo cual se pretendía hacer un seguimiento particular a cada individuo marcándolo con una placa fijada con un alambre de cobre. El inconveniente consistió en la pérdida de una parte considerable de las placas asignadas a las plántulas. En los casos en que fue posible recuperar la placa caída, se asumió que el individuo había muerto, sin embargo, en muchos casos no fue posible recuperar las placas, en estos casos, no era posible establecer a qué plántula correspondía la placa recuperada debido a la presencia en muchos casos de individuos que hacían parte del banco plantular de la anterior época reproductiva. Esta situación se tornó más difícil de manejar a medida que aumentaban las inundaciones en la época de lluvias, donde muchas placas podrían haber sido arrastradas por el agua o enterradas entre los sedimentos. Las principales causas de pérdida de las placas consistieron en la afectación por los incendios de mayor intensidad, las inundaciones y la herbivoría por parte de mamíferos (venados, pecaríes, dantas).

## **Agradecimientos**

El desarrollo de este trabajo ha sido posible gracias a:

- El proyecto Vida Silvestre (PVS) por la oportunidad de participar en las actividades de diseño de estrategias de restauración, en la implementación y en el monitoreo a las acciones desde el inicio.
- El programa WCS Colombia, por su compromiso con la investigación, la conservación y la restauración de ecosistemas clave en Colombia, por el apoyo continuo en el desarrollo del proyecto, por permitir el acceso a la información y el interés constante en el avance de estrategias adaptativas para la restauración ecológica.
- Ecopetrol, por la financiación del PVS, por el interés institucional en la conservación de ecosistemas y especies prioritarias, por el acompañamiento durante el tiempo de ejecución del proyecto y el compromiso de replicar las acciones exitosas en otras áreas.
- La Pontificia Universidad Javeriana Cali, por brindar la formación a los profesionales que tenemos la búsqueda incansable de la información aplicable a las necesidades del país apuntando al equilibrio entre la conservación y el desarrollo sostenible a través de la restauración ecológica.
- Leonor Valenzuela, por su acompañamiento durante todo el proceso como directora de trabajo de grado, por el tiempo dedicado a las numerosas asesorías, por su apoyo, su paciencia y sobre todo por

su vocación incansable de enseñar que, en la ciencia las dudas razonables aportan más que las verdades absolutas.

- Compañeros de la maestría, por su tiempo, sus valiosos aportes, su complicidad para compartir sueños y realidades y su sensibilidad como seres humanos.
- Profesores, por estar siempre dispuestos a compartir conocimientos y su acompañamiento en la búsqueda continua de mejorar.

## **Bibliografía**

Chazdon, R & Guariguata, M. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *BIOTROPICA* 48(6): 716–730.

Cintra R, Horna V. (1997). Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13(2):257–277.

García-Suabita, C., Salazar-Moreno, G, G., & Beltrán, B. (2024). Fire regimes and fuel dynamics in the Orinoco river basin. *Fire*, 7(6), 171.

González, B., & Rial, A. (2011). Las comunidades de morichal en los llanos orientales de Venezuela, Colombia y el Delta del Orinoco: Impactos de la actividad humana sobre su integridad y funcionamiento. En C. Lasso, A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. Celsa, A. Díaz-Pulido, A. Machado-Allison, Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II. Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible (págs. 125-147). Bogotá: Unión Gráfica Ltda.

González, V. (1987). Los morichales de los Llanos Orientales. Un enfoque ecológico. Corpoven.

González-B., V., & Rial, A. (2013). Terminología y tipos de agrupación de *Mauritia flexuosa* según el paisaje. En C. A.-B. Lasso, Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia (págs. 77-83). Bogotá.

Holm, J., Miller, C., & Cropper, W. (2008). Population dynamics of the dioecious Amazonian palm *Mauritia flexuosa*: Simulation analysis of sustainable harvesting. *Biotropica*, 40(5), 550–558.

Howe, H. (1995). Succession and fire season in experimental prairie plantings. *Ecology*, 76 (6): 1917-1925.

Huber, O., & Febres, G. (2000). Guía ecológica de la Gran Sabana. Caracas: The Nature Conservancy.

Huertas. (2006). Respuesta de la estructura y composición de la vegetación en tres escenarios de sabana inundables sometidos a fuego durante la etapa temprana de sucesión municipio de Orocué, Casanare. Tesis para optar al grado de Ecólogo, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.

Huidobro, G., Bernal, R., & Wagner, S. (2021). Post-fire Regeneration of the Palm *Mauritia flexuosa* in Vichada, Orinoco Region of Colombia. En W. Leal, U. Miranda, & A. Faraoni, Sustainability in Natural Resources Management and Land Planning (págs. 445-463). Hamburg, Germany: Springer.

Lee, L., Farrell, A., & Oatham, M. (2017). Marked reproductive plasticity in response to contrasting fire regimes in a neotropical palm. *Tropical Ecology*, 58(4): 693-703, 2017.

Marrero, C., Machado-Allison, A., González, V., & Velásquez, J. (1997). Ecología y distribución de los peces de los morichales de los Llanos Orientales de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 17, 65-79.

Montaña, C., Layman, C., & Taphorn, D. (2008). Comparison of fish assemblages in two littoral habitats in a Neotropical morichal stream in Venezuela. *Neotropical Ichthyology*, 6, 577-582.

Montoya, E., Rull, V., Stansell, N., Abbott, N., Nogue, S., Bird, B., & Díaz, W. (2011). Forest-savanna-morichal dynamics in relation to fire and human occupation in the southern Gran Sabana (SE Venezuela) during the last millennia. *Quaternary Research*, Volume 76, pp. 335 - 344.

Piraquive-Bermúdez, D. & Behling H. 2022. Holocene Paleoeecology in the Neotropical Savannas of Northern South America (Llanos of the Orinoquia Ecoregion, Colombia and Venezuela): What Do We Know and on What Should We Focus in the Future? *Frontiers in Ecology and Evolution*.

Romero, M. & Ocampo-Piedrahita, H. (2016). Análisis de información cartográfica, elaboración del mapa de cobertura y ecosistemas, y las unidades hidrológicas para el río Bitá, departamento de Vichada. 4D Elements Consultores, IAvH. 83 pp.

Romero-Ruiz, M., Etter, A., Sarmiento, A., & Tansey, K. (2010). Spatial and temporal variability of fires in relation to ecosystems, land tenure and rainfall in savannas of northern South America. *Global Change Biology*, 16: 2013–2023.

Rull, V., & Montoya, E. (2014). *Mauritia flexuosa* palm swamp communities: ¿natural or human-made? A palynological study of the Gran Sabana region (northern South America) within a neotropical context. *Quaternary Science reviews*, 99, 17-33.

Silva, I., & Batalha, M. (2010). Phylogenetic structure of Brazilian savannas under different fire regimes. *Journal of vegetation science*, 21 (6): 1003-1013.

Stevenson, P., Ramírez, M., Casas, F., & Henao-Díaz, F. (2017). Forestación de bosques en sabanas de la altillanura colombiana: relevancia de las condiciones ambientales para el establecimiento de plántulas. *Biota Colombiana*.

Trujillo, E. (2013). *Guía de reforestación. Ilustrada, aumentada y corregida. 3ra edición. 254 pp. Bogotá: El Semillero.*

Tubelis, D. (2009). Veredas and their use by birds in the Cerrado, South America: a review. *Biota Neotropica*, Vol 9, 363-374.

van der Hoek, Y., Álvarez Solas, S., & Peñuela, M. (2019). The palm *Mauritia flexuosa*, a keystone plant resource on multiple fronts. *Biodiversity and Conservation*, 28, 539–551.

**Anexo 1. Tabla con los resultados del análisis de modelo lineal generalizado mixto**

Family: poisson ( log )					
Formula: n ~ Clase_tamano * Tipo_parcela * Tipo_implementacion + (1   ano) + (1   Predio_unificado)					
Zero inflation: ~1					
Data: Moriche_def					
AIC	BIC	logLik	-2*log(L)	df.resid	
12851.4	13043.1	-6386.7	12773.4	969	
Random effects:					
Conditional model:					
Groups	Name	Variance	Std.Dev.		
ano	(Intercept)	0.04975	0.2231		
Predio_unificado	(Intercept)	0.42033	0.6483		
Number of obs: 1008, groups: ano, 6; Predio_unificado, 14					
Conditional model:		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)		1,61799	0,40206	4,024	5,72E-05
Clase_tamanoadulto reproductivo		-0,77021	0,20044	-3,843	0,000122
Clase_tamanojuvenil		-0,01942	0,3096	-0,063	0,949996
Clase_tamanoplantula		-0,7494	0,21715	-3,451	0,000558
Tipo_parcelaMedio		0,61779	0,13846	4,462	8,12E-06
Tipo_parcelaPunta		0,56749	0,16838	3,37	0,000751

Tipo_implementacionCortafuego	-0,02592	0,6194	-0,042	0,966621	
Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	-0,92823	0,4611	-2,013	0,044106	*
Clase_tamanoadulto reproductivo:Tipo_parcelaMedio	0,21926	0,24224	0,905	0,365388	
Clase_tamanojuvenil:Tipo_parcelaMedio	0,43166	0,33351	1,294	0,195562	
Clase_tamanoplantula:Tipo_parcelaMedio	1,40702	0,23883	5,891	3,83E-09	***
Clase_tamanoadulto reproductivo:Tipo_parcelaPunta	0,21355	0,25972	0,822	0,410943	
Clase_tamanojuvenil:Tipo_parcelaPunta	1,46981	0,33846	4,343	1,41E-05	***
Clase_tamanoplantula:Tipo_parcelaPunta	2,39058	0,25594	9,34	< 2e-16	***
Clase_tamanoadulto reproductivo:Tipo_implementacionCortafuego	0,90547	0,27448	3,299	0,000971	***
Clase_tamanojuvenil:Tipo_implementacionCortafuego	0,1144	0,36999	0,309	0,75718	
Clase_tamanoplantula:Tipo_implementacionCortafuego	1,26973	0,27767	4,573	4,81E-06	***
Clase_tamanoadulto reproductivo:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	0,98038	0,24581	3,988	6,65E-05	***
Clase_tamanojuvenil:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	1,11102	0,34194	3,249	0,001157	**
Clase_tamanoplantula:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	1,95136	0,25196	7,745	9,59E-15	***
Tipo_parcelaMedio:Tipo_implementacionCortafuego	-1,05605	0,26353	-4,007	6,14E-05	***
Tipo_parcelaPunta:Tipo_implementacionCortafuego	-0,46229	0,2614	-1,769	0,076976	.
Tipo_parcelaMedio:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	0,3292	0,18923	1,74	0,081921	.
Tipo_parcelaPunta:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	-0,22853	0,23329	-0,98	0,327283	
Clase_tamanoadulto reproductivo:Tipo_parcelaMedio:Tipo_implementacionCortafuego	0,22921	0,37254	0,615	0,538377	
Clase_tamanojuvenil:Tipo_parcelaMedio:Tipo_implementacionCortafuego	-0,36739	0,45709	-0,804	0,421534	
Clase_tamanoplantula:Tipo_parcelaMedio:Tipo_implementacionCortafuego	-0,095	0,35007	-0,271	0,786095	
Clase_tamanoadulto reproductivo:Tipo_parcelaPunta:Tipo_implementacionCortafuego	0,38692	0,36063	1,073	0,283307	
Clase_tamanojuvenil:Tipo_parcelaPunta:Tipo_implementacionCortafuego	0,0758	0,42268	0,179	0,857668	
Clase_tamanoplantula:Tipo_parcelaPunta:Tipo_implementacionCortafuego	-0,3742	0,34193	-1,094	0,273795	
Clase_tamanoadulto reproductivo:Tipo_parcelaMedio:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	-0,61837	0,29584	-2,09	0,036595	*
Clase_tamanojuvenil:Tipo_parcelaMedio:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	-0,26742	0,37125	-0,72	0,471328	
Clase_tamanoplantula:Tipo_parcelaMedio:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	-0,21933	0,27914	-0,786	0,432012	
Clase_tamanoadulto reproductivo:Tipo_parcelaPunta:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	-0,61211	0,33259	-1,84	0,065707	.
Clase_tamanojuvenil:Tipo_parcelaPunta:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	-0,24417	0,38671	-0,631	0,527782	
Clase_tamanoplantula:Tipo_parcelaPunta:Tipo_implementacionSiembra_Cortafuego	-1,33151	0,31	-4,295	1,75E-05	***
---					
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1					
Zero-inflation model:					
Estimate Std. Error z value Pr(> z )					
(Intercept) -0.57444 0.06895 -8.331 <2e-16 ***					
---					
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1					