

Interacción entre humedad relativa y temperatura en producción de *Pleurotus ostreatus* bajo ventilación natural, nebulización y modelo mixto

*Interaction between relative humidity and temperature in *Pleurotus ostreatus* production under natural ventilation, misting and a mixed model*

Jorge Ysaac Villacres Vallejo ^a 
✉ jorge.villacres@unapikitos.edu.pe

José Francisco Ramírez Chung ^a 

Darvin Navarro Torres ^a 

Jorge Aquiles Vargas Fasabi ^a 

^a Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. Iquitos, Perú

Resumen

Palabras clave: Botánica agrícola; Metabolitos secundarios; Plantas medicinales; Silvicultura tropical; Suelos ácidos

Keywords:

Acid soils; Agricultural botany; Secondary metabolites; Medicinal plants; Tropical silviculture

Cómo citar: Villacres Vallejo JY, Ramírez Chung JF, Navarro Torres D, Vargas Fasabi JA. Comportamiento agronómico y metabolómico de *Copaifera paupera* en propagación botánica vs regeneración natural, Amazonía peruana. ALFA Revista de Investigación en Ciencias Agronómicas y Veterinarias. 2026;10(29):01-14
<https://doi.org/10.33996/revistaalfa.v10i29.488>

Contexto: La oleorresina de *Copaifera paupera* constituye un recurso fitoterapéutico relevante en la Amazonía peruana, cuya producción y composición química pueden estar condicionadas por el origen del material vegetal utilizado en su establecimiento.

Objetivo: Evaluar el comportamiento agronómico, el perfil metabolómico de la oleorresina y la fenología reproductiva de *Copaifera paupera* bajo propagación botánica y regeneración natural durante trece años en Zungarococha, Loreto, Perú.

Metodología: Se desarrolló un estudio experimental con diseño de bloques completamente al azar, considerando 84 individuos. Se aplicaron análisis de varianza (ANOVA), pruebas t, modelos de crecimiento no lineales, análisis de similitud química y pruebas de robustez mediante bootstrap para comparar el desempeño de ambos orígenes propagativos.

Resultados: No se encontraron diferencias significativas en altura y diámetro entre los tratamientos ($p > 0,05$), evidenciándose trayectorias de crecimiento altamente correlacionadas ($r > 0,998$). El modelo Gompertz presentó el mejor ajuste para describir el crecimiento ($R^2 > 0,985$). El análisis GC-MS mostró similitud moderada-alta entre perfiles químicos (Sørensen-Dice = 0,787), con estabilidad en los sesquiterpenos predominantes. La regeneración natural presentó mayor riqueza química (50 compuestos), mientras que la propagación botánica registró un compuesto exclusivo. **Conclusiones:** *Copaifera paupera* presenta elevada plasticidad fenotípica que permite mantener un desempeño agronómico similar entre orígenes propagativos. La homeostasis metabolómica de los compuestos bioactivos principales se conserva, aunque persisten diferencias en la diversidad química minoritaria, lo que aporta información relevante para estrategias de manejo y conservación de esta especie amazónica.

Abstract

Context: The oleoresin of *Copaifera paupera* is a critical phytotherapeutic resource in the Peruvian Amazon; however, its production and chemical composition may be influenced by the source of the plant material used for establishment. **Objective:** To evaluate the agronomic performance, the metabolomic profile of the oleoresin, and the reproductive phenology of *C. paupera* under botanical propagation and natural regeneration over a thirteen-year period in Zungarococha, Loreto, Peru. **Methodology:** An experimental study was conducted using a randomized complete block design (RCBD) involving 84 individuals. Analysis of variance (ANOVA), t-tests, non-linear growth models, chemical similarity analysis, and bootstrap robustness tests were applied to compare the performance of both propagation sources. **Results:** No significant differences were found in height and



diameter between treatments ($p > 0.05$), exhibiting highly correlated growth trajectories ($r > 0.998$). The Gompertz model provided the best fit for describing growth ($R^2 > 0.985$). GC-MS analysis revealed moderate-to-high similarity between chemical profiles (Sørensen-Dice = 0.787), with stability in the predominant sesquiterpenes. Natural regeneration exhibited greater chemical richness (50 compounds), while botanical propagation recorded one exclusive compound. **Conclusions:** *Copaifera paupera* exhibits high phenotypic plasticity, maintaining similar agronomic performance across propagation sources. Metabolomic homeostasis of the primary bioactive compounds is preserved, although differences in minor chemical diversity persist. These findings provide critical insights for the management and conservation strategies of this Amazonian species.

Introducción

El género *Copaifera* (Fabaceae) comprende aproximadamente cuarenta especies arbóreas distribuidas en las regiones tropicales de América Latina y África occidental, donde destacan por su producción de oleorresina, un exudado rico en sesquiterpenos y diterpenos con amplio espectro de actividades farmacológicas ⁽¹⁾. Entre las especies del género, *Copaifera paupera* (Herzog) Dwyer ocupa una posición particularmente relevante en la Amazonía peruana, donde comunidades indígenas y mestizas utilizan su oleorresina tradicionalmente como antiinflamatorio, cicatrizante y antiparasitario ^(2,3). La demanda creciente de productos naturales derivados de *Copaifera* ha generado presión sobre las poblaciones naturales, haciendo imprescindible el desarrollo de estrategias de propagación ex situ que garanticen la sostenibilidad del recurso ⁽⁴⁾. Sin embargo, la información disponible sobre el comportamiento agronómico de plantaciones de *C. paupera* es escasa y fragmentaria, lo que limita significativamente la toma de decisiones en programas de reforestación productiva y manejo sostenible del recurso forestal no maderable.

En este contexto, la propagación botánica y la regeneración natural representan dos estrategias contrastantes para el establecimiento de plantaciones ⁽⁵⁾. La primera promete uniformidad genética y estandarización del producto, mientras que la segunda ofrece heterocigosis y potencial adaptativo superior ante ambientes impredecibles ⁽⁶⁾. Estudios recientes en metabolómica forestal han demostrado que la variación intraespecífica en metabolitos secundarios está dominada por factores ambientales más que genéticos, particularmente cuando los vecinos bióticos y el microambiente edáfico modulan las vías biosintéticas de terpenos ⁽⁷⁾. No obstante, la literatura sobre *Copaifera* ha privilegiado el análisis de árboles adultos en bosques primarios, generando un vacío respecto al desempeño de plantaciones juveniles donde el suelo marginal podría homogeneizar las respuestas entre orígenes propagativos.

Por otra parte, la caracterización química de la oleorresina de *Copaifera* ha revelado una notable variabilidad interespecífica e intraespecífica, modulada tanto por factores genéticos como ambientales. Al respecto, se identificaron diferencias significativas en la composición de volátiles entre *C. paupera*, *C. piresii* y *C. pubiflora* ⁽⁸⁾, mientras que estudios posteriores en *C. reticulata* demostraron que la variación química está asociada con la ubicación geográfica y las condiciones edafoclimáticas locales ⁽⁹⁾. De manera complementaria, se documentó que las estaciones seca y húmeda determinan el perfil fitoquímico de los aceites esenciales de *C. langsdorffii*, evidenciando la influencia del clima sobre la biosíntesis de terpenos ⁽¹⁰⁾. Esta plasticidad química sugiere que el ambiente de cultivo puede modular sustancialmente el perfil metabolómico de la oleorresina independientemente del origen genético del material propagativo.

Adicionalmente, las investigaciones sobre la producción de oleorresina en el género *Copaifera* han documentado diferencias interespecíficas considerables. En este sentido, se analizó la producción de oleorresina en múltiples especies de *Copaifera* en la Amazonía brasileña ⁽¹¹⁾, y se encontró variaciones significativas atribuibles tanto a la identidad específica como a las condiciones del sitio. A su vez, se evaluó la variación escalonada en la densidad y distribución espacial de *Copaifera* como recurso forestal no maderable, destacando la influencia del microambiente en la productividad ⁽¹²⁾. Además, otros autores

realizaron un estudio fitoquímico de la oleorresina de *C. reticulata* en un área de manejo sostenible ⁽¹³⁾. Estos antecedentes subrayan la necesidad de evaluar si, dentro de una misma especie y bajo condiciones homogéneas de plantación, el origen propagativo genera diferencias mensurables en la composición química de la oleorresina.

Desde una perspectiva farmacológica, la oleorresina de *Copaifera paupera* posee un perfil bioactivo de interés terapéutico creciente. En esta dirección, algunos autores aislaron terpenoides antimicrobianos de la oleorresina de *C. paupera* peruana, identificando ácido kaurenóico y copálico como compuestos mayoritarios con actividad frente a bacterias grampositivas ⁽¹⁴⁾. Al mismo tiempo, otros caracterizaron el potencial fitotóxico de aceites esenciales de siete especies de *Copaifera* mediante cromatografía de gases-espectrometría de masas y redes moleculares, confirmando la relevancia de los sesquiterpenos como marcadores quimiotaxonómicos ⁽¹⁵⁾. Además, la evaluación de la seguridad de cuatro especies mediante la prueba de Ames ⁽¹⁶⁾, demostró ausencia de efecto mutagénico, lo cual respalda su uso en aplicaciones farmacéuticas y alimentarias.

En el ámbito etnofarmacológico, el uso tradicional de *Copaifera* en la Amazonía abarca múltiples indicaciones terapéuticas. De este modo, la *Copaifera* se utiliza en la medicina tradicional amazónica brasileña para el tratamiento de heridas y leishmaniasis, documentando actividad leishmanicida promisorio asociada con alteraciones en la membrana celular y las mitocondrias del parásito ⁽¹⁷⁾. Asimismo, otros autores evaluaron las plantas utilizadas en la medicina tradicional de Loreto, Perú, contra enfermedades infecciosas, incluyendo *Copaifera* entre las especies con actividad antimicrobiana confirmada ⁽¹⁸⁾. Además, el análisis de la percepción y el uso de plantas medicinales por los Chayahuita contra la leishmaniasis ⁽¹⁹⁾, confirman la relevancia cultural de *Copaifera* como recurso terapéutico en comunidades amazónicas.

En cuanto a las actividades biológicas del género, se realizó una revisión exhaustiva basada en análisis cuantitativo de las actividades biológicas de *Copaifera*, integrando evidencia sobre propiedades antimicrobianas, antiinflamatorias, antiparasitarias y cicatrizantes ⁽²⁰⁾. También se demostró la actividad antibacteriana, preservante y no mutagénica de oleorresinas de *Copaifera* contra patógenos transmitidos por alimentos, con valores de concentración mínima inhibitoria entre 12,5 y 100 µg/mL ⁽²¹⁾. Por otro lado, se evaluaron las propiedades antigenotóxicas de la oleorresina de *C. multijuga* y del ácido copálico ⁽²²⁾. Adicionalmente, se amplió el espectro de actividades a la inhibición de *Toxoplasma gondii* y patógenos periodontales, consolidando el valor farmacológico multifuncional del género ^(23,24).

No obstante, a pesar de la abundante literatura sobre las propiedades farmacológicas de la oleorresina, los estudios agronómicos sobre *C. paupera* son notablemente escasos. En este sentido, la caracterización de aspectos germinativos y biométricos de la especie, constituyen uno de los pocos antecedentes sobre su propagación ⁽⁵⁾. Otros autores evaluaron la propagación vegetativa mediante enraizamiento de estacas juveniles en cámaras de subirrigación, encontrando resultados limitados para la reproducción asexual ⁽²⁵⁾. También, el análisis del comportamiento fisiológico de *C. langsdorffii* bajo estrés hídrico y lumínico, evidenció la sensibilidad de la especie a factores ambientales ⁽²⁶⁾. Por otro lado, otros autores evaluaron la supervivencia de especies forestales en Puerto Almendra, Loreto ⁽²⁷⁾. Estos antecedentes revelan una brecha significativa: la ausencia de ensayos longitudinales integradores bajo diferentes orígenes propagativos.

Por otro lado, la variabilidad química intraespecífica en *Copaifera* constituye un factor crítico para la estandarización de productos fitoterapéuticos. Al respecto, se documentó la variabilidad química significativa en los volátiles de *C. langsdorffii* en el sureste de Brasil, atribuida a diferencias ambientales locales ⁽²⁸⁾. Por otra parte, se desarrolló un método validado por cromatografía líquida de ultra alta resolución acoplada a espectrometría de masas para la determinación de diterpenos ácidos en oleorresinas de *Copaifera*, herramienta esencial para el control de calidad ⁽²⁹⁾. En esta dirección, se estandarizó los aceites de *C. multijuga* mediante técnicas cromatográficas ⁽³⁰⁾. Adicionalmente, se aislaron metabolitos secundarios

bioactivos de la flora medicinal iberoamericana, incluyendo *C. paupera* ⁽³¹⁾. Estos estudios enfatizan la importancia de la caracterización metabólica rigurosa como base para la validación farmacéutica.

Desde la perspectiva taxonómica y ecológica, se estableció la clasificación fundamental de las especies americanas de *Copaifera* ⁽³⁾, complementada posteriormente con estudios adicionales sobre las especies del Nuevo Mundo ⁽³²⁾. Además, se revisó la taxonomía del género en la Amazonía brasileña ⁽³⁾, mientras otros realizaron la caracterización palinotaxonómica de las especies amazónicas ⁽³³⁾. Asimismo, otros describieron recientemente una nueva especie amazónica, *C. ferrazii* ⁽³⁴⁾, evidenciando que la diversidad del género aún no está completamente documentada. Mientras, otros analizaron la anatomía de anillos de crecimiento de especies arbóreas en la selva central peruana, proporcionando herramientas dendrocronológicas aplicables a *Copaifera* ⁽³⁵⁾.

En cuanto a los productos forestales no maderables, se evaluaron los productos forestales no maderables de *C. paupera* y *Brosimum alicastrum* en una concesión para conservación en San Martín, Perú, documentando su importancia económica para las comunidades locales ⁽³⁶⁾. Otros autores, revisaron treinta años de investigación sobre productos forestales no maderables en la Amazonía ⁽⁴⁾, identificando lecciones y vacíos para la bioeconomía regional. A su vez, otros autores analizaron el potencial productivo y de manejo del aceite de copaíba como producto forestal no maderable en el contexto amazónico ⁽³⁷⁾. También, en otro estudio se evaluó la relación entre temperatura, precipitación y fenología de especies forestales en la Amazonía peruana ⁽³⁸⁾, proporcionando un marco climático relevante para interpretar patrones fenológicos en plantaciones.

Adicionalmente, los estudios sobre las propiedades farmacológicas específicas de *C. paupera* confirman su potencial terapéutico múltiple. Se demostró el efecto hepatoprotector del extracto etanólico de las hojas de *C. paupera* en ratas albinas ⁽³⁹⁾, mientras que otros evaluaron el efecto cicatrizante del extracto hidroalcohólico de las hojas ⁽⁴⁰⁾. Además, en otro estudio se investigó el potencial antiinflamatorio de la oleorresina ⁽⁴¹⁾, y por otra parte, se comparó el efecto cicatrizante de *C. paupera* con *Croton lechleri* y *Kil AG* en heridas inducidas ⁽⁴²⁾. A su vez, otra investigación confirmó el efecto cicatrizante del aceite de *C. paupera* en ratas ⁽⁴³⁾. La convergencia de estas evidencias farmacológicas fundamenta la necesidad de garantizar la calidad química de la oleorresina producida en plantaciones.

Por consiguiente, el objetivo del presente estudio fue evaluar el comportamiento agronómico, el perfil metabólico de la oleorresina y la fenología reproductiva de *Copaifera paupera* (Herzog) Dwyer bajo dos orígenes propagativos durante trece años en una plantación ex situ ubicada en Zungarococha, Loreto, Perú, integrando análisis morfométrico, químico y fenológico para determinar si la plasticidad fenotípica opera como mecanismo ecualizador del desempeño entre orígenes propagativos en suelos marginales amazónicos.

Materiales y Métodos

La investigación corresponde a un estudio cuantitativo, longitudinal y experimental, orientado a evaluar el efecto del origen propagativo sobre variables agronómicas, metabólicas y fenológicas de *Copaifera paupera* en condiciones de plantación ex situ. El enfoque cuantitativo permitió la medición objetiva de variables continuas y categóricas, mientras que el diseño longitudinal de trece años posibilitó la modelación de trayectorias ontogénicas no lineales mediante funciones sigmoideas. El carácter experimental derivó de la manipulación deliberada del factor origen propagativo bajo condiciones controladas de manejo agronómico, lo que habilita inferencias causales sobre la relación entre la variable independiente y las variables de respuesta evaluadas conforme a los estándares metodológicos de la investigación forestal tropical.

Se implementó un diseño experimental de bloques completamente al azar (DBCA) con dos tratamientos — propagación botánica (PB) y regeneración natural (RN)—, siete repeticiones organizadas en filas

experimentales y seis plantas por fila, resultando en cuarenta y dos individuos por tratamiento ($N = 84$). La aleatorización espacial dentro de bloques controló confusores edáficos microlocalizados, la periodicidad anual de las evaluaciones redujo el sesgo de medición temporal, y la uniformidad del manejo agronómico — fertilización orgánica con gallinaza a razón de 2 kg/planta/año, poda sanitaria bianual y deshierbe mecánico trimestral— minimizó la varianza residual atribuible a prácticas culturales diferenciales entre tratamientos.

El ensayo se estableció en 2009 en el Taller de Investigación de Plantas Medicinales Amazónicas, Zungarococha, provincia de Maynas, Loreto, Perú (coordenadas UTM 18M 0680866–9576388; 101 m s.n.m.). El sitio presenta suelo franco-arcilloso con pH ácido (4,8–5,2), materia orgánica baja (1,2–1,8 %) y disponibilidad limitada de fósforo (3–5 ppm), configurando un escenario de estrés edáfico para una especie climax amazónica fuera de su hábitat primario. El clima corresponde a tropical húmedo con precipitación superior a 2 200 mm anuales, temperatura media de 26 °C y humedad relativa por encima del 80 %. El poder estadístico post hoc para la prueba t bilateral, asumiendo $d = 0,5$, $\alpha = 0,05$ y $n = 42$ por grupo, alcanza 0,80.

Los criterios de inclusión para la muestra analítica fueron: supervivencia completa durante los trece años de evaluación, ausencia de daño mecánico significativo en el fuste y ubicación en la parcela central para evitar efecto de borde. Se excluyeron los individuos ubicados en las dos filas periféricas de cada tratamiento, aquellos con evidencia de ataque por insectos perforadores del tronco según lo descrito por otros autores ⁽²⁷⁾ y los individuos con deformaciones estructurales que impidieran la medición confiable del DAP. Para el análisis germinativo, se utilizaron semillas recolectadas de árboles parentales sanos, con viabilidad confirmada mediante la prueba de tetrazolio, excluyendo las semillas con signos de predación o deterioro visible conforme a protocolos estándar para especies forestales amazónicas.

Las evaluaciones morfométricas se realizaron anualmente durante octubre, coincidiendo con la estación seca. Un único operario capacitado ejecutó todas las mediciones con clinómetro y wincha para altura total y calibrador Vernier digital (precisión 0,01 mm) para DAP, minimizando el error interobservador. La calibración se verificó al inicio de cada campaña con patrones certificados. Para el análisis cromatográfico, la oleoresina se recolectó mediante incisión controlada del tronco a 1,3 m de altura. La identificación de compuestos se realizó por GC-MS con inyección splitless de 0,5 μ L en columna DB-5MS UI (60 m), helio como gas portador a 1 mL/min y programación térmica de 60 °C a 246 °C, según protocolos validados en la literatura^{8,15,30}. El control de calidad incluyó duplicados de inyección cada diez muestras y blancos de hexano intercalados para detectar contaminación cruzada.

El flujo analítico se estructuró en seis fases secuenciales: ⁽¹⁾ ANOVA unifactorial para comparar porcentaje de germinación, energía germinativa e índice de vigor entre tres sustratos; ⁽²⁾ pruebas t independientes y correlaciones de Pearson para crecimiento final entre tratamientos; ⁽³⁾ ajuste de modelos no lineales — Gompertz, Logístico y von Bertalanffy— a las trayectorias anuales de crecimiento, con selección mediante criterio de información de Akaike (AIC); ⁽⁴⁾ índices de similitud ecológica (Sørensen-Dice, Jaccard) e índice de diversidad de Shannon para cuantificar convergencia metabólica; ⁽⁵⁾ test exacto de Fisher para la asociación entre origen propagativo y floración; y ⁽⁶⁾ pruebas de robustez mediante bootstrap BCa con 10 000 remuestreos y análisis sin outliers (criterio $IQR \times 1,5$). La verificación de supuestos incluyó Shapiro-Wilk para normalidad y Levene para homocedasticidad.

El estudio se realizó conforme a los principios de la Declaración de Singapur sobre integridad de la investigación científica y las disposiciones normativas peruanas para la investigación con recursos genéticos. Las semillas y plántulas utilizadas fueron obtenidas de poblaciones naturales ubicadas en terrenos de la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, con los permisos institucionales correspondientes. No se realizaron experimentos con animales ni con humanos; la investigación se circunscribió al ámbito de la silvicultura y la química de productos naturales. Los datos del estudio están disponibles bajo solicitud razonable, garantizando la transparencia y reproducibilidad del proceso investigativo conforme a los estándares de la revista ALFA y las buenas prácticas científicas internacionales.

Resultados

Los estadísticos descriptivos para las variables continuas principales se presentan en la Tabla 1. Las distribuciones de altura y DAP en ambos tratamientos exhibieron valores de asimetría y curtosis dentro de los rangos aceptables para suponer normalidad univariada (asimetría < |0,20|; curtosis < |0,50|). La matriz de correlaciones reveló asociación fuerte entre altura y DAP ($r = 0,94$), consistente con la coordinación alométrica esperada en especies arbóreas, mientras que la correlación entre cariofileno y naftaleno resultó débil y negativa ($r = -0,12$), indicando independencia entre estos compuestos sesquiterpénicos. Los factores de inflación de varianza confirmaron ausencia de multicolinealidad severa tanto en el subconjunto morfométrico ($VIF < 3,0$) como en el químico ($VIF < 2,5$).

Tabla 1. Estadísticos descriptivos de variables morfométricas y metabolómicas de *Copaifera paupera* por origen propagativo ($n = 42$ /tratamiento).

Variable	PB (M $\pm$ DE)	RN (M $\pm$ DE)	Asimetría	Curtosis
Altura (m)	6,82 $\pm$ 0,73	6,80 $\pm$ 0,71	0,12 / 0,08	-0,18 / -0,22
DAP (cm)	8,45 $\pm$ 1,03	8,56 $\pm$ 1,06	-0,09 / 0,15	0,24 / -0,31
Germinación (%)	42,0 $\pm$ 6,4	—	0,18	-0,45
β -Cariofileno (%)	28,3 $\pm$ 4,2	27,1 $\pm$ 5,1	0,22 / -0,14	-0,30 / 0,11
Naftaleno (%)	15,6 $\pm$ 3,1	16,2 $\pm$ 2,8	-0,11 / 0,19	0,08 / -0,25
Ciclohexano (%)	12,4 $\pm$ 2,5	11,8 $\pm$ 3,0	0,15 / -0,08	-0,22 / 0,16

Nota. PB: propagación botánica; RN: regeneración natural; M: media; DE: desviación estándar; DAP: diámetro a la altura del pecho.

En cuanto a la verificación de supuestos paramétricos, la homocedasticidad se confirmó mediante el test de Levene en todas las comparaciones de medias, sin que ninguna alcanzara significancia estadística ($p > 0,05$ en todos los casos). Los coeficientes de variabilidad se ubicaron consistentemente por debajo del 20 %: germinación CV = 15,34 %, energía germinativa CV = 4,36 %, índice de vigor CV = 14,77 %, altura CV = 10,76 % y DAP CV = 12,20 %. La normalidad de los residuos de todos los modelos ajustados se verificó mediante la prueba de Shapiro-Wilk ($p > 0,05$ en todos los casos), validando el empleo de pruebas paramétricas en todas las comparaciones subsiguientes y confirmando la solidez de los fundamentos estadísticos del diseño experimental.

Los resultados del análisis germinativo se sintetizan en la Tabla 2. El ANOVA unifactorial para los parámetros germinativos evaluados en tres sustratos no reveló diferencias significativas en el porcentaje de germinación, energía germinativa ni índice de vigor entre suelo agrícola, tierra negra y mezcla, lo que respalda la independencia de la respuesta germinativa respecto al tipo de sustrato y evidencia plasticidad edáfica temprana en la especie.

Tabla 2. Resultados del ANOVA para parámetros germinativos de *Copaifera paupera* por tipo de sustrato ($n = 50$ semillas/repeticón).

Variable	Suelo agrícola	Tierra negra	Mezcla	F (p)
Germinación (%)	40,0 $\pm$ 7,2	43,3 $\pm$ 5,8	42,7 $\pm$ 6,1	0,84 (0,447)
Energía germinativa	12,3 $\pm$ 0,5	12,7 $\pm$ 0,6	12,5 $\pm$ 0,4	1,12 (0,352)
Índice de vigor	4,8 $\pm$ 0,7	5,1 $\pm$ 0,6	4,9 $\pm$ 0,8	0,56 (0,581)

Respecto al crecimiento acumulado al año trece, las pruebas t independientes revelaron ausencia de diferencias significativas tanto en altura ($t(82) = 0,067$, $p = 0,947$, $d = 0,015$) como en DAP ($t(82) = -0,469$, $p = 0,640$, $d = -0,104$) entre propagación botánica y regeneración natural, con correlaciones casi perfectas

entre las series anuales de crecimiento ($r > 0,998$), revelando una sincronía ontogénica notable entre ambos orígenes propagativos. El modelo Gompertz presentó el mejor ajuste ($R^2 > 0,985$, menor AIC) con parámetros convergentes entre orígenes, como se detalla en la Tabla 3. Los parámetros asintóticos, las tasas de crecimiento y los puntos de inflexión resultaron comparables entre tratamientos, mientras que el modelo Logístico mostró ajuste competitivo y von Bertalanffy exhibió desempeño inferior.

Tabla 3. Parámetros de ajuste de modelos de crecimiento no lineal para trayectorias de altura de *Copaifera paupera* (13 años).

Modelo	Origen	R ²	AIC	Asintota (m)
Gompertz	PB	0,988	-42,3	8,12
Gompertz	RN	0,986	-40,7	8,05
Logístico	PB	0,982	-35,1	7,68
Logístico	RN	0,980	-33,8	7,62
von Bertalanffy	PB	0,965	-24,6	9,45
von Bertalanffy	RN	0,962	-22,1	9,38

Nota. PB: propagación botánica; RN: regeneración natural; AIC: criterio de información de Akaike. Modelo Gompertz seleccionado por menor AIC y $R^2 > 0,985$.

El perfil cromatográfico GC-MS reveló treinta y nueve compuestos en PB y cincuenta en RN, como se presenta en la Tabla 4. Ninguna diferencia en los compuestos mayoritarios alcanzó significancia estadística, confirmando la homeostasis del β -cariofileno entre orígenes propagativos. Se destaca la presencia exclusiva de 1,4,7-cycloundecatriene en PB, un sesquiterpeno cíclico completamente ausente en el repertorio de RN. El índice Sørensen-Dice indicó similitud moderada-alta (0,787), con aproximadamente el 70 % de los compuestos compartidos entre tratamientos. RN presentó mayor riqueza absoluta de compuestos, mientras que PB exhibió mayor equitatividad en la distribución de abundancias relativas según el índice de Shannon, evidenciando un patrón dual de convergencia mayoritaria y divergencia minoritaria.

Tabla 4. Perfil químico comparativo GC-MS de los compuestos mayoritarios de la oleoresina de *Copaifera paupera* por origen propagativo.

Compuesto	PB (% $\pm$ DE)	RN (% $\pm$ DE)	p
β -Cariofileno	28,3 $\pm$ 4,2	27,1 $\pm$ 5,1	0,724
Naftaleno	15,6 $\pm$ 3,1	16,2 $\pm$ 2,8	0,785
Ciclohexano	12,4 $\pm$ 2,5	11,8 $\pm$ 3,0	0,801
α -Copaeno	8,7 $\pm$ 1,9	9,2 $\pm$ 2,3	0,752
δ -Cadineno	6,3 $\pm$ 1,4	5,8 $\pm$ 1,7	0,689
1,4,7-Cycloundecatriene	4,2 $\pm$ 1,1	—	—

Nota. n = 2 árboles por tratamiento por limitación de material vegetal. Diferencias no significativas por alta varianza intra-tratamiento.

En relación con las pruebas de robustez, el bootstrap BCa con 10 000 remuestreos y el análisis sin outliers (criterio IQR $\times$ 1,5) confirmaron la invariancia de los resultados: los intervalos de confianza del 95 % para la diferencia de medias en altura y DAP incluyeron cero en ambos casos, y la remoción de valores atípicos no alteró la dirección ni la significancia de las pruebas t, demostrando que el efecto nulo es robusto ante variaciones en la especificación analítica. Respecto a la fenología reproductiva, el test exacto de Fisher no detectó asociación significativa global entre el tipo de propagación y la presencia de floración ($p = 0,392$); sin embargo, la regeneración natural registró el primer evento reproductivo tres años antes que la propagación

botánica (año 9 versus año 12), con fructificación de patrón bianual e intensidad variable entre individuos, como se resume en la Tabla 5.

Tabla 5. Fenología reproductiva y pruebas de robustez de *Copaifera paupera* por origen propagativo

Variable	PB	RN	Estadístico
Primera floración (año)	12	9	Fisher $p = 0,392$
Individuos con floración	8/42	12/42	—
IC 95% Δ altura (bootstrap)	-0,42 a 0,45	—	Incluye 0
IC 95% Δ DAP (bootstrap)	-0,68 a 0,46	—	Incluye 0

Nota. PB: propagación botánica; RN: regeneración natural; IC: intervalo de confianza; Δ : diferencia de medias. Sin asociación significativa global, pero RN anticipa floración 3 años.

Discusión

La presencia exclusiva de 1,4,7-cycloundecatriene en la oleorresina de árboles propagados botánicamente —un sesquiterpeno cíclico completamente ausente en los cincuenta compuestos identificados en regeneración natural— desarticula el supuesto de que ambos orígenes propagativos son metabólicamente intercambiables. Desde los trabajos pioneros de en la caracterización química de *C. paupera* (8,14), la investigación fitoquímica ha tratado la oleorresina como un producto cualitativamente estable cuya variación se restringe a proporciones relativas de compuestos mayoritarios. Este resultado refuta esa premisa y obliga a reconceptualizar la equivalencia farmacéutica entre materiales propagativos: la homeostasis opera sobre el backbone sesquiterpénico mayoritario, pero fracasa en los márgenes del metaboloma donde compuestos exclusivos emergen como firmas químicas del origen.

En efecto, la convergencia morfométrica casi perfecta entre propagación botánica y regeneración natural —con correlaciones entre trayectorias anuales superiores a 0,998 y tamaños de efecto negligibles ($d = 0,015$ para altura)— constituye un resultado que confirma la hegemonía de la plasticidad fenotípica sobre el determinismo genético en el crecimiento de *C. paupera*. En este sentido, se documentaron diferencias interespecíficas en la producción de oleorresina de *Copaifera* en la Amazonía brasileña, atribuibles a la identidad específica y las condiciones del sitio (11). Lameira27 evidenció que el comportamiento fisiológico de *C. langsdorffii* depende del régimen de estrés ambiental, lo que respalda la interpretación de que el ambiente edáfico homogéneo domina sobre las diferencias genéticas intraespecíficas en plantaciones ex situ bajo condiciones de manejo uniforme.

No obstante, la limitación muestral del análisis químico ($n = 2$ árboles por tratamiento) impone restricciones severas a cualquier inferencia estadística sobre diferencias metabólicas. En esta dirección, se documentó variabilidad química significativa en los volátiles de *C. langsdorffii* entre poblaciones del sureste brasileño (28), mientras que otros demostraron que las estaciones climáticas determinan el perfil fitoquímico de los aceites esenciales de la misma especie (10). A su vez, investigadores señalaron que la metabólica de árboles forestales bajo privación de nutrientes revela patrones complejos de respuesta que solo emergen con diseños muestrales adecuados (7). Estos antecedentes sugieren que la similitud observada podría modificarse con tamaños muestrales mayores y evaluaciones estacionales repetidas.

Por otra parte, el desfase fenológico de tres años entre orígenes propagativos —con regeneración natural anticipando la floración al año 9 frente al año 12 de propagación botánica— introduce una dimensión temporal que las pruebas de asociación global no capturan adecuadamente. Al respecto, investigaciones revisaron la farmacología de las oleorresinas de *Copaifera*, destacando que la composición química varía con la edad del árbol y las condiciones de cosecha (44). También se documentó la relación entre variables climáticas y fenología de especies forestales amazónicas, confirmando que la temperatura y la precipitación modulan los

eventos reproductivos ⁽³⁸⁾. La anticipación reproductiva de la regeneración natural podría constituir una ventaja operativa para programas de producción semillera temprana, una prescripción que requiere validación con tamaños muestrales superiores.

Adicionalmente, la convergencia en crecimiento coexiste con divergencia en quimiodiversidad minoritaria, un fenómeno que encuentra paralelo en la coordinación entre rasgos de crecimiento y defensa documentada en especies forestales. En esta dirección, se caracterizó el potencial fitotóxico de aceites esenciales de siete especies de *Copaifera*, demostrando que los perfiles químicos difieren significativamente entre especies a pesar de compartir patrones de crecimiento similares ⁽¹⁵⁾. En otros estudios, se desarrollaron métodos analíticos para la determinación de diterpenos ácidos, confirmando la variabilidad intraespecífica en compuestos minoritarios ⁽²⁹⁾. La homeostasis metabólica en sesquiterpenos mayoritarios podría operar como mecanismo de buffer que mantiene la función defensiva invariante ante variación genética, mientras que los compuestos minoritarios fluctúan con mayor sensibilidad.

Desde una perspectiva de seguridad farmacológica, los resultados sobre la estabilidad de los compuestos mayoritarios resultan relevantes para la estandarización de productos derivados. Las investigaciones demostraron la ausencia de efecto mutagénico de cuatro especies de *Copaifera* y del ácido kaurenóico ⁽¹⁶⁾, mientras que en otros estudios se confirmaron las propiedades antigenotóxicas de la oleorresina de *C. multijuga* y del ácido copálico ⁽²²⁾. Mientras que otros evaluaron la actividad antibacteriana y preservante contra patógenos alimentarios con valores promisorios ⁽²¹⁾. La estabilidad de β -cariofileno y compuestos mayoritarios entre orígenes propagativos sugiere que la actividad farmacológica principal de la oleorresina se mantiene independientemente del tipo de propagación utilizado en el establecimiento de plantaciones productivas.

En el contexto etnofarmacológico, la convergencia metabólica en compuestos mayoritarios adquiere relevancia práctica significativa. Investigadores que trataron este aspecto, documentaron el uso tradicional de *Copaifera* para el tratamiento de heridas y leishmaniasis en la Amazonía brasileña, actividades asociadas principalmente con los sesquiterpenos mayoritarios ⁽¹⁷⁾. Además, otros confirmaron la actividad antimicrobiana de plantas medicinales de Loreto, Perú, incluyendo *Copaifera* ⁽¹⁸⁾. Además, algunos estudios destacan el potencial del conocimiento tradicional para desarrollar medicamentos contra la leishmaniasis ⁽⁴⁵⁾, mientras que otros analizan fitoquímicos como candidatos terapéuticos ⁽⁴⁶⁾. La estabilidad de los compuestos bioactivos mayoritarios entre orígenes propagativos respalda la equivalencia terapéutica de la oleorresina producida en plantaciones.

Sin embargo, la ausencia de significancia estadística no equivale a evidencia de equivalencia, particularmente cuando las limitaciones de potencia en los análisis químicos y la duración finita del ensayo impiden descartar divergencias tardías. Al respecto, en una investigación se encontró variabilidad fitoquímica en la oleorresina de *C. reticulata* bajo manejo sostenible ⁽¹³⁾, y por otro lado, se documentó la necesidad de estandarización cromatográfica para *C. multijuga* ⁽³⁰⁾. Mientras, otra investigación aisló metabolitos bioactivos de *C. paupera* con actividad antimicrobiana, evidenciando que la composición minoritaria puede tener relevancia farmacológica sustancial ⁽³¹⁾. A su vez, otros investigadores enfatizaron la heterogeneidad en las actividades biológicas reportadas para el género, subrayando la necesidad de estudios con mayor profundidad muestral en metabólica y extensión del monitoreo fenológico hacia la fase adulta ⁽²⁰⁾.

Adicionalmente, desde una perspectiva de conservación y manejo sostenible, los resultados tienen implicaciones directas para los programas de reforestación productiva con *C. paupera* en la Amazonía peruana. De este modo, se documentó la variación escalonada en la densidad de *Copaifera* como recurso forestal no maderable ⁽¹²⁾, mientras que otros investigadores identificaron vacíos críticos en treinta años de investigación sobre productos forestales no maderables amazónicos ⁽⁴⁾. A su vez, en otras investigaciones se evaluó el potencial productivo del aceite de copaiba en el contexto amazónico ⁽³⁷⁾. La equivalencia agronómica entre orígenes propagativos sugiere que ambos pueden utilizarse en programas de

establecimiento de plantaciones, aunque la trazabilidad del material vegetal debe incorporar el tipo de propagación como variable de control quimiotaxonómico para garantizar la calidad integral del producto final.

Conclusiones

Los resultados de este ensayo longitudinal de trece años en *Copaifera paupera* sugieren que la plasticidad fenotípica en suelos marginales amazónicos opera como un mecanismo ecualizador del desempeño agronómico entre propagación botánica y regeneración natural, manteniendo homeostasis metabólica en los sesquiterpenos mayoritarios de la oleorresina sin eliminar la divergencia en compuestos minoritarios. La convergencia morfológica —confirmada por tamaños de efecto negligibles, correlaciones casi perfectas entre trayectorias anuales y robustez ante procedimientos de remuestreo— indica que, bajo condiciones edáficas y de manejo homogéneo, el origen del material propagativo no constituye un factor determinante del crecimiento vegetativo en la fase juvenil de la especie.

En consecuencia, la prioridad para viveros y programas de reforestación en suelos marginales radica en reconocer que ambos orígenes propagativos son viables para el establecimiento de plantaciones productivas, siempre que el manejo agronómico se mantenga homogéneo. Si el objetivo operativo es la producción semillera temprana, la regeneración natural ofrece una ventaja potencial al anticipar la floración en tres años, una prescripción condicionada a la confirmación con muestras ampliadas. Para la certificación de calidad de oleorresina con fines farmacéuticos, la presencia de compuestos exclusivos según origen propagativo indica que la trazabilidad del material vegetal debe incorporar el tipo de propagación como variable de control quimiotaxonómico.

Por último, las limitaciones de este estudio —sesgo de supervivencia, variabilidad genética no cuantificada en regeneración natural, restricción de potencia estadística en el análisis químico y ausencia de replicación temporal del perfil cromatográfico— deben orientar agendas futuras hacia ensayos con mayor profundidad muestral en metabólica, cuantificación de diversidad genética mediante marcadores moleculares y extensión del monitoreo fenológico hacia la fase adulta productora de oleorresina comercial, con el propósito de validar la equivalencia fenotípica y metabólica entre orígenes propagativos a lo largo del ciclo vital completo de la especie.

Acerca de

Financiamiento: Los autores declaran que no recibieron financiamiento para esta investigación.

Conflicto de interés: Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Certificación ética: La presente investigación no requirió la aprobación de un Comité de Ética en Investigación, debido a que no involucró participantes humanos, animales vertebrados ni material biológico de origen humano. El estudio se realizó exclusivamente con individuos de *Copaifera paupera* y material vegetal derivado de esta especie.

Historia del artículo: Artículo recibido 11 de mayo 2026 | Aceptado 17 de junio 2026 | Publicado 30 de julio 2026

Referencias

1. Kumar S, Ohashi O, Vale W, Melo L, Freitas V. State-of-the-art and Emerging Technologies for In Vitro Embryo Production in Buffaloes. J Adv Vet Res. 2020;10(3):186-92. <https://www.advresearch.com/index.php/AVR/article/view/488>

2. da Silva MSR de A, Dos Santos B de MS, da Silva CSR de A, da Silva CSR de A, Antunes LF de S, Dos Santos RM, et al. Humic Substances in Combination With Plant Growth-Promoting Bacteria as an Alternative for Sustainable Agriculture. *Front Microbiol.* 2021;12:719653. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.719653>
3. Dwyer JD. The central American, west Indian, and South American species of *Copaifera* (Caesalpiniaceae). *Brittonia.* 1951;7(3):143-72. <https://www.jstor.org/stable/2804703>
4. Araujo ECG, Silva TC, da Cunha Neto EM, Favarin JAS, da Silva Gomes JK, das Chagas KPT, et al. Bioeconomy in the Amazon: Lessons and gaps from thirty years of non-timber forest products research. *J Environ Manage.* 2024;370:122420. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S030147972402406X>
5. de Mesquita RP, Ferreira EJL, Carvalho GDS. Aspectos germinativo e biométrico de *Copaíba* (*Copaifera paupera* (Herzog) Dwyer. Fabaceae). *Rev Jorn Pós-grad E Pesqui-CONGREGA-URCAMP.* 2017;627-39. <http://revista.urcamp.edu.br/index.php/rcjgpg/article/view/620/0>
6. Alcaraz ML, Thorp TG, Hormaza JI. Phenological growth stages of avocado (*Persea americana*) according to the BBCH scale. *Sci Hortic.* 2013;164:434-9. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.09.051>
7. De Andrade SAL, De Oliveira VH, Mazzafera P. Metabolomics of Nutrient-Deprived Forest Trees. En: Antônio C, editor. *Monitoring Forest Damage with Metabolomics Methods.* 1.a ed. Wiley; 2024. p. 235-65. <https://doi.org/10.1002/9781119868750.ch9>
8. Zoghbi MDGB, Martins-da-Silva RCV, Trigo JR. Volatiles of Oleoresins of *Copaifera paupera* (Herzog) Dwyer C. *piresii* Dwyer and C. *pubiflora* Benth. (Leguminosae). *J Essent Oil Res.* 2009;21(5):403-4. <https://doi.org/10.1080/10412905.2009.9700203>
9. Zoghbi MDGB, Andrade EHA, Martins RCV da-Silva, Trigo JR. Chemical Variation in the Volatiles of *Copaifera reticulata* Ducke (Leguminosae) Growing Wild in the States of Pará and Amapá, Brazil. *J Essent Oil Res.* 2009;21(6):501-3. <https://doi.org/10.1080/10412905.2009.9700228>
10. Fernando LR de A, de Oliveira RP, Facanali R, Ortiz MMM, Frei F. Dry and wet seasons set the phytochemical profile of the *Copaifera langsdorffii* Desf. essential oils. *J Essent Oil Res.* 2014;26(4):292-300. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/10412905.2014.889050>
11. Martins K, Herrero-Jáuregui C, Da Costa P, Tonini H, De M. Bentes-Gama M, Vieira AH, et al. Interspecific differences in the oleoresin production of *Copaifera* L. (Fabaceae) in the Amazon rainforest. *Ann For Sci.* 2013;70(3):319-28. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0254-8>
12. Newton P, Peres CA, Desmouliere SJ, Watkinson AR. Cross-scale variation in the density and spatial distribution of an Amazonian non-timber forest resource. *For Ecol Manag.* 2012;276:41-51. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112712001855>
13. da Silva AC, Lameira OA. Estudo fitoquímico do oleorresina extraído da *Copaifera reticulata* Ducke (Leguminosae-Caesalpinioidade) em uma área de manejo sustentável. *Res Soc Dev.* 2021;10(16):e154101622305-e154101622305. <https://rsdjournal.org/index.php/rsd/article/view/22305>
14. Tincusi BM, Jiménez IA, Bazzocchi IL, Moujir LM, Mamani ZA, Barroso JP, et al. Antimicrobial Terpenoids from the Oleoresin of the Peruvian Medicinal Plant *Copaifera paupera*. *Planta Med.* septiembre de 2002;68(9):808-12. <https://doi.org/10.1055/s-2002-34399>
15. Ribeiro VP, Bajsa-Hirschel J, Bastos JK, Reichley A, Duke SO, Meepagala KM. Characterization of the Phytotoxic Potential of Seven *Copaifera* spp. Essential Oils: Analyzing Active Compounds through Gas Chromatography–Mass Spectrometry Molecular Networking. *J Agric Food Chem.* 2024;72(33):18528-36. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.4c04586>
16. Damasceno JL, Arnet YF, Fortunato GC, Giroto L, Marena GD, Rocha BP, et al. Investigation of Safety Profile of Four *Copaifera* Species and of Kaurenoic Acid by Salmonella /Microsome Test. *Evid Based Complement Alternat Med.* 2019;2019:1-9. <https://doi.org/10.1155/2019/7631531>

17. Albuquerque KCOD, Veiga ADSSD, Silva JVDSE, Brigido HPC, Ferreira EPDR, Costa EVS, et al. Brazilian Amazon Traditional Medicine and the Treatment of Difficult to Heal Leishmaniasis Wounds with *Copaifera*. Pal C, editor. Evid Based Complement Alternat Med. enero de 2017;2017(1):8350320. <https://doi.org/10.1155/2017/8350320>
18. Roumy V, Macedo JCR, Bonneau N, Samaillie J, Azaroual N, Encinas LA, et al. Plant therapy in the Peruvian Amazon (Loreto) in case of infectious diseases and its antimicrobial evaluation. J Ethnopharmacol. 2020;249:112411. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378874119307421>
19. Odonne G, Bourdy G, Castillo D, Estevez Y, Lancha AT, Alban-Castillo J, et al. Ta'ta', Huayani: perception of leishmaniasis and evaluation of medicinal plants used by the Chayahuita in Peru. Part II. J Ethnopharmacol. 2009;126(1):149-58. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378874109004425>
20. Frazão DR, Cruz JN, Santana de Oliveira M, Baia-da-Silva DC, Nazário RMF, Rodrigues MF de L, et al. Evaluation of the biological activities of *Copaiba* (*Copaifera* spp): a comprehensive review based on scientometric analysis. Front Pharmacol. 2023;14:1215437. <https://www.frontiersin.org/journals/pharmacology/articles/10.3389/fphar.2023.1215437/full>
21. Fernández YA, Damasceno JL, Abrão F, Silva TDS, Cândido ADLP, Fregonezi NF, et al. Antibacterial, Preservative, and Mutagenic Potential of *Copaifera* spp. Oleoresins Against Causative Agents of Foodborne Diseases. Foodborne Pathog Dis. 2018;15(12):790-7. <https://doi.org/10.1089/fpd.2018.2478>
22. Alves JM, Leandro LF, Senedese JM, Castro PTD, Pereira DE, Resende FA, et al. Antigenotoxicity properties of *Copaifera multijuga* oleoresin and its chemical marker, the diterpene (–)-copalic acid. J Toxicol Environ Health A. 2018;81(5):116-29. <https://doi.org/10.1080/15287394.2017.1420505>
23. Teixeira SC, de Souza G, Borges BC, de Araújo TE, Rosini AM, Aguila FA, et al. *Copaifera* spp. oleoresins impair *Toxoplasma gondii* infection in both human trophoblastic cells and human placental explants. Sci Rep. 2020;10(1):15158. <https://www.nature.com/articles/s41598-020-72230-0>
24. Abrão F, Silva TS, Moura CL, Ambrósio SR, Veneziani RCS, de Paiva RE, et al. Oleoresins and naturally occurring compounds of *Copaifera* genus as antibacterial and antivirulence agents against periodontal pathogens. Sci Rep. 2021;11(1):4953. <https://www.nature.com/articles/s41598-021-84480-7>
25. Morales EJ. Propagación vegetativa de copaiba (*Copaifera paupera* (Herzog) Dwyer) mediante enraizamiento de estacas juveniles en cámaras de subirrigación, en Jenaro Herrera, Loreto, Perú. Universidad Nacional Agraria La Molina; 2016. <https://repositorio.lamolina.edu.pe/items/1481d510-8113-4cb9-ae93-23e4f6d3295c>
26. Lameira H. Physiological behavior of *Annona muricata*, *Dipteryx odorata* and *Copaifera langsdorffii* in response to water and light stress 2017. <https://www.academia.edu/download/80607634/5-1-32-518.pdf>
27. Gómez TP, Horna S, Mozombite DMC, Zumaeta RR, Olivia EGC, Jiménez JP, et al. Supervivencia e insectos plaga de especies forestales y frutales en puerto Almendra, región Loreto, Perú. Folia Amaz. 2022;31(2):209-26. <https://revistas.iap.gob.pe/index.php/foiaamazonica/article/view/563>
28. do Nascimento ME, Zoghbi M das GB, Pinto JEBP, Bertolucci SKV. Chemical variability of the volatiles of *Copaifera langsdorffii* growing wild in the Southeastern part of Brazil. Biochem Syst Ecol. 2012;43:1-6. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0305197812000142>
29. da Silva JJM, Crevelin EJ, Carneiro LJ, Rogez H, Veneziani RCS, Ambrósio SR, et al. Development of a validated ultra-high-performance liquid chromatography tandem mass spectrometry method for determination of acid diterpenes in *Copaifera* oleoresins. J Chromatogr A. 2017;1515:81-90. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0021967317310099>
30. Barbosa PCS. Padronização de óleos de *Copaifera multijuga* hayne por meio de técnicas cromatográficas 2012. <https://tede.ufam.edu.br/handle/tede/3340>

31. Mamani BT. Metabolitos secundarios bioactivos de la flora medicinal iberoamericana: Piper elongatum, Copaifera paupera, Crossopetalum tonduzii y Maytenus cuzcoina 1999. <https://riull.ull.es/xmlui/handle/915/21215>
32. Dwyer JD. Further studies on the New World species of Copaifera. Bull Torrey Bot Club. 1954;81(3):179-87. <https://www.jstor.org/stable/2481808>
33. Barata FCA. Caracterização Palinotaxonômica das espécies de Copaifera L.(leg. Caes.) que ocorrem na Amazônia Brasileira 2006. https://www.lareferencia.info/vufind/Record/BR_52bef24324b0f8a0d9de6242c8bdac5c
34. Do Carmo EM, Da Cruz Vasconcelos C, Calvi GP, Ferraz IDK. Copaifera ferrazii (Leguminosae: Detarioideae), a new Amazonian species from the eastern Madeira River Basin, Brazil. Kew Bull. 2025;80(3):689-99. <https://doi.org/10.1007/s12225-025-10298-5>
35. Beltrán LAG, Valencia GMR. Anatomía de anillos de crecimiento de 80 especies arbóreas potenciales para estudios dendrocronológicos en la Selva Central, Perú. Rev Biol Trop. 2013;61(3):1025-37. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442013000400004
36. Rogelio CJW. Evaluación de los productos forestales no maderables de copaifera paupera (herzog) dwyer y brosimum alicastrum subsp. bolivarense (pittier) cc berg en la concesión para conservación el breo, San Martín. Universidad Nacional Agraria de la Selva; 2019. <https://repositorio.unas.edu.pe/items/5f611dda-52d9-4e48-9a46-b35fe231e621>
37. Silva CK. Potencial produtivo e de manejo de dois produtos florestais não madeireiros no contexto Amazônico-o cipó-titica (Heteropsis spp.) e o óleo de copaíba (Copaifera spp.) [PhD Thesis]. Universidade de São Paulo; 2014. <https://research.amanote.com/publication/ipUi2XMBKQvf0BhiLqLd/potencial-produtivo-e-de-manejo-de-s-produtos-florestais-no-madeireiros-no-contexto>
38. Pezo LH. Relación entre la temperatura y la precipitación con la fenología de 5 especies forestales en el periodo 2007 al 2016 en el CICFOR-Macuya. Universidad Nacional de Ucayali; 2019. https://alicia.concytec.gob.pe/vufind/Record/RUNU_410f22da7f91e678083cd230a5bbc809
39. Paasaca M, Genoveva J. Efecto hepatoprotector del extracto etanólico de las hojas de Copaifera paupera (Herzog) Dwyr (copaiba) en ratas albinas. 2021. https://alicia.concytec.gob.pe/vufind/Record/UGV_25fdb03ca65acbc13c85de91b6d5acd
40. Días GD, Quispe EC. Efecto cicatrizante del gel a base del extracto hidroalcohólico de las hojas de Copaifera paupera (Herzog) Dwyr (Copaiba) en ratones albinos; 2018. https://alicia.concytec.gob.pe/vufind/Record/UNID_65753e3d7cb39a10b733f9358ffe874e
41. Lima HS de. Potencial anti-inflamatório da oleorresina de Copaifera paupera (Herzog) Dwyer-Leguminosae, 2015. https://www.lareferencia.info/vufind/Record/BR_0bc98e4522ebaa3302d11675a85a465e
42. Huaman RYS. Comparación del efecto cicatrizante de Copaifera paupera (Hersog) Dwyer (Aceite de Copaiba), Croton lechleri Müell. Arg.(Sangre de Grado) y Kil AG en heridas inducidas en el lomo de ratones de laboratorio, en Puerto Maldonado–Perú. Universidad Nacional Amazónica de Madre de Dios-UNAMAD; 2020. <https://repositorio.unamad.edu.pe/handle/20.500.14070/546>
43. Castro MC. Efecto cicatrizante del aceite de Copaifera paupera (Copaiba) en ratas. 2021. https://alicia.concytec.gob.pe/vufind/Record/USPE_7f68a301b1b26de569243c550af95525
44. Kumar V, Harish Y, Puranik M. Ethical and Legal Issues in Dental Practice. Int J Health Sci Res. 2017;3327:332-40. <https://www.benthamdirect.com/content/books/9789815196832.chapter-4>
45. Passero LFD, Brunelli E dos S, Sauini T, Amorim TFP, Jesus JA, Rodrigues E. The potential of traditional knowledge to develop effective medicines for the treatment of leishmaniasis. Front Pharmacol. 2021;12:690432. <https://www.frontiersin.org/journals/pharmacology/articles/10.3389/fphar.2021.690432/full>

46. Çolak NG. Phytochemicals: potential drug candidates for leishmaniasis. En: Recent advances in phytochemical research. IntechOpen; 2024. <https://www.intechopen.com/chapters/1193897>