

**FENOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ECOLOGÍA DE LA  
POLINIZACIÓN DE DOS PALMAS DE IMPORTANCIA  
ECONÓMICA DE LA COSTA CARIBE COLOMBIANA**

**Presentado por:**

**EDWIN A. BRIEVA OVIEDO**

**Trabajo de grado para optar al título de Magíster en Biología**

**Director:**

**PhD. Luis Alberto Núñez Avellaneda**



**UNIVERSIDAD DE SUCRE  
FACULTAD DE EDUCACIÓN Y CIENCIAS**

**Sincelejo**

**2021**

**Nota de aceptación:**

---

---

---

---

---

---

---

---

---

Firma de presidente del jurado

---

Firma del jurado 2

Sincelejo, 11 de octubre de 2021.

## **Dedicatoria**

*A Dios, por su fidelidad infinita; a mi esposa Marlen Atencia Carrascal, por su paciencia inagotable; a mis hijos Elías y Emma, por compartir de su tiempo para el desarrollo de este estudio; y al resto de mis familiares. In memoria de mi madre Rufina y mi hermano Gustavo.*

## **Agradecimientos**

*Para la financiación del proyecto se contó con apoyo del Programa Paisajes de Conservación del Fondo Patrimonio Natural-USAID, a través del proyecto: “Formulación de planes de manejo y uso sostenible de palmas promisorias de la región Caribe que aporte a una estrategia de uso de recursos naturales del bosque seco tropical”. El autor agradece de manera especial al Cabildo Indígena Menor de San Antonio – Sincelejo, especialmente a los miembros de La Finca La Pastora en cabeza de su Capitán Menor (2010 – 2014) Merki Sided Contreras y su tesorero Rafael Carrascal, por permitimos realizar toda la fase de campo en sus terrenos. De igual manera agradezco al señor Antonio Mendoza por permitir el acceso a los terrenos donde se realizó el estudio de la Palma Amarga. Agradezco al biólogo botánico Hernando Gómez Franklin por todo su apoyo incondicional y las múltiples revisiones en la preparación de este documento final. Al grupo de investigaciones de Biotecnología vegetal de la Universidad de Sucre, especialmente a su líder el PhD. Javier Darío Beltran. Al Laboratorio de Biología de la Universidad de La Salle.*

## CONTENIDO

<b>FENOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ECOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN DE DOS PALMAS DE IMPORTANCIA ECONÓMICA DE LA COSTA CARIBE COLOMBIANA</b>	<b>1</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>10</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>12</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>13</b>
<b>2. MARCO REFERENCIAL</b>	<b>17</b>
2.1 POLINIZACIÓN EN PALMAS	17
2.2 ESPECIES ESTUDIADAS	18
2.2.1 <i>Bactris guineensis</i> , la palma de corozo o corozo de lata.	18
2.2.2 <i>Sabal mauritiiformis</i> , palma amarga o palmito.	20
<b>3. OBJETIVOS</b>	<b>21</b>
3.1 OBJETIVO GENERAL	21
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	21
<b>4. METODOLOGÍA</b>	<b>22</b>
4.1 ÁREA DE ESTUDIO	22
4.2 MÉTODOS	24
4.2.1 Morfología vegetativa y reproductiva	24
4.2.2 Fenología reproductiva de <i>B. guineensis</i> y <i>S. mauritiiformis</i> .	26
4.2.3 Biología floral de <i>B. guineensis</i> y <i>S. mauritiiformis</i> .	27
4.2.4 Sistema reproductivo de <i>B. guineensis</i> y <i>S. mauritiiformis</i> .	27
4.2.5 Eficiencia reproductiva.	29
4.2.6 Productividad de los frutos de <i>B. guineensis</i> .	29
4.2.7 Visitantes florales y polinizadores	30
<b>5. RESULTADOS</b>	<b>32</b>
5.1 MORFOLOGÍA VEGETATIVA Y REPRODUCTIVA	32
5.1.1 Morfología vegetativa y reproductiva de <i>B. guineensis</i>	32
5.1.2 Desarrollo de la inflorescencia de <i>B. guineensis</i>	34
5.1.3 Morfología vegetativa y reproductiva <i>S. mauritiiformis</i>	36
5.1.4 Desarrollo de la inflorescencia de <i>S. mauritiiformis</i> .	38
5.2 FENOLOGÍA DE <i>B. GUINEENSIS</i> Y <i>S. MAURITIIFORMIS</i>	40
5.2.1 Fenología reproductiva poblacional <i>B. guineensis</i>	40
5.2.2 Fenología reproductiva poblacional de <i>S. mauritiiformis</i>	41
5.2.3 Biología floral	42
5.2.4 Biología floral de <i>S. mauritiiformis</i>	44
5.3 SISTEMA REPRODUCTIVO DE <i>B. GUINEENSIS</i> Y <i>S. MAURITIIFORMIS</i>	45
5.4 EFICIENCIA REPRODUCTIVA EN <i>B. GUINEENSIS</i> Y <i>S. MAURITIIFORMIS</i>	47
5.4.1 Eficiencia reproductiva en <i>B. guineensis</i>	47
5.4.3 Productividad en <i>B. guineensis</i> .	49
5.5 VISITANTES FLORALES <i>B. GUINEENSIS</i> Y <i>S. MAURITIIFORMIS</i> .	50

5.5.1 Visitantes florales en <i>B. guineensis</i> .....	50
5.5.2 Visitantes florales y polinizadores <i>S. mauritiiformis</i> .....	52
<b>6. DISCUSIÓN .....</b>	<b>55</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>63</b>
<b>RECOMENDACIONES.....</b>	<b>65</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>66</b>

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Tratamientos para evaluar el sistema reproductivo para <i>B. guineensis</i> y <i>S. mauritiiformis</i> . .....	28
Tabla 2. Características morfológicas vegetativos y reproductivos de <i>B. guineensis</i> . ..	34
Tabla 3. Características morfológicas vegetativas y reproductivas de <i>S. mauritiiformis</i> . .....	38
Tabla 4. Tiempos de duración de cada fase de desarrollo que ocurre en una inflorescencia de <i>S. mauritiiformis</i> .....	39
Tabla 5. Evaluación del sistema reproductivo en <i>B. guineensis</i> . .....	45
Tabla. 7. Productividad de frutos de <i>B. guineensis</i> en tres periodos consecutivos de fructificación; finca La Pastora – Sincelejo. (3 macollas/ha). .....	49
Tabla 8. Valores del índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa (IRP) como polinizador para los visitantes de <i>B. guineensis</i> . .....	52
Tabla 9. Valores del índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa (IRP) como polinizador para los visitantes de <i>S. mauritiiformis</i> . .....	54

## LISTA DE FIGURAS

<i>Figura 1:</i> Hábito de crecimiento tipo cespitoso de <i>B. guineensis</i> formando grupos o colonias denominados macollas. ....	19
<i>Figura 2.</i> Ubicación del área de estudio. ....	22
<i>Figura 3.</i> Hábito de crecimiento y detalle de estructuras reproductivas de <i>B. guineensis</i> . A. Hábito cespitoso formando macollas o colonias de tallos, B. Espata, C. Inflorescencia en antesis, D. Flor femenina con estigmas receptivos, E. Flores masculinas exponiendo polen y F. Infrutescencia con frutos maduros. ....	33
<i>Figura 4.</i> Fases de desarrollo de una inflorescencia de <i>B. guineensis</i> . A. Emergencia o salida de la espata. B. Desarrollo de la inflorescencia. C. Antesis femenina. D. Antesis masculina. E. Inicio de desarrollo de frutos inmaduros. F. Desarrollo de frutos. G. Infrutescencia con frutos maduros. ....	35
<i>Figura 5.</i> Hábito de crecimiento y estructuras reproductivas de <i>S. mauritiiformis</i> . A. Hábito de crecimiento con estipe solitario, B -C. Inflorescencia interfoliares, D. <i>S. mauritiiformis</i> en zonas de potreros. ....	37
<i>Figura 6.</i> Fases de desarrollo de una inflorescencia de <i>S. mauritiiformis</i> . A. Elongación del prófalo. B. Salida de las raquillas. C- D. Exposición de botones florales. F-H. Fase de antesis o floración. I. Infrutescencia con frutos maduros. ....	39
<i>Figura 7.</i> A. Variables climáticas en la Finca La Pastora período 2013 – 2014. B. Proporción mensual de inflorescencias en antesis de la población de <i>B. guineensis</i> . C. Proporción mensual de racimos maduros. ....	40
<i>Figura 8.</i> Comportamiento de la fenología reproductiva de <i>S. mauritiiformis</i> en tres periodos reproductivos (2013 a 2015). a. Producción mensual inflorescencias en la población. b. Producción mensual de infrutescencias en la población. ....	41
<i>Figura 9.</i> Fases florales de una inflorescencia e infrutescencia de <i>B. guineensis</i> . A. Flores femeninas receptivas, B. Final receptividad flores femeninas y botones flores masculinas, C. Fase masculina, D. Caída flores masculinas y flores femeninas fecundadas, E. Frutos maduros. ....	43
<i>Figura 10.</i> Desarrollo en detalle de las estructuras reproductivas de <i>S. mauritiiformis</i> en diferentes grados de formación. A. Yemas en formación. B. Yemas pre-antesis. C-E. Antesis florales para algunas yemas en la raquilla. F. Frutos en desarrollo. ....	44
<i>Figura 11.</i> Eficiencia reproductiva de <i>B. guineensis</i> a partir de la relación (FP) flores formadas, (FF) frutos formados y (FM) frutos maduros. ....	47
<i>Figura 12.</i> Eficiencia reproductiva de <i>S. mauritiiformis</i> a partir de la relación flores formadas, frutos formados y frutos maduros. ....	48
<i>Figura 13.</i> Visitantes florales de <i>B. guineensis</i> en la Costa Caribe de Colombia. A-B. Fase femenina máxima respuesta de visita, C. Gorgojo con polen en cuerpo, D-L. Insectos en fase intermedia, M-O. Insectos fase masculina. ....	50
<i>Figura 14.</i> Modelo de secuencia de sincronización ocurrida en la polinización de <i>B. guineensis</i> . A. inicio de la antesis, B. Llegada de visitantes en fase femenina C. fase masculina con visitantes colectando polen, D. Caída flores masculinas. ....	56



## LISTA DE ANEXOS

Anexo A. Visitantes florales de <i>B. guineensis</i> . .....	76
Anexo B. Visitantes florales de <i>S. mauritiiformis</i> . .....	78
Anexo C. Comparación de aspectos reproductivos en especies del género <i>Bactris</i> . ...	82
Anexo D. Comparación de caracteres reproductivos entre diferentes especies del género <i>Sabal</i> . .....	85

## RESUMEN

La palma de corozo de lata (*Bactris guineensis*) y la palma amarga (*Sabal mauritiiformis*) son dos palmas de importancia económica, ecológica y cultural de la Costa Caribe colombiana. Se estudió la fenología, la biología floral y la ecología de la polinización en dos agroecosistemas en el municipio de Sincelejo. El estudio se realizó entre enero de 2013 y diciembre de 2014 para *B. guineensis* y entre enero de 2013 y diciembre de 2015 para *S. mauritiiformis*; se hicieron observaciones quincenales de los eventos de fenología reproductiva, para la biología floral las observaciones fueron registradas cada cuatro horas durante 15 días. Se evaluó el sistema reproductivo de ambas especies realizando polinizaciones controladas en 2680 flores para *B. guineensis* y 3000 en *S. mauritiiformis*. La eficiencia reproductiva se evaluó haciendo seguimiento a 21 inflorescencias, en las cuales se registró el número de botones florales, el número de flores y por último el número de frutos formados y abortados. Los visitantes florales se determinaron a partir de recolectas de 42 inflorescencias de *B. guineensis* y 32 en *S. mauritiiformis*; del mismo modo se realizaron observaciones directas para registrar el comportamiento de los visitantes. *B. guineensis* presenta un sistema sexual xenogámico y dependiente de insectos para la polinización. Las inflorescencias atrajeron 27 especies de insectos, pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Himenóptera, Diptera y Heteroptera. Entre los visitantes florales encontramos tres especies de coleópteros *Mystrops* sp., *Adrantobius* sp. y *Phyllotros* sp. con los valores de IRP más altos. La perfecta sincronización en el mecanismo de polinización asegura la formación de frutos, sin embargo, al tratarse de un sistema especializado de polinización, este puede ser vulnerable a los factores de corte, quema y uso excesivo de agroquímicos frecuentemente usados en la zona. Por su parte *S. mauritiiformis* presentó floración desde abril a noviembre, con un pico entre mayo y agosto. Cada inflorescencia florece entre 10-20 días, con flores hermafroditas protandras que entran en antesis entre 01h:00-06h:00, pero las anteras liberan polen entre 06h:30-07:h30 y los estigmas estuvieron receptivos entre las 10h:00-13h:00. Es auto-incompatible, sin apomixis y predominantemente xenogama. Un total de 75 especies de insectos y otros artrópodos se encontraron visitando las inflorescencias en el momento de antesis, pero la polinización cruzada se llevó a cabo principalmente por abejas sin aguijón (*Nannotrigona mellaria* y *Scaptotrigona* sp. Meliponini). La eficiencia reproductiva registrada fue muy baja (sólo el 6% de las flores se convirtieron en frutos), fenómeno que podría

estar asociado con el continuo corte de hojas, altas tasas de depredación de flores y baja eficiencia del transporte de polen.

**Palabras clave:** Cantarofilia, melitofilia, palma amarga, corozo de lata, bosque seco tropical.

## ABSTRACT

We present the research project entitled "Reproductive Phenology, pollination ecology and productivity of two palms of economic importance of the Colombian Caribbean Coast" from an ecological analysis will evaluate the phenology of inflorescence, floral biology, ecology of the Pollination of the canopy palms (*Bactris guineensis*) important for its fruits and the bitter palm (*Sabal mauritiiformis*) whose economic importance lies in the commercialization of its leaves. *Bactris guineensis* it has diurnal anthesis and is protogynous, with a short period of anthesis. The pistillate phase lasts 4 hours and the staminate one up to two days. The palm has a strictly xenogamic sexual system, although autogamy and geitonogamy are possible, but are avoided by self-incompatibility. The inflorescences attract 27 species of insects (Coleoptera, Diptera, and Hymenoptera), and the main pollinators are several species of Curculionidae and Nitidulidae. As soon enter anthesis female inflorescences are visited by *Mystrops* sp.1, *Adrantobius*. 1 and *Phyllotros* sp.1, which come laden with pollen and inflorescence walking in search of partners and open flowers, lay in its route lot of pollen grains. These insects remain in the inflorescence, copulating, trying to enter flowers or expected to expose the male flowers pollen, event happens at the end of the afternoon the next day. Perfect synchrony in the pollination mechanism and relationship with their pollinators ensures the formation of fruit. Flowering occurs from April to November, with a peak between May to August. Each inflorescence blooms between 10 to 20 days with hermaphrodite flowers that come in anthesis stage between 01h:00 to 06h:00, but the anthers release pollen between 06h:30 to 07:h30 and stigmas are only receptive between 10h:00 to 13h:00. *S. mauritiiformis* it is self-incompatible, non-apomictic and predominantly xenogamous. A total 75 species of insects and other arthropods were found visiting its inflorescences in the course of anthesis, but cross-pollination was carried out mainly by stingless bees (*Scaptotrigona* sp. 1 and *Nannotrigona mellaria* Apidae). The recorded reproductive efficiency was very low (only 6 % of flowers developed into fruits) a phenomenon that might be associated with continuous cutting of leaves, high rates of predation of flowers and a reduced efficiency transportation of pollen.

**Keywords:** Cantarophily, Mellitophily, bitter palm, corozo palm, dry forest tropical.

## INTRODUCCIÓN

Las palmas se encuentran entre los productos forestales no maderables (PFNM) más ampliamente estudiados (López, 2008), debido al fácil acceso que se puede tener de sus poblaciones naturales y a su amplio uso por diversas etnias y comunidades humanas (Henderson *et al.*, 1995). La familia Arecaceae es probablemente la familia más importante en el Neotrópico en términos de abundancia y diversidad de usos, siendo en algunos casos el único recurso para el sostenimiento de algunas familias étnicas (Macía *et al.*, 2011, Balslev, 2011). En algunos ecosistemas llegan a ser los elementos florísticos más predominantes, convirtiéndose en componentes de notable importancia, debido a su aporte de biomasa representado principalmente en sus enormes hojas deciduas, flores y en frutos para la fauna (Uhl & Moore, 1977; Henderson 2002; Balslev *et al.*, 2010).

En Colombia crecen 240 especies de palmas silvestres, más de 20 proveen productos que se comercializan en mayor o menor escala, constituyendo, en muchos casos una importante fuente de ingreso para las comunidades locales (Bernal y Galeano, 2013). Estas se encuentran distribuidas a lo largo de las cinco grandes regiones biogeográficas en el cual está dividido el territorio Nacional (Galeano y Bernal, 2010). No obstante, en algunas regiones del país como el Caribe colombiano la diversidad de palmas es baja (Pintaud *et al.*, 2008), registrando alrededor de 11 especies pertenecientes a 9 géneros (Galeano *et al.*, 2013), siendo las más representativas la palma amarga (*Sabal mauritiiformis* H. Karst, Griseb & H. Wendl), palma de aceite (*Elaeis oleifera* Kunth Cortés), palma de vino (*Attalea butyracea* Mutis ex L.F.) y palma de corozo de lata (*Bactris guineensis* (L) H.E. Moore).

De estas, la palma amarga y de corozo de lata son las especies más ampliamente utilizadas por las comunidades indígenas, campesinas y comunidades en general (Casas *et al.*, 2013; Andrade y Galeano, 2016); sin embargo, la compleja interacción de diferentes factores tales como el incremento en las tasas de deforestación, los cambios en el uso del suelo, la expansión de la frontera agropecuaria, el crecimiento demográfico de la población humana, la poca distribución del conocimiento entre las generaciones, el acelerado deterioro de ecosistemas y el

manejo inadecuado de estos recursos, han conducido durante las últimas décadas a una progresiva escasez de los diversos recursos que ofrecen (Galeano *et al.*, 2013).

Tanto el corozo de lata como la palma amarga, especies excepcionales para incluirlas en sistemas agrosilvopastoriles en grandes extensiones de la costa Caribe (Brieva *et al.*, 2008; Galeano *et al.*, 2013) y de esta manera aliviar la reducción drástica de sus poblaciones. Sus frutos y hojas respectivamente son muy apreciados por la potencialidad para la generación de productos de tipo alimenticio, la presencia de antioxidantes y vitaminas, por presentar micronutrientes tales como magnesio, calcio y hierro (Rojano *et al.*, 2012) y por el comercio de las hojas que cada vez se consolida como una alternativa de ingresos para un amplio grupo de habitantes de la zona (Casas, 2008; Brieva *et al.*, 2008). Sin embargo, es necesario llenar los vacíos de información que existen sobre la biología y ecología de ellas para planear su aprovechamiento sostenible en medio de sistemas de producción adaptados a la zona y a las características de sus habitantes (Galeano y Bernal, 2010).

De acuerdo con lo anterior, es evidente la necesidad de desarrollar formas de uso y manejo sostenible para estos recursos. El desarrollo de estas estrategias debe partir necesariamente del estudio básico, así como de las formas actualmente existentes de manejo y aprovechamiento del recurso por las comunidades locales.

Según Galeano *et al.*, (2010) los datos de la fenología y estrategias reproductivas (polinización) combinados con la información sobre la distribución, abundancia y estructura poblacional, son indispensables para estimar la oferta del recurso para aquellas especies cuya parte de aprovechamiento son sus frutos. Además, estos estudios sirven para la creación de bancos de datos para el diseño de planes de manejo sustentables y asegurar la permanencia de los mismos en el tiempo (Vílchez *et al.*, 2008).

Así mismo, los estudios de ecología de la polinización sirven desde el punto de vista de la conservación, ya que permiten evaluar el efecto de distintos grados de perturbación de los hábitats sobre sistemas planta-polinizador (Kearns y Inouye, 1997; Johnson y Steiner, 2000). Estos datos nos brindan las herramientas necesarias para identificar las causas de la baja

producción de frutos en especies de interés económico (Proctor *et al.*, 1996). El estudio de los sistemas reproductivos de las especies y sus polinizadores nos permite proponer formas de manejo y conservación para especies endogámicas, autocompatibles o autoincompatible que han perdido sus polinizadores nativos (Faegri & Van der Pijl, 1979; Kearns & Inouye, 1993; Nazareno y Sedrez, 2012).

En palmas neotropicales los mecanismos de polinización son muy importantes como modelo de estudio, debido a que tales mecanismos aseguran la formación de semillas y el cuajado de frutos, dada la xenogamia obligada, la autoincompatibilidad, la dicogamia en palmas monoicas, la separación de sexos en las dioicas; el alto número de flores en cada inflorescencia, y por presentar poblaciones muy densas con muchas inflorescencias activas en los períodos reproductivos (Barfod *et al.*, 2011). Con base en lo anterior podemos afirmar que el estudio de los mecanismos de polinización de nuevas y un número mayor de especies de palmas generará mayor evidencia sobre el grado de especificidad, especialización y mutua dependencia de polinizadores, pero también permitirá entender los mecanismos que conlleva a la formación de frutos, tanto de las especies de palmas que son soporte alimenticio de la fauna del bosque o en aquellas especies donde sus frutos son usados por humanos ya sea como alimento o en los casos donde puede existir potencial económico (Oliveira *et al.*, 2003).

Los estudios de biología reproductiva han aumentado en las últimas décadas para aquellas palmas cuya importancia económica radica en sus frutos (Barfot *et al.*, 2011); inicialmente, la mayoría de estos incluyó palmas cultivadas o especies ampliamente utilizadas (Henderson, 1986; 2002); sin embargo, recientes investigaciones han enfocado una amplia variedad de palmas todas ellas productoras de frutos con potencial económico (Bernal & Ervik, 1996; Listabarth, 1996; Ervik & Feil, 1997; Kűchmeister, 1997; Núñez *et al.*, 2005; Núñez & Rojas 2008; Fava *et al.*, 2011; Núñez & Carreño, 2013; Núñez *et al.*, 2015). A pesar de los importantes aportes hechos por varios estudios en este tema (Fava *et al.*, 2011; Cifuentes *et al.*, 2010; Lara *et al.*, 2017) a la fecha no registran estudios de este tipo en *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.

Por lo anterior, este proyecto buscó abordar las siguientes preguntas: ¿Cuál es la duración de los eventos reproductivos de estas dos especies? ¿Cuál es el tiempo de desarrollo de las

estructuras reproductivas de estas especies? ¿Los eventos fenológicos ocurren de manera sincrónica para estas especies simpátricas?, ¿alcanzan estas palmas un éxito reproductivo eficiente? Responder a estas preguntas nos permitirá aceptar la hipótesis planteada para este trabajo que consiste en sí los patrones reproductivos, los eventos fenológicos y los polinizadores de las especies en estudio son similares a los de sus congéneres obedeciendo a rasgos evolutivos.



## 2. MARCO REFERENCIAL

Arecaceae es una familia de plantas con 200 géneros y unas 2400 especies aproximadamente, que se distribuyen con mayor representatividad en zonas tropicales y subtropicales (Baker *et al.*, 2011). Está dividida en cinco subfamilias: Calamoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae, Arecoideae y Nypoidae (Dransfield *et al.* 2008). Dieciocho géneros son endémicos de América del Sur y algunos se destacan por su alto número de especies: *Geonoma* (69 spp.), *Bactris* (61 spp.), *Attalea* (56 spp.), *Astrocaryum* (39 spp.), *Syagrus* (35 spp.). En total, el continente suramericano contiene 459 especies que representan 50 géneros (Henderson *et al.* 1995), destacando a Colombia en el tercer país más rico en palmas en el mundo después de Malasia y Brasil, con 44 géneros y 231 especies (Galeano & Bernal, 2010).

### 2.1 Polinización en palmas

Los primeros estudios sobre la biología floral de las palmas indicaron que la polinización ocurría principalmente por viento, mecanismo conocido como anemofilia (Meeuse, 1972). Estudios posteriores han sugerido que la entomofilia es uno de los mecanismos más importante en la polinización de este grupo (Henderson, 1986; Silberbauer-Gottsberge, 1990). Recientemente, Barfod *et al.*, (2011) han encontrado en más de 60 estudios publicados en los últimos 25 años que el 29% de las especies de palmas son polinizadas por pequeños escarabajos, 26% por abejas, 8% por mosca, 7% polinizadas por el viento, y el 3% por mamíferos. De esta manera, en la polinización en palmas se evidencia una gran diversidad en cuanto a los mecanismos, pero tres son los dominantes: cantarofilia (polinización por coleópteros), melitofilia (polinización por abejas) y miofilia (polinización por moscas) (Henderson, 2002; Barfod *et al.*, 2011).

La polinización por cada uno de estos grupos está acompañada por una serie combinada de caracteres morfológicos, fenológicos y de biología floral que reflejan adaptaciones reproductivas de las flores e inflorescencias a los polinizadores (Silberbauer-Gottsberger, 1990). En el caso de los coleópteros se asocia con inflorescencias protóginas, anthesis nocturna, termogénesis, producción y liberación de aromas fuertes y permanentes, flores de coloración clara y en anthesis

desde el mismo momento de la apertura floral, polen como principal recompensa, ausencia de nectarios (Henderson, 1986, Silberbauer-Gottsberger, 1990, Mendes *et al.*, 2016).

Especies de las familias Nitidulidae (Mystropini) y Curculionidae (Derelomini - Coleoptera), son los dos grupos más frecuentes en la polinización de palmas neotropicales (Henderson, 1986; 2002). La asociación y dependencia mutua entre estos grupos de insectos con las palmas es de una alta especialización, ya que los insectos realizan su ciclo o parte de él exclusivamente en las flores y la palma depende de ellos para el flujo de polen y fertilización de sus flores (Núñez *et al.*, 2005; Núñez & Rojas, 2008).

La polinización por abejas (melitofilia) está asociada a inflorescencias protandras, flores que producen néctar, se desarrollan días después de la apertura de la bráctea o se desarrollan sobre raquillas, pocos estambres, producción y liberación de olor dulce (Silberbauer-Gottsberger, 1990). Las abejas del género *Trigona* (Meliponinae) con frecuencia llegan en búsqueda de néctar y también recolectan polen de las flores, convirtiéndose en el grupo de mayor participación en la polinización (Henderson, 1986; Silberbauer-Gottsberger, 1990; Listabarth, 2001).

En el caso de la polinización por moscas (Miofilía) se asocia con inflorescencias protandras, flores que producen néctar, pocos estambres y producción y liberación de olor simulando materia en descomposición (Henderson, 2002; Silberbauer-Gottsberger, 1990). Las moscas son atraídas por las flores de palmas a menudo por el néctar y sitios de ovoposición debido a que sus larvas son fitófagas o saprófagas (Barfod *et al.*, 2011).

## **2.2 Especies estudiadas**

### **2.2.1 *Bactris guineensis*, la palma de corozo o corozo de lata.**

*Bactris guineensis* fue descrita por (L) H.E. Moore (1963) con hábito de crecimiento de tipo cespitoso, formando grandes grupos o colonias de tallos denominados macollas que pueden ir hasta más de 100 tallos espinosos (figura 1) (Henderson *et al.*, 1995), los tallos alcanzan una altura entre 1 – 4 m. y entre 1,5 – 3 cm de diámetro altura pecho. Presenta entre 5 – 11 hojas

pinnadas; raquis 20- 82 cm de largo, pinnas 19-42 a cada lado, dispuestas en grupos de 2- 9 separados por espacios pequeños e insertas casi en el mismo plano (Galeano & Bernal, 2010). Presenta inflorescencias interfoliares, pedúnculo hasta de 20 cm de largo, recto a levemente curvado, con indumento marrón y a veces con espinas; espata hasta 35 cm de largo con indumento marrón - ferrugíneo caedizo y con espinitas amarillentas esparcidas; raquis 2 – 10 cm de largo, con 11-30 raquilas delgadas, de 8 – 15 cm de largo. Frutos esféricos y achatados, mesocarpo jugoso, agridulce; endocarpo con muchas fibras (Galeano & Bernal, 2010).



**Figura 1:** Hábito de crecimiento tipo cespitoso de *B. guineensis* formando grupos o colonias denominados macollas.

*B. guineensis* crece en zonas secas a menudo inundables desde la costa Pacífica de Nicaragua y del caribe de países centroamericanos como Honduras, Costa Rica, Panamá, y del norte de Colombia y Venezuela, preferencialmente en altitudes inferiores a 300 metros en bosques deciduos o áreas abiertas con alto grado de perturbación antrópica (Henderson, 2000; Galeano & Bernal, 2010).

El corozo de lata es considerado la palma frutal más importante para la región del Caribe colombiano, que produce jugosos frutos morados muy apreciados por su delicioso sabor y por sus reputadas cualidades nutricionales, y con un amplio comercio a nivel local y regional (Casas,

2008). Otra característica nutricional importante de sus frutos es la presencia de antioxidantes tipo antocianinas, vitaminas de los grupos A, B, C y E, además de micronutrientes tales como magnesio, calcio y hierro (Rojano *et al.*, 2012).

Esta palma es uno de los productos forestales no maderables más importantes de la región Caribe (Galeano, 2013), y su uso no solo se limita al consumo de sus frutos como alimento, pues en las comunidades locales, frecuentemente se observa el uso del estipe en la construcción de viviendas típicas empleado como soporte de los techos y paredes, también sirve como cercas o corrales para la cría de especies menores; además, tanto el estipe como las semillas son empleados en la elaboración de instrumentos musicales, muebles y otras artesanías, así también sus hojas son utilizadas para la construcción de techos de las casuchas temporales que sirven para tomar tiempos de descanso durante las faenas de trabajo en el campo (Casas *et al.*, 2013).

### **2.2.2 *Sabal mauritiiformis*, palma amarga o palmito.**

*S. mauritiiformis* ((Karsten) Grisebach y H. Wendland), es una palma de tallo solitario que alcanza una altura hasta de 25 metros, crece en zonas que van desde 0 hasta 400 metros sobre el nivel del mar (Zona, 1990; Henderson *et al.*, 1995); encontrándose en las tierras bajas del Caribe, desde el Darién hasta el sur de la Guajira y por el sur a través del centro de Córdoba (alrededores de Planeta Rica), Bolívar y Cesar. No obstante, se presentan pequeñas poblaciones aisladas en el valle del Cauca, en el Alto Magdalena en Cundinamarca y Tolima (Galeano & Bernal, 2010).

*Sabal mauritiiformis* es una planta importante económicamente debido al uso y comercio que se hace de las hojas para techar viviendas típicas, kioscos y construcciones de uso turístico (Ramp, 1989; Zona 1990; Pérez & Rebollar, 2003; Cudesac - Carsucre 2007; Andrade & Galeano, 2016). La extracción y comercio de las hojas de palma amarga la convierten en uno de los recursos forestales no maderables más ampliamente utilizado en la región Caribe colombiana (Andrade & Galeano, 2016); Galeano & Bernal (2010) la categorizaron como no amenazada.

En el Departamento de Sucre es una de las palmas más abundantes, y la comercialización de las hojas genera alrededor de \$ 1.066.780.000 COP (Brieva *et al.*, 2008), además del uso de las

hojas, también se utilizan los estipes empleándose como postes, canales y cercados de corrales para la cría de especies menores (Cudesac - Carsucre 2007, Andrade & Galeano, 2016); por lo que este recurso representa un valor económico, cultural y ambiental no solo para el departamento de Sucre sino también para toda la región Caribe colombiana.

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1 Objetivo general**

Caracterizar la fenología floral y ecología de la polinización para *Bactris guineensis* y *Sabal mauritiiformis* en dos agroecosistemas del municipio de Sincelejo, Sucre.

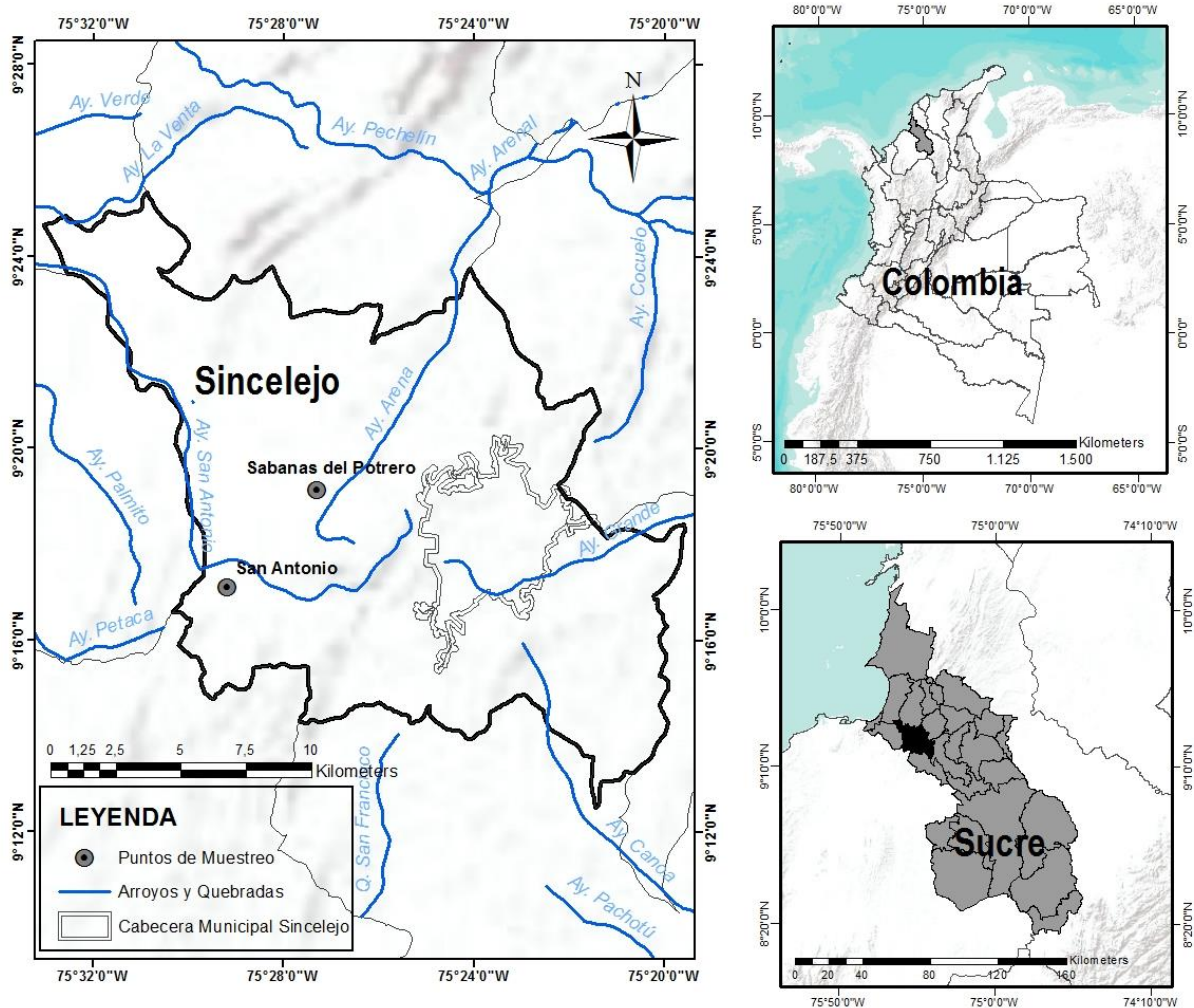
#### **3.2 Objetivos específicos**

1. Describir la fenología y el éxito reproductivo de *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.
2. Caracterizar la entomofauna asociada a la floración y su papel en la formación de frutos en *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.

## 4. METODOLOGÍA

### 4.1 Área de estudio

El estudio se realizó dos sitios en el municipio de Sincelejo, departamento de Sucre- costa Caribe colombiana que se encuentran distanciados por 6 km. El primer sitio está ubicado en la Finca La Pastora, pertenece al corregimiento San Antonio, se encuentra a una altitud de 98 msnm, en este sitio está presente la población de *B. guineensis*. El segundo es la Finca La Flojera ubicada en la vereda Sabanas del Potrero, a una altitud de 212 msnm., en esta se encuentra la población de *S. mauritiiformis* (Figura 2).



**Figura 2.** Ubicación del área de estudio.

La zona se caracteriza por presentar un promedio anual de precipitación para los tres años de estudio de 1412,8 mm (año 2013:1838mm; año 2014:1177,5 mm y año 2015: 1223 mm), la humedad relativa de 77% y una temperatura media anual de 27°C (IDEAM, 2016). El régimen de lluvia es bimodal, al corto período de lluvias del primer semestre, le sigue un breve período seco en los meses de junio y julio; en el segundo semestre del año se presenta la mayor cantidad de precipitación pluvial (IDEAM, 2016).

Ambos sitios se caracterizan por ser predominantemente agroecosistemas con área de cultivos, rastrojos y extensas áreas de pastizales; sin embargo, existe en cada uno de los sitios de muestreo, un relicto de vegetación secundaria. Por la fuerte intervención humana a este sistema ambiental se le conoce como sabanas antrópicas, con predominio del paisaje de lomerío (CARSUCRE, 2007). Para la selección de los sitios de muestreos se tuvo en cuenta dos criterios, el primero obedeció a una información preliminar que indica que los sitios presentan poblaciones maduras y estables de estas dos especies y como segundo criterio se tuvo en cuenta la disponibilidad de terrenos ( $\geq$  a 1 hectárea) con poblaciones naturales (Galeano *et al.*, 2010).

Por otra parte, la vegetación en los dos sitios de muestreo está conformada principalmente por Bosque seco tropical según Holdridge (1967). La finca La flojera tiene una extensión aproximada de 18 hectáreas, en donde aproximadamente el 70% se encuentra representado por cobertura de *S. mauritiiformis* y el 30% restantes está compuesto de especie vegetales como *Cedrela odorata* (Linnaeus), *Mangifera indica* (Linnaeus), *Anacardium excelsum* (Bertero & Balb. ex Kunth), *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.), *Guazuma ulmifolia* (Lam), *Piptadenia pitteri* (Harms), *Astronium graveolens* (Jacq.), *Manilkara zapota* (L. Royen), *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav. Oken) entre otros.

La finca La Pastora tiene una extensión de 257 hectáreas, se observan amplias áreas de cultivos de *Manihot esculenta* (Crantz), *Zea mays* (Linnaeus), *Musa* sp. (Linnaeus) y diferentes variedades de *Dioscorea* (Linnaeus); además se encuentran establecidas 6 hectáreas de cultivos permanentes en arreglos agroforestales con especies frutales como *Coco nucifera* (Linnaeus), *Musa* spp., y frutales tales como *M. indica*, *Psidium guajaba* (Linnaeus), varias especies del género *Citrus* spp. También se encuentran otras plantaciones forestales comerciales con especies

como *Tabebuia rosea* (Bertol. Bertero ex A.DC.), *Pachira quinata* (Jacq. W.S. Alverson), *Swietenia macrophylla* (King), *C. alliodora* y *C. gerascanthus*) y *C. odorata*. Adicionalmente, encontramos una vegetación nativa conformada por especies como *G. ulmifolia*, *P. pitteri*, *A. graveolens*, *S. mauritiiformis*, *B. major*, *A. butyracea*, *Lecythis minor* (Jacq.) (Obs. Pers.).

## 4.2 Métodos

### 4.2.1 Morfología vegetativa y reproductiva

Para estimar el número de parcelas permanentes, individuos (tallos solitarios o macollas) e inflorescencias a registrar en cada uno de los muestreos, se utilizó la fórmula citada por Peters (1996):

$$n = \frac{S^2}{D^2x^2}$$

Donde N = número de unidades de muestreo;  $S^2$  = varianza estimada de la población o individuo; D = error estándar que se aceptó en el estudio (0,1); x = Valor promedio estimado de la muestra. Para determinar estos valores se hicieron pre-muestreos.

#### 4.2.1.1 Morfología vegetativa y reproductiva para *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.

Para registrar los valores de los caracteres vegetativos y reproductivos en las macollas de *B. guineensis* y cuantificar la producción en biomasa de frutos por área (hectárea) se establecieron cinco parcelas permanentes de 50 x 40 m (sumando el área de las cinco parcelas se alcanza a cubrir una hectárea de muestreo), las parcelas se encontraban separadas por al menos 500 metros, lo anterior considerando lo mencionado por Galeano *et. al.*, (2013) quienes sugieren que las parcelas que se establezcan para un estudio de abundancia de palmas no deben ser contiguas, además estos autores indican que una unidad de muestreo de 1000 m<sup>2</sup> puede ser suficiente en la mayoría de los casos.



Para determinar el promedio de macollas por unidad de área, se marcaron y contaron todas las macollas encontradas en cada parcela, en cada parcela se seleccionaron aleatoriamente 6 macollas, para un total de 30 macollas, y a cada una de estas se le tomaron las siguientes medidas y conteos: Se contó número total de tallos para cada macolla, para obtener el porcentaje de tallos reproductivos por macolla se contó el número de tallos con estructuras reproductivas en cada periodo (Galeano *et. al.*, 2010).

Adicionalmente, en cada macolla se seleccionaron aleatoriamente 30 tallos en los que se registró el número de hojas, el número de inflorescencias por tallo, se les midió el diámetro altura pecho y la altura de las inflorescencias (Galeano *et. al.*, 2010). Para el registro de la morfología de las estructuras reproductivas se siguió la metodología propuesta por Núñez & Rojas (2008), para esto se recolectaron 30 inflorescencias en las cuales se midió la longitud del raquis, la longitud de 163 raquillas, la longitud de flores masculinas y femeninas; se contó el número de raquillas por inflorescencias y el número de flores masculinas y femeninas por inflorescencia.

Para *S. mauritiiformis* los caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos se registraron a partir de 110 individuos adultos reproductivos, en cada uno de ellos se registró la altura de los individuos, número de hojas por tallo, la altura entre el suelo y las inflorescencias, el número de inflorescencias por tallo y se le hizo seguimiento al número de hojas producidas anualmente después de cada cosecha de hojas (Galeano *et. al.*, 2010). Se describieron los caracteres morfológicos reproductivos de 22 inflorescencias cortadas de 17 individuos. De cada inflorescencia se midió longitud total, se contó el número de raquillas por inflorescencia, el número de flores por raquilla y se estimó el número total de flores por inflorescencia, multiplicando el número de flores de cada raquilla por el promedio de raquillas contadas en 22 inflorescencias. Se midieron y describieron las flores y se contó el número de granos de polen por anteras, con el promedio de los granos de polen por antera y el promedio de flores por inflorescencias se estimó el número total de granos de polen por flor e inflorescencia.

#### **4.2.1.2 Desarrollo de la inflorescencia de *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.**

Para determinar el tiempo y las fases de desarrollo de las inflorescencias se tuvo en cuenta la metodología planteada por Cifuentes *et. al.*, (2010), se marcaron 320 inflorescencias de 30 macollas en *B. guineensis* mientras que para *S. mauritiiformis* 153 inflorescencias de 62 individuos. Asimismo, se realizaron seguimientos semanales consecutivamente durante 8 semanas, para observar los cambios morfológicos en cada inflorescencia, desde la emergencia de las brácteas pedunculares o el prófalo hasta la caída de frutos de los racimos. Se registró cada cambio y el tiempo que tarda cada fase, y se generó un diagrama de fenofases de las inflorescencias en cada especie.

#### **4.2.2 Fenología reproductiva de *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.**

Autores como Galeano *et. al.*, (2010) indican que para hacer seguimiento de la fenología de una palma se marcan de manera permanente por lo menos 30 individuos escogidos preferiblemente de forma aleatoria y se registran los cambios mediante observaciones que se realizan cada 2-6 meses. Teniendo en cuenta lo anterior, se realizó el seguimiento fenológico reproductivo en 30 macollas de corozo de lata con tallos reproductivos durante dos años consecutivos (2013-2014), mientras que para *S. mauritiiformis*, las observaciones se realizaron entre enero de 2013 y diciembre de 2015 sobre 400 individuos marcados.

Para ambas especies las observaciones se realizaron cada quince días, con el fin de determinar el ritmo anual de floración a nivel de la población, se registraron mensualmente la formación de yemas, inflorescencias que entraron en anthesis e infrutescencia, y el número de estructuras que aparecieron en un periodo reproductivo. Para acceder a las inflorescencias y registrar su estado y sus cambios, se realizaron observaciones desde el suelo utilizando binoculares (Vitacom Zoom MC 10-50 x 30), en *S. mauritiiformis* se utilizaron escaleras metálicas de 6 metros, se construyeron andamios para acceder a las flores y poder realizar observaciones permanentes.

#### **4.2.3 Biología floral de *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.**

Se hizo el seguimiento del desarrollo de botones florales previamente marcados en 30 inflorescencias de cada especie y de las flores abiertas, mediante observaciones directas a intervalos regulares de tiempo cada 8 horas durante quince días seguidos. Para cada una de las especies se registraron la duración de la floración por inflorescencia, la dirección, el ritmo diario de antesis de los botones florales (Núñez & Rojas, 2008).

A nivel de la flor, se registraron la hora de antesis, la longevidad floral, el patrón de floración y la duración de la receptividad estigmática, y la presentación del polen. La receptividad estigmática se evaluó de tres maneras. (1) Observación directa de la emergencia de estigmas, (2) cambios de coloración y presencia de exudados y (3) indicación de presencia de peroxidasa a través de pruebas con peróxido de hidrógeno (Kearns & Inouye, 1993) los cuales se aplicaron cada 6 horas y durante toda la fase femenina. Se evaluó la viabilidad de polen de 10 inflorescencias de 10 individuos para ambas especies, para esto se siguió la metodología propuesta por (Núñez & Rojas, 2008). El polen fue puesto a germinar en una solución de sacarosa al 25% previamente evaluada, desde la hora de la dehiscencia de las anteras hasta pasadas 60 horas. Realizamos la siembra de polen cada cuatro horas en tres replicas.

En inflorescencias cubiertas con espatas como en *B. guineensis* ocurren cambios de temperatura en las fases reproductivas (masculina y femenina), se midió la temperatura antes y durante estos eventos, midiendo sobre 15 inflorescencias para cada fase; para esto se utilizó un termómetro digital marca Cox Technologies, Inc. Brand.

#### **4.2.4 Sistema reproductivo de *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.**

Para determinar el sistema reproductivo se realizaron polinizaciones controladas sobre 6 inflorescencias para cinco tratamientos diferentes en *S. mauritiiformis* y cuatro tratamientos en *B. guineensis* la diferencia en el número de tratamientos obedece a que *S. mauritiiformis* presenta flores hermafroditas (tabla 1); para cada tratamiento se tomaron 320 flores en *B. guineensis* y 500 flores para *S. mauritiiformis*. (1) Apomixis (AP): se aislaron las inflorescencias que por su

aspecto estaban pronto para abrir y cuando entraron en antesis se retiraron las flores masculinas o se emascularon las flores hermafroditas (*S. mauritiiformis*) y luego se volvieron a embolsar para evitar la llegada de insectos. (2) Autopolinización natural: se embolsaron yemas antes de la llegada de insectos, y se mantuvieron en esta condición hasta que las flores masculinas se cayeron hasta el fondo de la bolsa, es decir cerca de 28 horas después de abiertas las espatas. En *S. mauritiiformis*, solo se aislaron hasta después de 60 horas. (3) Autopolinización de tipo geitonigamia, este tipo de polinización se hace empleando polen proveniente de mismo individuo, para ambas especies ver tabla 1. (4) Polinización cruzada (PC), para este tratamiento se llevó polen de un individuo distinto hasta la flor femenina de otro. (5) Polinización abierta, este consistió en marcar las inflorescencias y hacer seguimiento hasta que se formaran y maduraran los frutos (Núñez & Rojas, 2008).

En todos los casos excepto para las polinizaciones naturales las flores se aislaron con bolsas de papel Kraft blanco de 60 gr. cuyo lado interno se encontraba laminado con 23 gr. de parafina. Se realizaron vistas diarias y posteriormente semanales para verificar la formación y el desarrollo de los frutos o posibles abortos. Para cada tratamiento se verificó la formación de frutos formados y se registró el porcentaje de formación de frutos formados. El grado de compatibilidad genética fue evaluado usando el índice de autoincompatibilidad propuesto por Zapata & Arroyo (1978).

**Tabla 1.** Tratamientos para evaluar el sistema reproductivo para *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.

Tratamiento		<i>B. guineensis</i>	<i>S. mauritiiformis</i>
Polinización cruzada		Polen de otro individuo diferente (macolla distinta)	Polen de otro individuo diferente
Apomixis		No aplicación de polen, eliminación de flores masculinas.	No aplicación de polen, eliminación de anteras (emascular).
Polinización control		Inflorescencias expuestas a visitas de insectos, sin ningún tratamiento.	Inflorescencias expuestas a visitas de insectos, sin ningún tratamiento.
Autoincompatibilidad	ACa	Polen de la misma inflorescencia, se encontraba sobre mismo tallo	Polen de distinta flor pero de la misma inflorescencia

		(ramet)	
	ACb	Polen de otro ramet de la misma macolla.	Polen de diferente inflorescencia pero del mismo individuo
	ACc	No aplica.	Polen de la misma flor

Para evaluar el efecto del tratamiento sobre la formación de frutos, se utilizó la prueba de Kruskal- Wallis, dado que los datos no cumplieron con el supuesto de homogeneidad de varianza (prueba de Shapiro Wilks,  $p < 0,05$ ), se utilizó el programa estadístico Infostat versión 2014 (Di Rienzo *et al.*, 2014). La tasa de autoincompatibilidad se evaluó mediante el índice citado por Dafni (1992), para la autogamia se utilizó el promedio entre ellos.

#### 4.2.5 Eficiencia reproductiva

Para evaluar la eficiencia reproductiva natural o aborto de unidades reproductivas se consideró a tres niveles, el número de flores abortadas por inflorescencia, el número de frutos por infrutescencia y el número de yemas o botones florales no desarrollados o abortos, siguiendo la metodología planteada por Galeano *et. al.*, (2010). Para cada especie se escogieron al azar 21 inflorescencias de 21 individuos independientes, se marcaron y se dejó que ocurriera el proceso reproductivo sin ninguna intervención. Comprobada la maduración de los frutos y previo al inicio de la dehiscencia se colectaron las infrutescencias y se procedió a contar frutos formados y abortos a partir de las cicatrices dejadas por cada flor en la raquila, el número de flores se calculó a partir de la suma de frutos formados y abortos. La producción de frutos se obtuvo dividiendo los valores promedios de frutos por infrutescencia y flores por inflorescencia (relación fruto/flor).

#### 4.2.6 Productividad de los frutos de *B. guineensis*.

Con el fin de estimar la productividad expresada en peso total de frutos a nivel de una macolla y por hectárea, se calculó la producción de frutos que llegaron a la fase de maduración en 5 infrutescencias provenientes de 10 individuos en tres años consecutivos entre 2013 y 2015,

para un total de 50 racimos muestreados por año. A cada individuo se le registró: 1. la fecha de cosecha, 2. el número de tallos por macolla, 3. el número de estructuras reproductivas por tallo, 4. el número de frutos para las 50 infrutescencias y 5. el peso de los frutos de las infrutescencias. Los valores de producción de frutos por racimos obtenidos en los muestreos se emplearon junto con el porcentaje de tallos reproductivos de una macolla para estimar la producción de frutos por individuo y por hectárea, asignando los valores respectivos en cada período de medición (Cifuentes *et. al.*, 2010).

#### 4.2.7 Visitantes florales y polinizadores

Se registró la composición de visitantes florales de *B. guineensis* en 42 inflorescencias y de *S. maurittiformis* en 32 inflorescencias, realizando observaciones cada mes por dos años consecutivos. Las recolectas se realizaron embolsando y agitando la inflorescencia para lograr que los insectos cayeran dentro de la bolsa (Núñez-A & Rojas, 2008). Una vez realizadas las recolectas se aplicó alcohol etanol al 70% en el interior de la bolsa para preservar los insectos (Lara, 2011). Posteriormente, se inició el proceso de separación, conteo y determinación taxonómica de los insectos a nivel de morfoespecies, utilizando un estéreo-microscopio (Optoedu A221504C1); estas actividades se realizaron en el laboratorio de biología de la Universidad de La Salle sede Bogotá. Para cada uno de los visitantes se evaluó: abundancia, frecuencia y eficiencia.

**Abundancias.** Se calculó como la suma de las abundancias parciales de cada colecta. Cada una de las especies de visitantes se categorizó de acuerdo con lo propuesto por Núñez-A y Rojas (2008): **muy abundantes** \*\*\* > 500 individuos. **Abundantes** \*\* entre 21 y 449 individuos, **raras** \* entre 5- 20 individuos. **Esporádicos** + entre uno y cuatro individuos.

**Frecuencia.** La frecuencia, expresada en porcentaje, se calculó dividiendo el número de palmas en el que cada especie de visitante fue observado sobre el número total de plantas estudiadas. De acuerdo con lo anterior, se clasificó para los visitantes florales siguiendo las categorías propuestas por Núñez-A y Rojas (2008), así: especies muy frecuentes (FR) cuando están presentes en más del 75% de las capturas, accesorias (AC) presentes entre el 50 y 74 %, ocasionales (OC) presentes entre el 25 y 49 % y esporádicas (ES) presentes en menos del 25 %.

**Eficiencia.** El papel de los visitantes y su eficiencia como polinizadores se evaluó calculando y comparando la importancia relativa de cada especie de insecto en el flujo de polen que realiza en cada palma. Para ello se calculó el índice de valor de importancia de los polinizadores (IVIP) y la importancia relativa de cada polinizador (IRP) asociados a palmas propuesto, el cual evalúa la capacidad de transporte de polen, eficiencia y fidelidad de cada especie de insecto, según la metodología descrita en Núñez-A y Rojas (2008).

$$\text{IVIP} = A * \text{CTP} * C * F * \text{ETP}$$

$$\text{IRP} = \text{IVIP} / \sum \text{IVIP} * 100$$

Donde A= abundancia. CTP= capacidad de transporte de polen (número de granos de polen cargados al salir de la flor en fase masculina). F= fidelidad, calculada como 1/n (N= número de especies de palmas que el insecto visitó en el área de estudio). C= constancia, calculada como frecuencia/flor muestreada. ETP= eficiencia en el transporte de polen (número de granos de polen cargados al llegar en fase femenina).

Con base en los datos arrojados por el IRP, se categorizaron los insectos de la siguiente forma: Polinizadores principales (Pae), aquellos insectos cuya participación fue superior al 10%; copolinizadores (Bae) aquellos insectos que tuvieron una participación entre 5 a 9.9%; polinizadores ocasionales (Poc), aquellos insectos que tuvieron una participación entre 1 a 4.9% y (Nop) sin participación alguna en la polinización.

**Comportamiento.** Se evaluó el comportamiento de los insectos visitantes en 50 inflorescencias de *B. guineensis* y de *S. mauritiformis*, mediante observaciones directas cada 8 horas durante 3 horas seguidas desde la apertura de las flores femeninas hasta la senescencia de las flores masculinas. Se registró la hora de llegada de los visitantes, el tiempo de permanencia y la salida de las inflorescencias, el recurso aprovechado y el contacto con los estigmas como lo describen Núñez y Carreño (2013).

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Morfología vegetativa y reproductiva

#### 5.1.1 Morfología vegetativa y reproductiva de *B. guineensis*

La población de *B. guineensis* en la Finca La Pastora se encuentra conformada aproximadamente por 160 macollas adultas, con una densidad en promedio de 3 por hectárea. La palma de corozo de lata tiene un crecimiento cespitoso (Figura 3A), formando colonias o macollas con un promedio de 327,5 ( $\pm 128,36$ ) estipes o tallos, de los cuales cerca del 12% presentaron estructuras reproductivas. Los tallos tienen una altura entre 2 a 4 metros, un DAP en promedio de 2,82 cm ( $\pm 0,46$ ), cada uno de estos presentó entre 0 a 3 ( $1,17 \pm 0,75$ ) inflorescencias. Las inflorescencias son interfoliare y se exponen a  $3,74 \pm 1,3$  metros del piso; son de color crema y están cubierta por una espata leñosa que tiene espinas en su parte externa (Figura 3B y 3C).

La inflorescencia está constituida por un pedúnculo de  $12,5 \pm 2$  cm de longitud, y un raquis de  $17,3 \pm 4,23$  cm de longitud (Tabla 2). El raquis presenta  $21,6 \pm 5,3$  raquillas (Figura 3C). Cada inflorescencia presenta flores en triadas a lo largo de cada raquilla (Fig. 3D-E). Una raquilla puede contener  $232,5 \pm 78,4$  flores masculinas y  $17,7 \pm 6,45$  flores femeninas. Así, una inflorescencia contiene en promedio  $4261 \pm 2327$  flores masculinas y  $307,45 \pm 216,71$  flores femeninas. Cada flor masculina mide  $0,36 \pm 0,27$  cm de longitud, lleva 6 anteras y cada flor femenina tiene  $0,4 \pm 0,42$  cm de longitud, con un estilo corto (Tabla 2).





**Figura 3.** Hábito de crecimiento y detalle de estructuras reproductivas de *B. guineensis*. A. Hábito cespitoso formando macollas o colonias de tallos, B. Espata, C. Inflorescencia en anthesis, D. Flor femenina con estigmas receptivos, E. Flores masculinas exponiendo polen y F. Infrutescencia con frutos maduros.

**Tabla 2.** Características morfológicas vegetativas y reproductivas de *B. guineensis*.

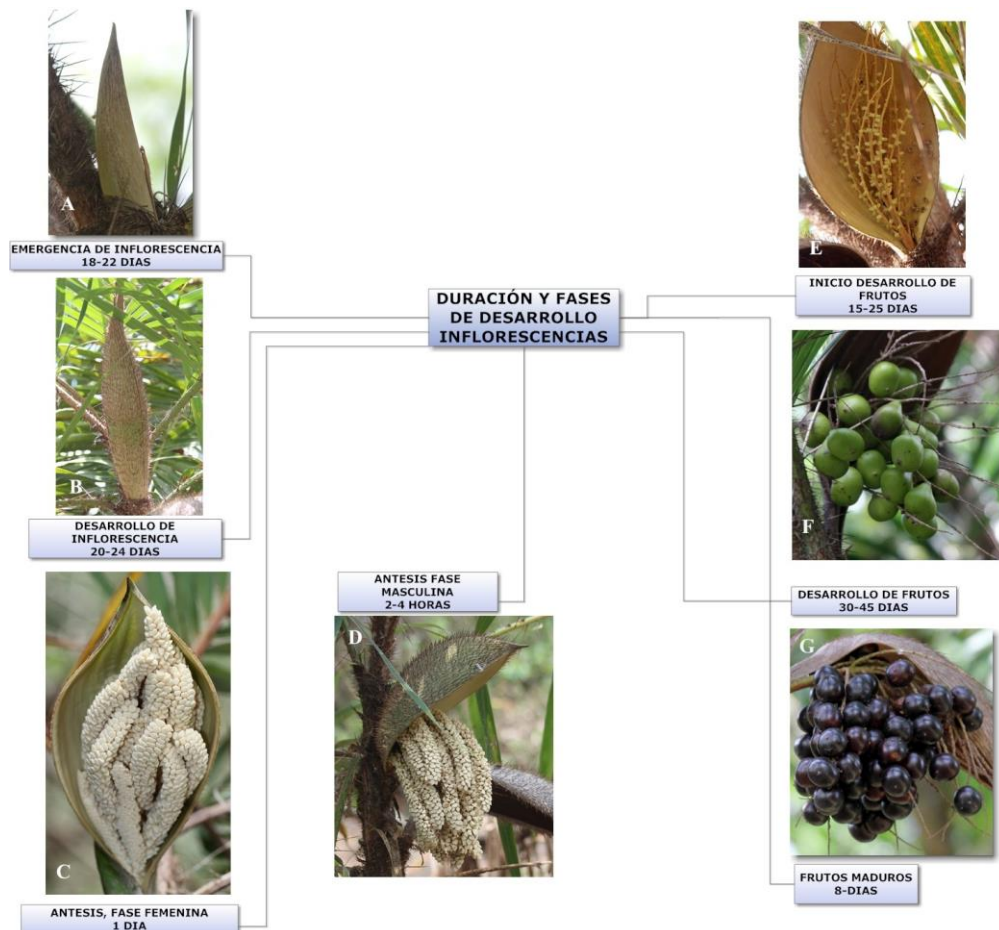
Carácter	(N)	X ± SD
Forma de crecimiento		Cespitoso
Número de tallos por macolla	(30)	327,50 ± 128,36
Número de hojas por tallo	(300)	5,59 ± 1,36
DAP de tallo (cm)	(300)	2,82 ± 0,46
Altura de inflorescencia	(300)	3,74 ± 1,3
Inflorescencias/ tallo	(300)	1,17 ± 0,75
Inflorescencias por macolla	(22)	24,77 ± 19,93
Longitud del Raquis (cm)	(25)	17,34 ± 4,23
Longitud raquillas	(163)	12,7 ± 1,74
Raquilas / inflorescencia	(25)	21,64 ± 5,31
Flores masculinas / raquila	(249)	232,5 ± 78,38
Flores femeninas / raquila	(249)	17,72 ± 6,45
Flores masculina / infloresc.	(25)	4261,54 ± 2327,84
Flores femenina / infloresc.	(180)	307,45 ± 216,71
Tamaño flor masculina (mm)	(73)	3,58 ± 0,27
Tamaño flor femenina (mm)	(73)	4,33 ± 0,42
Apertura de espata	(30)	18:00 – 20:00
Longevidad de inflorescencias / hrs	(30)	25- 32 ± 1,70
Incremento de T °C en fase masculina.	(15)	3,5 ± 1,2
Incremento de T °C en fase femenina.	(15)	4,8 ± 1,8
Polinización		Nocturna

(N) representa el número de individuos, inflorescencia o estructura donde se realizó la medición; X, representa la media y SD la desviación estándar de estos valores.

### 5.1.2 Desarrollo de la inflorescencia de *B. guineensis*

Las inflorescencias de *B. guineensis* pasan por varias etapas de desarrollo iniciando desde la emergencia de la espata hasta cuando han cumplido su función reproductiva, que es dispersar los frutos (Figura 4 A-G). Desde la emergencia de la espata hasta su apertura y por ende la

exposición de las flores femeninas y masculinas es de  $42 \pm 12$  días ( $n = 320$  inflorescencias); inmediatamente la espata abre, ocurre la antesis de las flores femeninas, las cuales permanecen activas hasta por 24 horas. Por su parte, las flores masculinas permanecen inactivas las primeras 24 horas, y solo se activan liberando el polen entre 20 a 24 horas después de la apertura de la espata quedando activas por un corto periodo de tiempo entre 2 a 4 horas, al transcurrir este tiempo todas las flores masculinas caen desde la inflorescencia quedando solo las flores femeninas fecundadas.



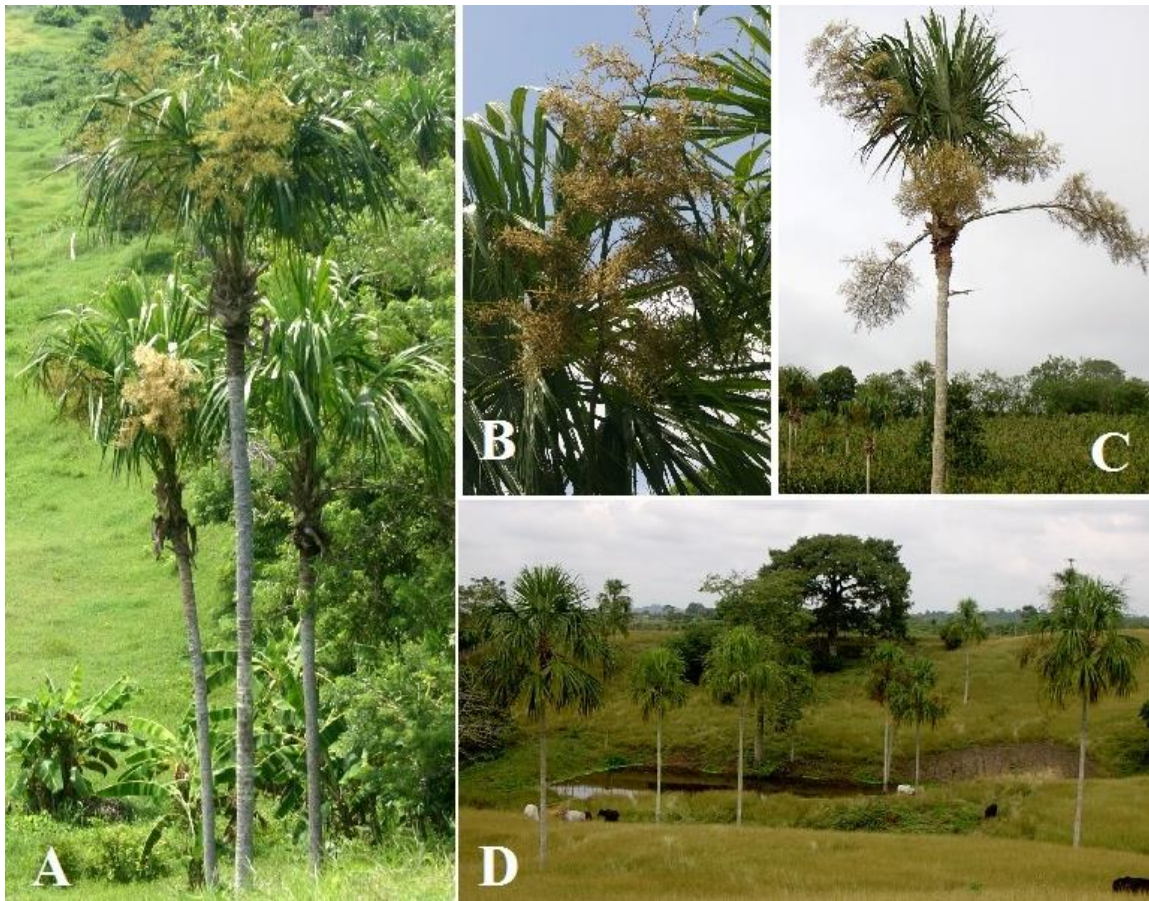
**Figura 4.** Fases de desarrollo de una inflorescencia de *B. guineensis*. A. Emergencia o salida de la espata. B. Desarrollo de la inflorescencia. C. Antesis femenina. D. Antesis masculina. E. Inicio de desarrollo de frutos inmaduros. F. Desarrollo de frutos. G. Infrutescencia con frutos maduros.

La formación y desarrollo de los frutos pueden tardar entre 45 y 70 días (n=280 infrutescencias) (figura 4 E-F), es decir, desde la fecundación de las flores femeninas hasta cuando todos los frutos en un racimo son totalmente maduros evidenciado por su color rojo intenso; por último, desde que inicia la madurez de los frutos hasta que comienzan a caer al suelo este evento puede tardar entre 4 a 8 días (Figura 4G).

### **5.1.3 Morfología vegetativa y reproductiva *S. mauritiiformis***

La palma amarga es de tallo delgado que alcanzó alturas desde 1,4 hasta 21 m de altura ( $9,7 \pm 4,14$ ), presenta en promedio 12 hojas después de 11 meses de haber sido cosechada sus hojas, es decir, produce una hoja mensualmente. Las inflorescencias son interfoliales, paniculadas, con raquillas que se encuentran repetidamente bifurcadas en ramas de cero hasta quinto orden (Figura 5 A-D) y con una longitud promedio de 2,5 metros ( $\pm 0,40$ ).

Cada inflorescencia presenta en promedio 18 raquillas de primer orden ( $\pm 2,68$ ), cada una de estas raquillas presenta en promedio 8302,32 flores hermafroditas solitarias ( $\pm 4716,9$ ) y una inflorescencia puede presentar en promedio 81778,23 ( $\pm 41991,54$ ) (Tabla 3). Las inflorescencias son ascendentes al inicio de la floración, pero descendentes cuando presentan los frutos (Fig. 6 B-C). Los frutos son esféricos a ovoides, tienen un diámetro de 8,8 a 11 mm y 8,5 a 11 mm, son de color marrón cuando alcanzan la madurez y tienen una sola semilla la cual es esférica.



**Figura 5.** Hábito de crecimiento y estructuras reproductivas de *S. mauritiiformis*. A. Hábito de crecimiento con estipe solitario, B -C. Inflorescencia interfoliares, D. *S. mauritiiformis* en zonas de potreros.

**Tabla 3.** Características morfológicas vegetativas y reproductivas de *S. mauritiiformis*.

<b>Carácter</b>	<b>(N)</b>	<b>X ± SD</b>
Forma de crecimiento		Tallo solitario
Número de hojas por tallo	(110)	12,45 ± 1,59
Altura de inflorescencia	(110)	9,73 ± 4,14
Inflorescencias/ tallo	(110)	5,27 ± 1,89
Longitud del Raquis	(22)	2,55 ± 0,40
Longitud raquillas	(22)	49,7 ± 8,18
Raquilas de 1° orden /inflorescencia	(48)	18,41 ± 2,68
Flores / raquila	(22)	8302,32 ± 4716,9
Flores / inflorescencias	(22)	81778,23 ± 41991,54
Tamaño flor femenina (mm)	(50)	4,01 ± 0,33
Polinización		Diurna

(N) representa el número de individuos, inflorescencia o estructura donde se realizó la medición; X, representa la media y SD la desviación estándar de estos valores.

#### **5.1.4 Desarrollo de la inflorescencia de *S. mauritiiformis***

En una inflorescencia de *S. mauritiiformis* se determinaron cinco fases de desarrollo las cuales experimentan notorios cambios morfológicos. 1. Fase de elongación del prófalo (Fig. 6A). 2. Salida de raquillas (Fig. 6B) 3. Exposición de botones florales (Fig. 6C-D) 4. Fase de antesis o floración (Fig. 6F-G), 5. Producción de frutos (Fig. 6 H-I). El tiempo de desarrollo de una inflorescencia desde que inicia la emergencia del prófalo hasta la caída de los frutos maduros puede tardar entre 4 a 5 meses (Tabla 4).



**Figura 6.** Fases de desarrollo de una inflorescencia de *S. mauritiiformis*. A. Elongación del prófalo. B. Salida de las raquillas. C- D. Exposición de botones florales. F-H. Fase de antesis o floración. I. Infrutescencia con frutos maduros.

**Tabla 4.** Tiempos de duración de cada fase de desarrollo que ocurre en una inflorescencia de *S. mauritiiformis*.

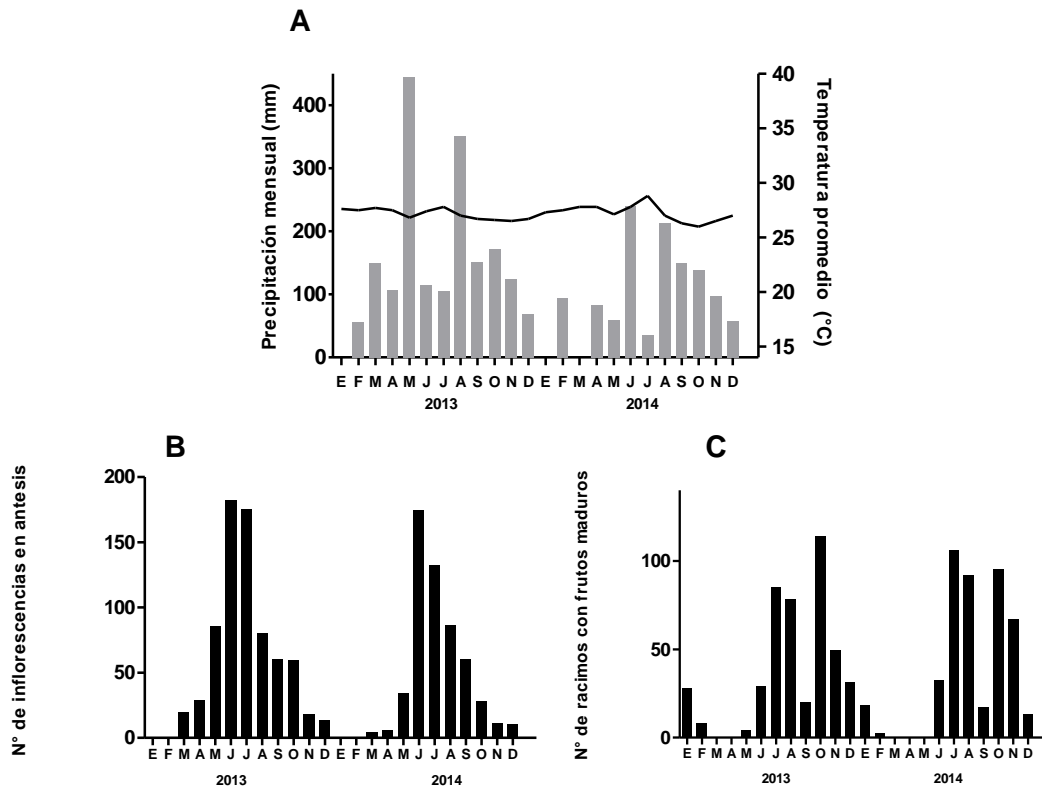
Fase de desarrollo de la inflorescencia.	X ± DS (días)	Rango (días)	n
1. Elongación del prófalo	31,13 ± 5,90	20 – 48	45
2. Salida de raquillas	16,54 ± 3,64	14 – 31	106
3. Exposición de botones florales	20,83 ± 5,14	13 – 32	106
4. Antesis	13,478 ± 2,32	9 – 20	23
5. Producción de frutos	63,60 ± 7,69	40 – 78	45

X = media, ± DS = desviación estándar, rango en días, n = # de inflorescencias observadas.

## 5.2 Fenología de *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*

### 5.2.1 Fenología reproductiva poblacional *B. guineensis*

La floración a nivel poblacional de *B. guineensis* es sincrónica, encontrándose entre los meses de mayo a junio cerca del 92% de las macollas con tallos que presentan inflorescencias en antesis (Figura 7B), pero a nivel de macolla es asincrónica dado que se encontró en ese mismo periodo solo el 12% de los tallos por macolla con una inflorescencia en antesis. Durante este extenso periodo de floración se observan dos picos uno mayor entre junio y julio y el menor entre agosto y septiembre para cada año (Figura 7A-C).

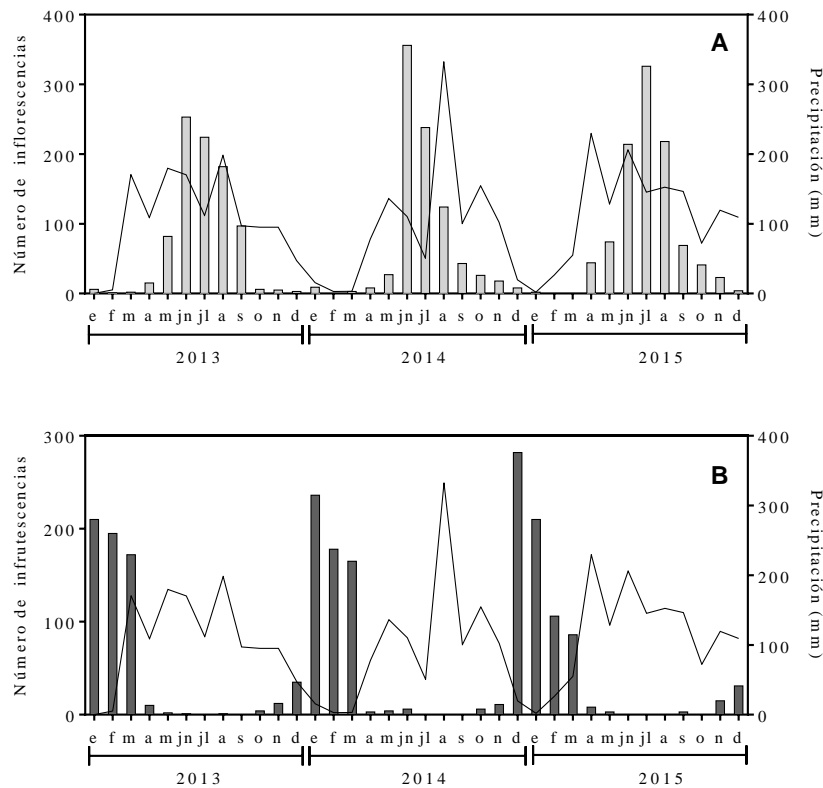


**Figura 7.** A. Variables climáticas en la Finca La Pastora período 2013 – 2014. B. Proporción mensual de inflorescencias en antesis de la población de *B. guineensis*. C. Proporción mensual de racimos maduros.



### 5.2.2 Fenología reproductiva poblacional de *S. mauritiiformis*

A nivel poblacional, la floración de *S. mauritiiformis* empieza a finales del mes de mayo extendiéndose hasta el mes de noviembre, se presenta un pico entre junio y agosto (Figura 8), período durante el cual cerca del 85 % de los individuos presentan por lo menos una inflorescencia en antesis. Sin embargo, entre septiembre y noviembre solo florecen alrededor del 13,8% de los individuos, disminuyendo así considerablemente la floración a nivel poblacional. Para el resto de los meses (enero- abril), se encuentran esporádicamente pocos individuos en antesis (Figura 8B).

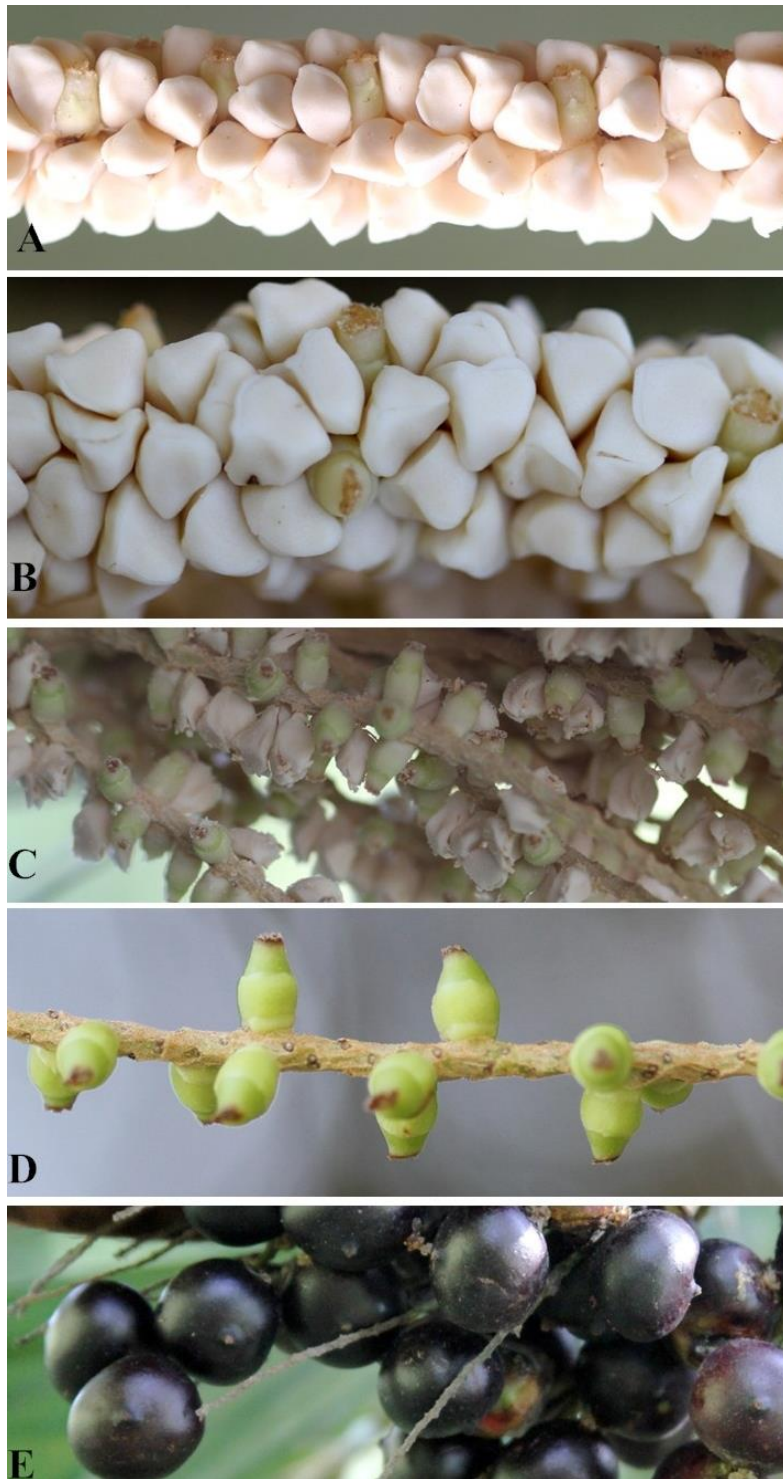


**Figura 8.** Comportamiento de la fenología reproductiva de *S. mauritiiformis* en tres periodos reproductivos (2013 a 2015). a. Producción mensual inflorescencias en la población. b. Producción mensual de infrutescencias en la población.

### 5.2.3 Biología floral

*B. guineensis* es una palma con floración nocturna que se extiende hasta 24 horas en fase femenina y de 2 a 4 horas en la fase masculina. La espata que guarda las flores masculinas y femeninas durante su desarrollo abre entre las 18:00 y las 19:00, iniciando con una abertura longitudinal exponiendo las flores una vez abierta (figura 9A). Desde ese momento las flores femeninas se encuentran activas con estigmas receptivos; la prueba con peróxido de hidrógeno dio positiva hasta 12 horas después, evidenciándose en un burbujeo constante y abundante. Sin embargo, de manera natural y expuestas al contacto con los visitantes, pasadas las primeras 4 horas sus estigmas cambian de color crema a marrón, evidencia que ya ha ocurrido la polinización al entrar en contacto con aquellos visitantes nocturnos (figura 9B).

Las flores masculinas abren hacia las 18:00 del día siguiente, pueden exponer el polen desde ese mismo momento o también puede ocurrir una hora después de abiertas (figura 9C). De las 30 inflorescencias que se siguieron 26 entraron en fase masculina, exponiendo el polen el 100% de sus flores, ocurriendo entre las 18:00 y las 20:00 horas; seguidamente caían todas las flores y para las 00:00 en todas las inflorescencias ya no había flores masculinas. Sin embargo, para cuatro inflorescencias entre el 50 y 30% de sus flores masculinas no expusieron el polen y entraron en antesis 24 horas después, pero a la misma hora del siguiente día, es decir, cerca de las 18:00 horas del tercer día; extendiéndose de esta manera la fase masculina para estas inflorescencias hasta 24 horas.

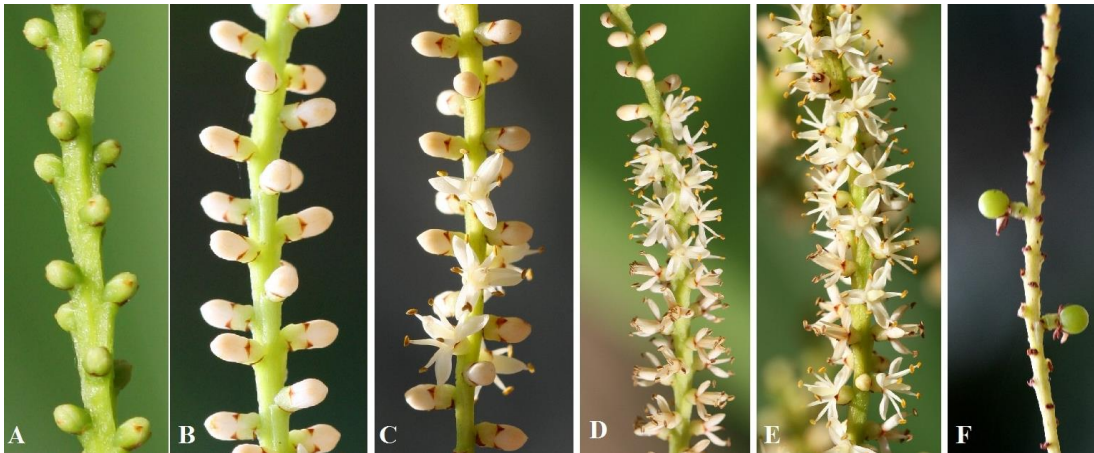


**Figura 9.** Fases florales de una inflorescencia e infrutescencia de *B. guineensis*. A. Flores femeninas receptoras, B. Final receptividad flores femeninas y botones flores masculinas, C. Fase masculina, D. Caída flores masculinas y flores femeninas fecundadas, E. Frutos maduros.

#### 5.2.4 Biología floral de *S. mauritiiformis*

Un individuo de *S. mauritiiformis* en estado reproductivo puede presentar entre una y nueve inflorescencias que pueden estar en distintos grados de desarrollo. Una inflorescencia permanece en antesis en promedio 16 días, alcanzando el pico de floración en promedio al octavo día. De esta manera un individuo puede permanecer hasta casi 5 meses en antesis, dependiendo el número de inflorescencias que presente.

En la inflorescencia la apertura de los botones florales es progresiva y ocurre en sentido acropétala, e inician la apertura todos los días en las horas de la madrugada entre 01:00 y 04:00 h. ( $\pm 0,402$  DS,  $n = 6820$  botones florales), la exposición del polen ocurrió entre 06:30 y las 07:30 (Figura 10A- F).



**Figura 10.** Desarrollo en detalle de las estructuras reproductivas de *S. mauritiiformis* en diferentes grados de formación. A. Yemas en formación. B. Yemas pre-antesis. C-E. Antesis florales para algunas yemas en la raquila. F. Frutos en desarrollo.

Los estigmas a la hora de la apertura floral son secos y de color verde claro y permanecieron así las primeras ocho horas post-antesis, es decir, hasta las 09:00; después de este tiempo, se observa que la superficie estigmática se encuentra humedecida, y que su color ha cambiado a

blanco. La prueba de receptividad estigmática con peróxido de hidrogeno dio positiva entre las 09:00 y las 13:00h.

Adicionalmente, en las pruebas de polinización controlada realizadas cada cuatro horas después de la apertura floral, el porcentaje de frutos formados entre las 09:00 y las 13:00 alcanzan un 72,7 % con respecto a las flores polinizadas; mientras que en periodos anteriores y posteriores las flores polinizadas que se convierten en frutos no alcanzan a superar el 6%; estos resultados confirman que la palma presenta polinización diurna.

### 5.3 Sistema reproductivo de *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*

El resultado de las polinizaciones controladas demuestra que *B. guineensis* es xenógama estricta y que para la formación de frutos se requiere del movimiento del polen por parte de los polinizadores. Además, la apomixis no ocurre y la geitonogamia a pesar de ocurrir el número de frutos formado por este tratamiento es bajo (6,25%) comparado con el porcentaje de frutos formados en la polinización abierta y la polinización cruzada (80,6% y 90,6% respectivamente ( $T^2= 52,86$ ,  $p < 0,0001$ )) (Tabla 5). Los resultados al aplicar el índice de autoincompatibilidad ( $ISI= 0,069$ ), indica que esta palma es parcialmente autoincompatible.

**Tabla 5.** Evaluación del sistema reproductivo en *B. guineensis*.

<i>Tratamientos</i>	<i>N° de palmas</i> <i>/N° de flores</i>	<i>N° de frutos/</i> <i>%frutos formados</i>	Valor de significancia ( $P < 0,0001$ ) $T^2 = 52,86$
<i>Apomixis(A)</i>	6/320	0/0,0	A
<i>Autopolinización</i>	6/320	0/0,0	AB
<i>Geitonogamia</i>	6/320	20/6,25	C
<i>Polinización cruzada</i>	6/320	290/90,6	D
<i>Polinización Abierta</i>	6/320	258/80,6	D

Prueba de Friedman. Las letras distintas indican diferencias significativas entre la categoría estadística a la que pertenecen ( $P < 0,0001$ ).

De las 6 inflorescencias aisladas en *B. guineensis* para evaluar la formación de frutos por autogamia, en ninguna se formó frutos. Las flores femeninas que se aislaron de los visitantes permanecían unidas sobre las raquillas hasta por cinco días, pasado este tiempo caían todas.

Del mismo modo, *S. mauritiiformis* es una palma predominantemente xenógamica, aunque también puede presentar autogamia; si bien el valor del índice de autoincompatibilidad de 0,14 confirma que la especie en su mayor parte es autoincompatible. El número de frutos formados por alogamia (78,6 %) fue significativamente mayor que los formados por autogamia (10,0 %) y geitonogamia (11,7 %) ( $T_2 = 31,58$ ,  $P < 0,0001$ ). No presentó producción de frutos por apomixis (Tabla 6).

**Tabla 6.** Evaluación del sistema reproductivo en *S. mauritiiformis*. Prueba de Friedman. Las letras distintas indican diferencias significativas entre la categoría estadística a la que pertenecen ( $P < 0,0001$ ).

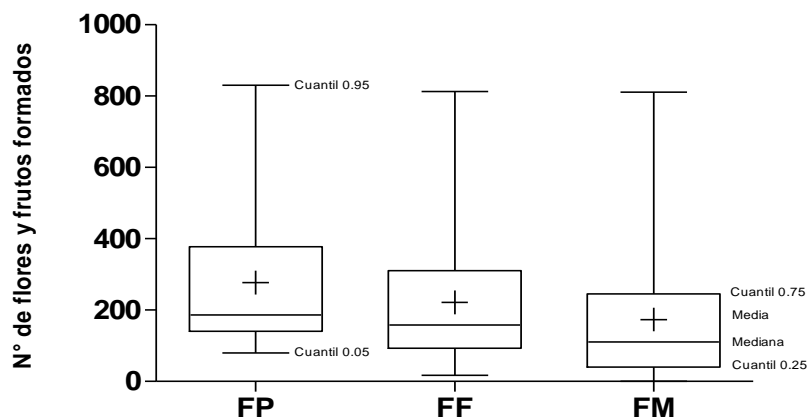
Tratamiento/ Nombre	Nº de Flores Tratadas	Nº de frutos producidos	% flores/ frutos producidos	Valor de significancia ( $P < 0,0001$ ) $T^2 = 31,58$
Autogamia (ACa)	500	50	10	A
Autocompatibilidad geitonogamia (ACb)	500	48	9,6	AB
Autocompatibilidad geitonogamia (ACc)	500	69	13,8	ABC
Apomixis (Ap)	500	0	0	D
Alogamia (Alo)	500	393	78,6	E
Polinización controlada (PC)	500	238	47,6	F

*S. mauritiiformis* tiene flores hermafroditas las cuales presentan dicogamia tipo protándrica, aunque existe un corto período en donde el polen liberado permanece en las anteras y los estigmas se encuentran receptivos, por tal razón la autogamia natural puede ocurrir. De la misma manera la geitonogamia también puede ocurrir, debido a la coincidencia en que dos o más inflorescencias sobre una misma palma pueden entrar en antesis. El índice de autoincompatibilidad fue de 0,14 por lo que la especie puede ser considerada como autoincompatible.

#### 5.4 Eficiencia reproductiva en *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.

##### 5.4.1 Eficiencia reproductiva en *B. guineensis*.

El número de flores femeninas por inflorescencia varía desde 80 hasta 851 con un valor promedio de 307,45 (DS = 216,71); de la misma manera el número de frutos formados por infrutescencias varía de 18 a 812 con una media de 222,21 (DS = 181,07); sin embargo, el número de frutos que alcanza la madurez varía entre 0 a 810 con una media de 173,64 (DS = 183,90) por infrutescencia. Al comparar los valores de las flores producidas, frutos formados y frutos maduros (FP, FF, FM) para cada uno de los racimos, se encontraron diferencias significativas entre las flores producidas con respecto a los frutos formados (H: 157,02; df: 107, p: 0,0012); entre flores producidas y frutos maduros (H:158,87; df: 110, p: 0,0016); y, entre los frutos formados y los frutos maduros (H:174,4; df: 110, p: 0,0001) (Figura 11).

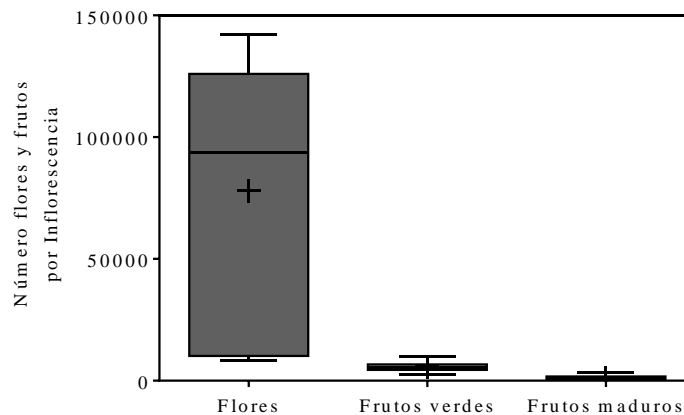


**Figura 11.** Eficiencia reproductiva de *B. guineensis* a partir de la relación (FP) flores formadas, (FF) frutos formados y (FM) frutos maduros.

De acuerdo con lo anterior, la producción promedio de frutos que se forman por cada flor, alcanza un porcentaje del 76%, indicando una alta eficiencia en *B. guineensis*; como el fruto tiene una sola semilla, el número de semillas por infrutescencia viene siendo igual al número de frutos. Basados en estos valores, la fecundidad relativa o proporción de frutos producidas por inflorescencia es de 76,3%, lo cual indica un valor alto de fecundidad, aunque solo el 57% llega a convertirse en frutos maduros, debido a varias causas entre ellas la depredación predispersión por parte de diversos organismos entre ellos la ardilla de cola roja *Sciurus granatensis* (Humboldt, 1811) y un coleóptero de la familia Bruchidae. La primera se alimenta tanto de frutos verdes como maduros; mientras que el segundo perfora los frutos verdes ovopositando en su interior y finalmente estos frutos se dañan antes de madurar.

#### 5.4.2 Eficiencia reproductiva en *S. mauritiiformis*

La eficiencia reproductiva fue del 7,6 %, indicando bajo éxito reproductivo, ya que el número de frutos que alcanzaron la madurez en cada inflorescencia fue muy bajo en relación con el número de flores formadas, de un promedio de 81 778 flores solo  $3766 \pm DE= 4384$  (intervalo 0–16 200,  $n = 21$ ) se convirtieron en frutos (Fig. 12)



**Figura 12.** Eficiencia reproductiva de *S. mauritiiformis* a partir de la relación flores formadas, frutos formados y frutos maduros.



### 5.4.3 Productividad en *B. guineensis*

La productividad de frutos de corozo durante tres años de observación se caracterizó por presentar dos ciclos anuales, el primero ocurrió entre los meses de julio y agosto, mientras que el segundo ciclo entre noviembre a diciembre. La formación y desarrollo de los frutos toma 2 meses, hasta alcanzar el tamaño y la coloración ideal; desde que se empiezan a madurar los primeros frutos en un racimo pueden tardar entre 8 a 10 días para madurar todos los frutos en un racimo, estado que se evidencia por el color morado e inician su caída. La fructificación es sincrónica a nivel poblacional pero asincrónica a nivel de macolla, en promedio cerca al 84 % de las macollas tenían el 9,61% de sus tallos con un racimo.

En los tres años de observación se presentaron frutos, anualmente un tallo en promedio produce entre 1 y 3 racimos, cada racimo puede tener entre 20 y 834 frutos, alcanzando un peso por racimo de 321,3 ( $\pm$  71,8) gr en promedio para los tres años (Tabla 7), aunque se encontraron tallos con 2 racimos en diferentes grados de maduración simultáneamente, esta observación no fue frecuente. En el 2013 el peso por macolla y por hectárea fue mayor al de los otros años. La productividad promedio se calculó en máximo 47,01 kg/ha/año y mínimo 25,08 kg/ha/año (Tabla 7), la cual fue aportada, en promedio, por 37 tallos por macolla en 3 macollas por hectárea.

**Tabla. 7.** Productividad de frutos de *B. guineensis* en tres periodos consecutivos de fructificación; finca La Pastora – Sincelejo. (3 macollas/ha).

Año de medición	# de frutos /racimos	Peso (kg)/ Racimo	# de tallos/ macolla	% de tallos con infrutescencia /macolla	Producción kg/macolla	Producción kg/ha
2013	110,2	$\pm$ 0,38	$\pm$ 423,4	$\pm$ 9,61	15,67	47,01
	97,9	0,32	241,5	$\pm$ 4,82		
2014	70,7	$\pm$ 0,24	$\pm$ 423,4	$\pm$ 8,09	8,36	25,08
	73,2	0,16	241,5	$\pm$ 5,32		
2015	127,8	$\pm$ 0,33	$\pm$ 423,4	$\pm$ 8,84	12,5	37,50
	192,1	0,34	241,5	$\pm$ 4,67		

## 5.5 Visitantes florales *B. guineensis* y *S. mauritiiformis*.

### 5.5.1 Visitantes florales en *B. guineensis*

Las inflorescencias en fase masculina de *B. guineensis* fueron visitadas por 27 especies de insectos (Figura 13). Los órdenes más diversos fueron Coleoptera con trece especies todos de la familia Curculionidae; Hymenoptera con once especies, entre ellas siete de la familia Apidae, Diptera con dos especies y una especie de Heteroptera (anexo A). En promedio cada inflorescencia fue visitada por 3437 individuos ( $\pm$  SD = 1720, Rango 4754-1360, n = 18) (Figura 13).



**Figura 13.** Visitantes florales de *B. guineensis* en la Costa Caribe de Colombia. A-B. Fase femenina máxima respuesta de visita, C. Gorgojo con polen en cuerpo, D-L. Insectos en fase intermedia, M-O. Insectos fase masculina.

La hora de llegada de los visitantes en fase masculina y femenina es nocturna; iniciando en el crepúsculo entre las 18:00 y 19:00 horas coincidiendo con el ritmo de apertura de los botones florales. La abundancia y comportamiento estuvo relacionada con tres momentos de la inflorescencia. El primer momento es cuando las flores femeninas son activas, esto ocurre una vez abierta la espata los estigmas son receptivos y atrae a los insectos (Figura 13 A-B). Durante este tiempo los insectos principalmente coleópteros, recorren la inflorescencia en busca de parejas y sitios para apareamiento.

En la segunda fase o intermedia, que se extiende durante el primer día posterior a la antesis ocurren muy poca visita de insectos, solo algunas especies de Apidae y Diptera arriban a la inflorescencia y rápidamente la abandona (Figura 13 D-L); además los coleópteros que llegaron en la noche anterior permanecen ocultos entre los botones de las flores masculinas que permanecen cerrados. El tercer momento es la cuando las flores masculinas son activas, esto ocurre al finalizar la tarde entre las 17:30- 18:30; esta fase atrajo la mayor cantidad de especies, pero con baja abundancia.

Una inflorescencia en fase masculina *B. guineensis* fue visitada en promedio por 1451 insectos ( $\pm$  SD = 310, Rango 1720  $\pm$  3437) principalmente abejas diurnas y nocturnas, varias especies de coleópteros que incluyó Dynastidos, Stafilinidos, Nitidulidos, algunos de ellos poco frecuentes. Se caracterizó la llegada de abundantes abejas que colectaban polen y otras especies de coleópteros que consumían las flores o el polen, el inicio de la caída de flores masculinas determinó el abandono de los visitantes de la inflorescencia, generalmente cargados de polen en sus cuerpos (Figura 13 C).

Por otra parte, la eficiencia en el transporte de polen por parte de los insectos que visitan las flores de *B. guineensis* fue muy diferente entre especies y grupos de insectos (Tabla 8). La importancia relativa de cada insecto como polinizador (IRP) muestra que de las 22 especies de insectos que acceden a las inflorescencias masculinas, tan solo 10 llegan a las flores en fase femenina, 6 llegan con polen y tan solo *Andranthobius* sp. 1, *Mystrops* sp 1, *Phyllotrops* sp. 1, *Phyllotrops* sp. 2, *Phytotribus* sp. 1 participaron en la polinización. *Andranthobius* sp. 1 (curculionidae) transportó cerca del 45 % del polen, *Mystrops* sp 1 el 25 %. Otras especies de

Curculionidae (*Phytotribus* sp. 1, *Celetes* sp. 1, *Phyllotrops* sp.1) transportaron el 30% y las Abejas meliponinas transportan tan solo el 0.1% (tabla 8). Por lo tanto, diferentes especies de pequeños gorgojos de la familia Curculionidae y una especie de Nitidulidae *Mystrops* sp 1, son los polinizadores principales del Corozo de Lata en la población estudiada.

**Tabla 8.** Valores del índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa (IRP) como polinizador para los visitantes de *B. guineensis*.

<i>Especies</i>	<i>AB</i>	<i>ETP</i>	<i>IVIP</i>	<i>IRP</i>
<i>Andranthobius</i> sp. 1	1289	612	8622468	45.31
<i>Mystrops</i> sp.1	344	596	443424	24.77
<i>Phyllotrops</i> sp. 1	122	420	51240	19.35
<i>Phytotribus</i> sp. 1	346	456	157776	10.3
<i>Oxytrigona mellicolor</i>	105	115	12075	0.12
<i>Partamona</i> sp. 1	23	76	1748	0.018
<i>Plebeia</i> aff. <i>Tímida</i>	15	12	180	0.0019
<i>Trigonisca angostula</i>	12	25	300	0.0032

*Valores calculados a partir de abundancias relativas en fase femenina (AB), eficiencia en transporte de polen (ETP).*

### 5.5.2 Visitantes florales y polinizadores *S. mauritiiformis*

Las inflorescencias de *S. mauritiiformis* fueron visitadas en promedio por 65 especies de insectos y 10 especies de arácnidos, las cuales presentaron diferencias en abundancias y comportamiento. Los insectos visitantes pertenecen a siete órdenes, siendo Coleoptera el más diverso con 28 especies (43,1 %), seguido por el orden Hymenoptera con 24 (36,9 %), Diptera con 5 (7,7%), Hemiptera con 5 (7,7 %), Lepidoptera con 2 (3,1 %) y Dermaptera con una especie (1,5 %) (Tabla 9). La entomofauna asociada a las inflorescencias de *S. mauritiiformis* fue muy diversa, pero la gran mayoría de las especies con pocos individuos. En promedio una inflorescencia fue visitada por 2359 ( $\pm$  460 DS, n = 32) insectos (Anexo B).

La llegada de los insectos a las inflorescencias ocurre previo a la antesis de los primeros botones florales, en los cuales varias especies de insectos llegan en busca de sitios de ovoposición y atraídos por otros recursos. En este grupo se encuentran los adultos de Hemiptera: Cicadellidae sp., estos insectos son considerados de importancia en varios cultivos agrícolas, debido a que pueden causar daños directos en las plantas al alimentarse de la savia de los tejidos. Otras especies que llegaron pre-antesis a las inflorescencias fueron las Lepidoptera sp.1 y sp.2 y *Caryobruchus glensia* (Bruchinae) (Linnaeus, 1763), quienes ponen sus huevos sobre los botones florales, y sus larvas se desarrollan alimentándose tanto de botones florales como de flores, entre todas las larvas de estos insectos devoran aproximadamente el 72 % de las flores en una inflorescencia.

El orden Coleoptera fue el de mayor diversidad, sin embargo, varias de sus especies fueron ocasionales, algunas fueron observadas con frecuencia y estuvieron presentes durante todo el periodo de muestreo, entre ellas las más importantes por su comportamiento se encuentran *Phyllotrox* sp. 1 y *Mystrops* sp. 1. Estas llegan primero a las anteras a consumir polen, luego subían por el tubo del pistilo hasta la superficie estigmática a succionar el exudado, probablemente depositando granos de polen sobre esta superficie. El resto de las visitantes se podrían considerar como ocasionales y que acceden a los recursos ofrecidos por las inflorescencias, entre ellos como cazadores (Arachnida), otros fueron atraídos por aromas y néctar (Diptera).

Las abejas de la tribu Meliponini con más de 630 individuos por inflorescencias fueron las más abundantes, especialmente la especie *Nannotrigona mellaria* (Smith, 1862) que alcanzó abundancias relativas hasta de 450 individuos. La actividad de esta abeja inicia a tempranas horas del día desde las 07:00, ellas inician el forrajeo cargando polen en sus corbículas continuando con este comportamiento por toda la mañana hasta alcanzar el momento en que los estigmas se encuentran receptivos donde terminan depositando granos de polen.

La eficiencia en el transporte de polen por parte de los insectos que visitan las flores de *S. mauritiiformis*, fue muy diferente entre especies (Tabla 9). Las observaciones del comportamiento y la importancia relativa de cada insecto como polinizador (IRP) muestra que

solo doce llegan a la fase masculina, y de estos solo ocho llegan con polen a la fase femenina. El mayor valor del IRP fue para *Nannotrigona mellaria* alcanzando un valor de 83,86, seguido por *Scaptotrigona* sp. 1 con un valor de 8,53. Por lo tanto, el principal polinizador para *S. mauritiiformis* es la abeja *Nannotrigona mellaria*, otras especies como *Scaptotrigona* sp. 1, *Phyllotrox* sp. 1 y *Mystrops* sp. 1. podrían jugar un papel secundario.

**Tabla 9.** Valores del índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa (IRP) como polinizador para los visitantes de *S. mauritiiformis*.

Especie	AB	CTP	ETP	IVIP	IRP
<i>Nannotrigona mellaria</i>	450	680	420	42.840.000,0	83,71
<i>Scaptotrigona</i> sp. 1	120	520	280	4.368.000,0	8,53
<i>Oxytrigona mellicolor</i>	60	435	250	913.500,0	1,78
<i>Tetragonisca angustula</i>	12	140	81	20.412,0	0,04
<i>Mystrops</i> sp.1	280	110	82	841.866,7	1,64
<i>Phyllotrops</i> sp. 1	160	280	230	2.060.800,0	4,03
<i>Phytotribus</i> sp. 1	210	60	46	130.410,0	0,25
<i>Musca domestica</i>	20	64	35	3.733,3	0,01

Valores calculados a partir de abundancias relativas en fase femenina (AB), eficiencia en transporte de polen (ETP), CTP: capacidad de transporte de polen.

## 6. DISCUSIÓN

*B. guineensis* es una palma monoica dicogámica de tipo protógina, la espata que cubre la inflorescencia abre en horas del crepúsculo vespertino, similares registros han sido reportados para otras especies en este género (Essig, 1971; Mora y Solis, 1980; Listabarth, 1996; Henderson et al., 2000; Ferreira, 2005). La antesis diurna, con apertura de espata alrededor de las 06:00 h, ha sido reportada en *B. bidentula* (Spruce) y *B. oligocarpa* (Barb. Rodr.) (Henderson et al., 2000b; Moraes y Sarmiento, 1992). La antesis tanto femenina como masculina ocurre en un periodo de tiempo corto (2-4 horas), las inflorescencias tienen un aumento de temperatura previo a la antesis; a medida que las raquilas se liberan de la bráctea, las flores pistiladas tienen superficies estigmáticas brillantes y entran en antesis (Listabarth, 1996; Henderson, 2000, Fava et al., 2011) (anexo C).

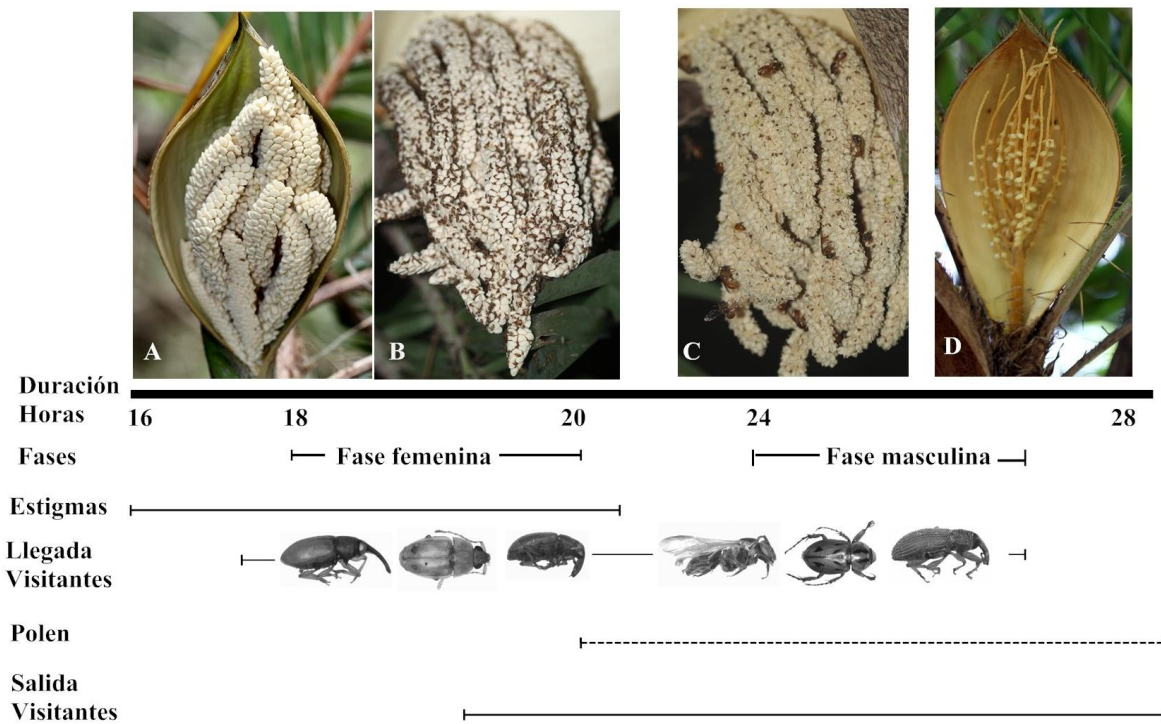
El Patrón en el comportamiento de los visitantes de las inflorescencias de *B. guineensis* también fue observado en otras especies del género, en *B. bífida*, *B. maraja*, *B. monticola* (Listabarth, 1996); *B. hirta*, y *B. simplicifrons* Mart. (Ktichmeister et al., 1998); *B. hirta*, *B. simplicifrons* (Listabarth, 1999); *B. acanthocarpa*, *B. gastoniana*, *B. hirta*, *B. killipi*, *B. oligocarpa*, *B. simplicifrons* y *B. tomentosa* (Henderson et al., 2000) y *B. glaucescens* (Fava et al., 2011).

El comportamiento entre las especies del género *Bactris* y sus visitantes florales se caracterizó porque al momento de la apertura de la espata grandes cantidades de escarabajos particularmente gorgojos pequeños de las familias Curculionidae y Nitidulidae, fueron atraídos por las inflorescencias. Estos insectos permanecen en la inflorescencia durante las siguientes 24 horas donde se alimentan, copulan y ovipositan en las flores estaminadas; una vez pasa la antesis en las flores masculinas; estas flores se caen de la inflorescencia y los escarabajos cubiertos de polen, parten hacia otra inflorescencia recién abierta.

La alta sincronización entre los eventos reproductivos y la polinización al parecer es la principal estrategia reproductiva del género *Bactris*, la cual ha sido observado por otros autores (Essig, 1971; Mora y Solis, 1980; Beach, 1984, Bullock, 1981; Moraes y Sarmiento, 1992;

Listabarth, 1992; Listabarth, 1996, 1999; Ktichmeister *et al.*, 1998; Henderson *et al.*, 2000; Fava *et al.*, 2011) (anexo C). Los únicos casos donde se reporta un patrón reproductivo diferente ha sido en *B. gastoniana* (Barb.Rodr.) (Henderson *et al.*, 2000) y *B. bidentula* (Spruce) (Moraes y Sarmiento, 1992; Listabarth, 1996).

La sincronización en *B. guineensis* consistió en que los eventos de remoción y deposición de polen coinciden con las fases femenina y masculina promoviendo la xenogamia (Figura 14). El traspaso de polen entre los individuos de la población queda asegurado debido a que la fase femenina atrae la mayor cantidad de insectos cargados de polen (*Mystrops* sp., *Adrantobius* sp. y *Phyllotros* sp.) provenientes de inflorescencias en fase masculina (Figura 12 A-C; Tabla 8). Una vez en las inflorescencias recién abiertas, los visitantes se aparean y tratan de ingresar a los botones florales masculinos.



**Figura 14.** Modelo de secuencia de sincronización ocurrida en la polinización de *B. guineensis*. A. inicio de la antesis, B. Llegada de visitantes en fase femenina C. fase masculina con visitantes colectando polen, D. Caída flores masculinas.



Es un fenómeno poco común en palmas monoicas presentar similitud en horas de apertura y periodos de tiempo cortos en antesis tanto femenina como masculina, por ejemplo, en *Socratea exorrhiza* (Mart. H. Wendl.), *Astrocaryum* spp., *Acrocomia aculeata* (Jacq. Lodd. ex Mart.) y *Manicaria saccifera* (Gaertn.) la duración de la fase femenina es de 2-4 horas y 3 días la fase masculina (Burqu ez *et al.*, 1987; Scariot *et al.*, 1991; Henderson, 1998; Copete *et al.*, 2011; N nuez, 2014). De igual manera, en palmas protandras se ha reportado 2 d as de duraci n la fase femenina y 3 d as la fase masculina en especies de *Oenocarpus* (K uchmeister *et al.*, 1998; Oliveira *et al.*, 2003; N nuez y Rojas, 2008, N nuez *et al.*, 2015), 3 d as duraci n de la fase femenina y 3 d as en la fase masculina en especies de *Geonoma* (Listabarth, 1993), 5 d as en especies de *Aiphanes* (Borchsenius, 1993), y 15 d as en especies de *Euterpe* (K uchmeister, 1997). El corto tiempo en antesis de *B. guineensis* puede sugerir una estrecha relaci n con sus polinizadores, que resulta en un transporte de polen eficiente y un alto  xito reproductivo en relaci n con el n mero de flores que se convierten en frutos.

La separaci n temporal de las fases femenina y masculina en palmas monoicas es un rasgo adaptativo donde ha sido seleccionado el tipo de polinizador y es un proceso coevolutivo como respuesta a la  ntima asociaci n que tienen las especies de palmas con un tipo o grupo de polinizadores (Anderson *et al.*, 1988; Silberbauer, 1990; Scariot *et al.*, 1991; K uchmeister *et al.*, 1997). As  mismo, diferentes autores (Bullock, 1981; Beach, 1984; Anderson *et al.*, 1988; Scariot *et al.*, 1991; Bertin, 1993; Padilha *et al.*, 2003) sugieren que la protogin a puede ser un mecanismo para evitar la auto-fertilizaci n, a trav s de la reducci n en el flujo de polen entre flores de la misma inflorescencia, favoreciendo la polinizaci n cruzada; este aspecto tambi n ha sido se alado para *B. gasipaes* (Kunth) (Clement y Arkoll, 1984; Ferreira, 2005; Henderson, 1988) y *B. bidentula* (Spruce) (Moraes y Sarmiento, 1992).

La floraci n en *B. guineensis* es de tipo asincr nica de acuerdo con la clasificaci n planteada por Newstrom *et al.* (1994), caracteriz ndose porque menos de 30% de los tallos en una macolla se encuentran en antesis. La floraci n se extendi  por siete meses, una floraci n tan larga solo se ha reportado para *B. glaucescens* (Fava *et al.*, 2011), en la mayor a de las especies del g nero *Bactris* la floraci n tarda entre 1 y 5 meses (Sol s, 1980; Moraes y Sarmiento, 1992; Listabarth, 1996; Henderson *et al.*, 2000). A nivel de tallo, la floraci n es muy corta tardando m ximo 28

horas, pero sí consideramos una macolla como un individuo, entonces estos pueden presentar inflorescencias en antesis hasta siete meses, hecho que permite mantener relaciones estrechas con sus polinizadores.

Una relación entre palmas y sus polinizadores ha sido registrada para otros géneros *Attalea* (Núñez *et al.*, 2005), *Oenocarpus* (Küchmeister *et al.*, 1997; Núñez y Rojas, 2008; Núñez *et al.*, 2015), *Acrocomia* (Scariot *et al.*, 1987) y *Astrocaryum* (Búrquez *et al.*, 1987). En el presente estudio los resultados señalan una asociación entre el corozo de lata y sus tres polinizadores *Mystrops* sp., *Adrantobius* sp. y *Phyllotros* sp. esto puede ser el resultado de la ejecución de su ciclo reproductivo en las flores, debido a que encuentran tanto refugio como alimento y de esta manera mejoran así el fitness para ambos (Henderson, 2000; Silberbauer, 1990).

Los casos donde coleópteros polinizadores desarrollan su ciclo de vida dentro de las estructuras reproductivas de las plantas que polinizan, han sido catalogados como sistemas especializados y se han registrado en varias familias de plantas diferentes a la familia Arecaceae; entre estas familias tenemos: Anonaceae (Küchmeister *et al.*, 1997; 1998; Gottsberger, 1999), Cyclantaceae (Franz, 2005) y Araceae (Gibernau *et al.*, 2000). Sin embargo, la especialización sugerida entre *Mystrops* sp., *Adrantobius* sp. y *Phyllotros* sp. y *B. guineensis* puede ser a nivel de género *Bactris*, ya que estos dos grupos de insectos han sido reportados como polinizadores en otras especies (Bullock, 1981; Beach, 1984; Moraes y Sarmiento, 1992; Listabarth, 1992, 1996; 1999; Küchmeister *et al.*, 1998) (anexo C).

La participación de estos pequeños coleópteros no es exclusiva para *Bactris* ya que especies de *Mystropini* (Nitidulidae) y de *Acalyptini* (Curculionidae) se han encontrado actuando como polinizadores en *Attalea butyracea* y *Attalea insignis* (Mart. Drude) (Núñez, 2014), *Wettinia quinaria* (O.F Cook & Doyle Burret) (Núñez *et al.*, 2005), *Astrocaryum mexicanum* (Liebm ex Mart.) (Búrquez *et al.*, 1987), *Attalea funifera* (Mart.) (Voeks, 2002) y *Orbignya phalerata* (Mart.) (Anderson *et al.*, 1988).

Por lo anterior, *B. guineensis* debe ser considerada como xenógama, con polinización cruzada tipo obligada y polinización estrictamente entomófila – cantarofila (coleópteros); debido

a que presentan flores unisexuales con una separación entre la fase femenina y masculina de 24 horas (protoginia), haciendo improbable la autopolinización; no forma frutos por apomixis y la polinización por viento es poco probable por la presencia de una espata que termina cubriendo las flores femeninas. La coincidencia de dos inflorescencias en antesis sobre un tallo fue poco frecuente, de manera que la geitonogamia de ocurrir se evita por la incompatibilidad encontrada (Tabla 5).

La producción de frutos es un rasgo bastante variado en el género *Bactris* sobre todo entre aquellas con tallos solitarios y las de hábito cespitoso; en *B. gasipaes* (Chontaduro) una palma con hábito de tronco solitario, la producción de frutos por tallo es muy alta, un racimo de frutos de chontaduro puede pesar hasta 19 kg, y contiene entre 75–420 frutos, un tallo produce hasta siete racimos (Montúfar y Rosas, 2013). En contraste, especies cespitosas como *B. barronis* (Jacq. Ex Scop), *B. brongniartii* (Mart.), *B. coloniata* (L.H. Bailey), *B. hondurensis* (Standl) (Dutra & Scariot, 2013) y *B. guineensis* fueron observadas con una baja producción de frutos por racimos, lo cual posiblemente es compensada con la producción de nuevos tallos a partir de brotes subterráneos. Balslev *et al.* (2010, 2011) también encontraron resultados similares, los cuales fueron interpretados como una estrategia reproductiva de división de la comunidad en gremios, que permiten en última instancia, la coexistencia de una mayor riqueza de individuos en una comunidad.

El bajo número de frutos maduros observados a nivel de individuo (macolla) puede ocurrir por el alto porcentaje de frutos verdes abortados, lo que puede suceder probablemente por la alta demanda energética requerida para el crecimiento y maduración, en especies con hábitos de crecimiento cespitoso (Ataroff y Schwarzkopf, 1992). Sin embargo, las causas de los abortos no están bien determinadas y deberían evaluarse en futuras investigaciones, especialmente por la importancia económica que representa el corozo para las comunidades más vulnerables del Caribe colombiano, y aún más con el aumento del interés de la industria food and services de frutas con alto contenido de antioxidantes.

Los resultados de la biología reproductiva y la ecología de la polinización de *S. mauritiiformis* muestran una serie de caracteres comparables a nivel floral, fenológicos y de

visitantes, con otras especies del género *Sabal* (Anexo D) (Zona, 1987; 1990; Brown, 1976; Henderson, 2002). Caracteres presentes en *S. mauritiiformis* han sido asociados a plantas polinizadas por abejas (síndrome melitófilia) e incluyen: inflorescencias ramificadas en varios ordenes, períodos largos de antesis tanto a nivel individual como también poblacional, flores hermafroditas que entran en antesis en las inflorescencias de manera acropétala, recompensas fácilmente accesibles para visitantes como polen y néctar, y funcionales durante las horas del día cuando las abejas son más activas (Proctor *et al.*,1996; Faegri & Van Der Piel 1977; Kuchmeister, 1997; Henderson, 1986; 2002; Zona, 1990; Silberbauer, 1990; Listabarth, 1992, 2001).

Dos de los caracteres reproductivos más destacables que presentó *S. mauritiiformis* fueron la intensidad y extensión de la floración; la intensidad facilitada por el alto número de individuos que florecen de manera sincrónica en la población. Mientras que la extensión es permitida por el elevado número de inflorescencias que se desarrollan y entran en antesis asincrónicamente sobre un individuo, tardando hasta 5 meses en floración; todo esto provee un alto número de flores durante la mayor parte del ciclo reproductivo a nivel poblacional.

Estudios en seguimientos de fenología reproductiva en palmas muestran poca floración continua (Henderson 2002, Núñez-A y Carreño 2013), son pocos los reportes de especies con una intensidad de floración como la registrada aquí; en los casos reportados con floración continua generalmente hay un reemplazo de individuos por período y entre ciclos reproductivos (Núñez-A y Rojas 2008, Núñez-A y Carreño 2013).

Considerando la abundancia de inflorescencias se esperaría una alta diversidad y abundancia de visitantes florales, los resultados demuestran que se presentó alta diversidad, pero baja abundancia. La diversidad de visitantes en *S. mauritiiformis* fue alta comparada con la de otras especies de palmas simpátricas, por ejemplo, *B. guineensis* fue visitada por 27 especies, *Cryosophila kalbreyeri* (Dammer ex Burret Dahlgren) por 14 especies y *Attalea butyraceae* (Mutis ex L. f.) Wess. Boer por 25 especies (Brieva *et al.* datos no publ.).

En cuanto a la abundancia de las diferentes especies visitantes, algunos estudios (Bernal y Ervik 1996, Núñez-A *et al.* 2015) han destacado a las palmas como especies que albergan un alto número de insectos en sus inflorescencias, oscilando entre 10.000 y 200.0000 insectos en una inflorescencia. La abundancia de visitantes florales es uno de los criterios más importantes para definir polinizadores en palmas y se ha encontrado una relación directa entre número de visitantes y el éxito reproductivo de la palma (Núñez-A y Rojas 2008, Núñez-A y Carreño 2013, Galeano 2013, Núñez-A *et al.* 2015). En *S. mauritiiformis* la relación fue contraria: alta producción de flores, baja abundancia de visitantes y baja eficiencia en la reproducción; ésta última fue tan crítica que en algunos individuos con nueve inflorescencias en ninguna llegó a formarse frutos.

Diferentes hipótesis pueden plantearse para explicar la baja eficiencia reproductiva encontrada en *S. mauritiiformis*. **I. Corte de la hoja.** El corte de hojas de la palma es la principal actividad económica asociada a este recurso tanto en la zona de estudio como en el resto de la Costa Caribe; siendo la intensidad del corte de hojas muy alta, anualmente se cosechan todos los individuos de la población dejando en cada uno entre dos y tres hojas, eliminando el 78,2 % de la superficie foliar, valor que supera lo reportado por Sánchez *et al.* (2010) para *Chamaedorea radicalis* (Mart.) que alcanza solo el 40,0 %. En *S. mauritiiformis* la temporada de corte de hojas coincide con el desarrollo y maduración de los frutos, y con la formación de nuevas inflorescencias, lo que resulta en una disminución en la cantidad de metabolitos y de moléculas energéticas necesarias para los procesos reproductivos (Stephenson, 1981; Lehtila y Strauss, 1997; Anten *et al.* 2003, Valverde *et al.*, 2006; Calvo *et al.*, 2009), lo anterior podría llevar al aborto de estructuras reproductivas.

Por lo tanto, la gran inversión que tienen que hacer los individuos de *S. mauritiiformis* año tras año en la producción de nuevas hojas como respuesta a la alta intensidad de cosecha, podría resultar en una menor disponibilidad de recursos maternos necesarios para la culminación de los eventos reproductivos. Sin embargo, se requieren estudios que cuantifique y validen lo aquí planteado.

**II. Cantidad de polinizadores.** Se ha demostrado que la escasez de polinizadores es responsable de la reducción en la formación de frutos (Hossaert y Valero 1988). Aunque las inflorescencias de *S. mauritiiformis* recibieron visitantes, la cantidad al parecer no es suficiente dado el alto número de flores que pueden encontrarse activas cada día floral. Tan solo la especie *N. mellaria* se le encontró con un alto IRIP. Sin embargo, cabe anotar que en muchos casos se ha reportado que el papel de las abejas en la polinización no es tan eficiente, precisamente por la contaminación de polen proveniente de otras plantas, a pesar de que este grupo de polinizadores presente alta diversidad y frecuencia de visita (Bernal y Ervik 1996, Núñez-A y Rojas 2008).

**III. Florivoría.** La floración extensiva que presenta *S. mauritiiformis*, podría tener un efecto antagónico porque se convierten en recursos para los insectos que se alimentan de tejido floral ya sean en forma de botones o de flores abiertas. Estas interacciones antagónicas reducen el éxito reproductivo de las plantas de manera directa a través del consumo y la destrucción de las estructuras reproductivas (Wiens, 1984) o de manera indirecta modificando en calidad y cantidad de recompensas y atrayentes necesarios en la interacción con verdaderos polinizadores. Existen pocos estudios que hayan abordado la interacción entre polinización y herbivoría floral (florivoría) (Cunningham, 1995; Mothershead y Marquis 2000) y el efecto que sobre el éxito reproductivo pueda causar tal interacción. Según Cunningham (1995), la florivoría para la palma *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Linden ex. H. Wendl.) se presenta en valores entre 32 % al 41 % de flores por inflorescencias destruidas por visitantes, además, indica que el 18 % de las inflorescencias alcanzan más del 80 % de destrucción de sus flores, reduciendo el número de visitas por parte de su principal polinizador, estos valores son similares a los presentados en este estudio donde el 72% de las flores de *S. mauritiiformis* son eliminadas por insectos florívoros.

## CONCLUSIONES

*B. guineensis* es una palma con floración con antesis nocturna, dicogámica protógina y con floración corta, la fase femenina y masculina duran 4 horas. La dicogamia evita la autopolinización, no forma frutos por apomixis. La geitonogamia aunque puede ocurrir, fue poco frecuente y se evita por la incompatibilidad encontrada, por lo tanto la especie presenta un sistema sexual xenogámico y dependiente de insectos para la polinización.

Las inflorescencias de *B. guineensis* fueron visitadas por 27 especies de insectos, incluyeron especies de los órdenes Coleoptera, Diptera e Himenoptera; tres especies de coleópteros *Adrantobius* sp., *Mystrops* sp. y *Phyllotros* sp., presentaron los valores de índice de importancia relativa como polinizador (IRP) más altos (45,31; 24,77; 19,35 respectivamente), indicando que podrían estar cumpliendo el papel de polinizadores.

La perfecta sincronización en el mecanismo de polinización caracterizada por una estrecha relación entre su biología floral y sus polinizadores asegura la formación de frutos en *B. guineensis*; sin embargo, al tratarse de un sistema especializado de polinización este puede ser susceptible a las prácticas agrícolas frecuentemente empleadas en la zona, que incluyen quema de rastrojos y uso indiscriminado de pesticidas.

Los resultados en *S. mauritiiformis* sugieren que sigue un patrón reproductivo muy particular que se caracteriza por florecer entre mayo y noviembre con un pico entre junio y agosto; con inflorescencias de gran tamaño que florecen de manera asincrónica en cada individuo. Posee un sistema reproductivo que indica que las flores son parcialmente autoincompatibles y con la posibilidad de autopolinización y geitonogamia, pero con predominio de polinización cruzada. Su floración es diurna y sus inflorescencias son visitadas por una gran cantidad de insectos, sólo especies de abejas (Meliponini: Apidae) cumplen un papel importante en la polinización, pero con baja eficiencia reproductiva debido a que el 6.9 % de las flores se convierten en frutos.

En el presente estudio se encontraron varios factores que puede poner en riesgo el establecimiento de nuevos individuos dentro de la población de *S. mauritiiformis*, entre ellos

pocos visitantes, corte de hojas inadecuado, herbivoría floral y la interacción entre los mismos, afectan de manera directamente en la baja proporción de frutos formados.

Se espera que la información técnica y científica presentada en esta investigación sobre aspectos de la biología reproductiva y la ecología de la polinización de *S. mauritiiformis* y *B. guineensis*, sirva para la formulación de una propuesta de manejo sostenible; la cual podría ser puesta en práctica por las agencias gubernamentales, las organizaciones y comunidades locales de campesinos, así como comercializadores de la hoja de palma amarga y de frutos de corozo de lata, en la región Caribe colombiana.



## RECOMENDACIONES

- Determinar el grado de especificidad de la relación entre *B. guineensis* y sus polinizadores (*Mystrops* sp., *Adrantobius* sp. y *Phyllotros* sp.) en el sentido de verificar si la relación encontrada aquí se mantiene a lo largo de la extensión de la palma, igualmente es importante seguir el ciclo de vida de estos polinizadores, debido al papel que cumplen en la formación de frutos de esta palma, sabiendo la importancia económica de sus frutos.
- Evaluar el establecimiento y crecimiento de plántulas tanto de la palma de corozo de lata como de palma amarga en diferentes sistemas agrosilvopastoriles, como paso inicial en la domesticación de esta especie, con miras a un aprovechamiento sostenible e intensivo de la especie.
- Los resultados de este estudio deberían ser tomados en cuenta al momento de diseñar e implementar planes de manejo sostenible de estas palmas, especialmente aquella información de fenología para evitar aprovechamiento teniendo en cuenta las distintas fases reproductivas de estas palmas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, A.B., Overal, W. & Henderson, A. (1988). Pollination ecology of a forest dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart) in Northern Brazil. *Biotropica*, 20, 192–205.
- Andrade, V., & Galeano, G. (2016). La palma amarga (*Sabal mauritiiformis*, Arecaceae) en sistemas productivos del Caribe colombiano: Estudio de caso en Piojón, Atlántico. *Acta biológica Colombiana*, 21(1), 141-150.
- Anten, N., Martinez, M., & Ackerly, D. (2003). Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology*, 84, 2905–2918.
- Ataroff, M. & Schwarzkopf, T. (1992). Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia* 92: 250-256.
- Barfod, A.S., Hagen, M. & Borchsenius, F. (2011). Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of botany*, 108. 1503-16. 10.1093/aob/mcr192.
- Baker, W. J., Norup, M. V., Clarkson, J. J., Couvreur, T. L., Dowe, J. L., Lewis, C. E., Pintaud, J. C., Savolainen, V., Wilmot, T., Chase, M. W. (2011). Phylogenetic relationships among arecoid palms (Arecaceae: Arecoideae). *Annals of botany*, 108(8), 1417-32.
- Balslev, H., T. R. Knudsen, A. Byg, M. Kronborg & C. Grandez. (2010). Traditional knowledge, use, and management of *Aphandra natalia* (Arecaceae) in Amazonian Peru. *Economic Botany*, 64(1): 55–67.
- Balslev, H. (2011). Palm harvest impacts in North-Western South America. *Bot. Rev.* 77: 370-380.
- Beach, J. H. (1984). The reproductive biology of the peach or “pejibayé” palm (*Bactris gasipaes*) and a wild congener (*B. porschiana*) in the Atlantic Lowlands of Costa Rica. *Principes*, 28, 107-119.

- Bernal, R., & F. Ervik. (1996). Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemanii* in Colombia: An adaptation to Staphylinid beetles. *Biotropica*, 28, 682-696.
- Bernal, R., & G. Galeano (Eds.). (2013). Cosechar sin destruir - Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas. *Facultad de Ciencias-Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia*, Bogotá. 244 pp.
- Bertin, R.I. (1993). Incidence of monoecy and dichogamy in relation to self-fertilization in angiosperms. *Bot. Rev.*; 80 (5):557-560.
- Borchsenius, F. (1993). Flowering biology and insect visitation of three Ecuadorean *Aiphanes* species. *Principes*, 37, 139-150.
- Brieva, O. E., Gómez, H., & Brieva, E. (2008). Estado actual de conservación de *Sabal mauritiiformis* (PALMAE) en el departamento de Sucre- Costa Caribe Colombiana. (pp. 231-232). *En Libro de resúmenes III Congreso Internacional de Ecosistemas Secos*. Santa Marta.
- Brown, K. E. (1982). Observations on the natural history of the cabbage palm, *Sabal palmetto*. *Principes*, 26, 44-48.
- Brown, K. E. (1976a). Ecological studies of the cabbage palm. *Principes*, 20, 3-10.
- Brown, K. E. (1976b). Ecological studies of the cabbage palm, *Sabal palmetto*. II Dispersal, predation and escape of seeds. *Principes*, 20, 49-56.
- Bullock, S. (1981). Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. *Principes*, 25(3), 101-105.
- Búrquez, A., Sarukhán, J. & Pedraza, A. (1987). Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Botanical Journal of the Linnean Society. Soc.*, 94, 407-419.
- Calvo, L.M., Zapata, M. & Vivar, I. (2009). Effects of leaf harvest on *Thrinax radiata* palm: implications for management and conservation. *J trop. Forest science*, 21(1), 34-44.

- Carsucre (Corporación Autónoma Regional de Sucre). 2007. Plan de Acción Trienal 2007-2009. 155 pp.
- Casas, L.F. (2008). Producción sostenible de artesanías en lata de corozo (*Bactris guineensis*), para el Departamento de Córdoba. *Resúmenes VI congreso Colombiano de Botánica*. Cali, 11-15 agosto de 2011.
- Casas, L., Gamba-Triminiño, C. & Benavides, K. (2013). Corozo de lata (*Bactris guineensis*). En R. Bernal. & G. Galeano (Eds.) *Cosechar sin destruir - Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas*. (pp. 103–108). Facultad de Ciencias-Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Cifuentes L, Moreno F, Arango D. (2010). Fenología reproductiva y productividad de *Oenocarpus bataua* (mart.) en bosques inundables del chocó biogeográfico, Colombia. *Biota Neotropica* [Internet]. 10 (4): 101-109. Fecha de acceso: 15 de marzo de 2014. <http://search.proquest.com/docview/852319271?accountid=49118>>.
- Clement, C. R., & Arkoll, D. B., 1984. Observações sobre autocompatibilidade em pupunha (*Bactris gasipaes* H.B.K., Palmae). *Acta Amazon*. 14, 337–342.
- Copete, J., Mosquera, D. & Nuñez L.A. (2011). Ecología de la polinización de la palma *Manicaria saccifera* (Gaertn). Un caso de mutualismo obligado Palma-Polinizador. *En Libro de resúmenes. Simposio internacional "impacto de la cosecha de palmas en los bosques tropicales"*. Agosto 5-12 de 2011. Leticia-Colombia. 105p.
- CUDESAC - CARSUCRE. (2007). Plan de Manejo de la Palma Amarga. Sincelejo: Corporación Unificada para el Desarrollo Ecológico, Económico, Social y Ambiental de Colombia-Corporación Autónoma Regional de Sucre. p. 1- 79.
- Cunningham, S. (1995). Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *Am J Bot*, 82, 1527–1536.
- Dafni, A. (1992). *Pollination Ecology. A practical approach*. Oxford University Press, Oxford. 250p.

- Di Rienzo, J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., & Robledo C.W. *InfoStat versión 2014*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Recuperado de <http://www.infostat.com.ar>
- Dransfield J, Uhl NW, Asmussen CB, Baker WJ, Harley MM, Lewis CE. (2008). *Genera Palmarum – the evolution and classification of palms*. Richmond, UK: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Dutra, P. & Scariot, A. (2013). Phenology, biometric parameters and productivity of fruits of the palm *Butia capitata* (Mart.) Beccari in the Brazilian cerrado in the north of the state of Minas Gerais. *Act Bot Bras*, 27(3), 580 - 589.
- Ervik, F., & P. Feil. (1997). Reproductive biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. *Biotropica*, 29, 309-317.
- Essig, C. B. (1971). Observations of pollination in *Bactris*. *Principes*, 15, 20-24.
- Faegri, K., & L. Van Der Pijl. (1979). *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. New York. 244p.
- Fava, W., W. da Silva., & M. Sigrist. (2011). *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae: Arecoideae). Phenology and pollination ecology in the panatanal, Brazil. *Flora*, 206, 575-584.
- Ferreira, S.A.N., 2005. Pupunha, *Bactris gasipaes* Kunth, Arecaceae. Manual de Sementes da Amazônia. Fascículo, 5.
- Franz, N. (2005). Towards a phylogenetic system of derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Systematic Entomology*, 31, 1-68.
- Galeano, G., Bernal, R., Isaza, C., Navarro, J., García, N., Vallejo, M.I., & Torres C. (2010). Protocolo para evaluar la sostenibilidad del manejo de palmas. *Ecología en Bolivia*, 45, 85-101.

- Galeano, G., & R. Bernal. (2010). Palmas de Colombia. *Guía de campo*. Instituto de Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C: Editorial Universidad Nacional de Colombia.
- Galeano, G. (2013). Usos de las palmas nativas de Colombia. En: R. Bernal. y G. Galeano (Eds.) *Cosechar sin destruir - Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas*. (pp. 12–23) Facultad de Ciencias-Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Galeano, G., Bernal, R., Isaza, C., Navarro, J., García, N., Vallejo, M. I., & Torres, C. (2013). Elementos que determinan la sostenibilidad. En: R. Bernal & G. Galeano (Eds.) *Cosechar sin destruir - Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas*. (pp. 34–46) Facultad de Ciencias-Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Gibernau, M., Barabé, D., & Labat, D. (2000). Flowering and pollination of *Philodendron melinonii* (Araceae) in French Guiana. *Plant Biol*, 2, 330–333.
- Henderson, A. (1986). A Review of pollination studies in the Palmae. *Botanical Review*, 52, 221–259.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. (1995). Field guide to the Palma of the Americas. Princeton. University press, Princeton. 144p.
- Henderson, A. (2000). *Bactris* (Palmae). Flora Neotropica Monograph. *The New York Botanical Garden Press*, 1-181.
- Henderson, A., R. Pardini, J.F., Dos Santos Rebello, Sergio Vanin., & D, Almeida. (2000). Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. *Brittonia*, 52, 160–171.
- Henderson, A. (2002). Evolution and ecology of palms. *The New York Botanical Garden Press*. New York. 259p.
- Holdridge, L. (1967). Life zone ecology, 2nd ed. Tropical Science Center. San José, Costa Rica, 1-206.

- Hossaert, M., & M. Valero. (1988). Effect of ovule position in the pod on patterns of seed formation in two species of *Lathyrus* (Leguminosae: Papilionoideae). *American J. of Bot*, 75, 1714-1731.
- IDEAM. (2015). Instituto de estudios ambientales datos climáticos 2013 y 2014.
- Johnson, S.D., & Steiner, K.E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends. Ecology and Evolution* 15 (4):140- 143.
- Kearns, C.A., & Inouye, D. (1993). *Tecahniques for pollination Biology* University press of Colorado. 583p.
- Kearns, C.A., & Inouye, D. (1997). Pollinators, flowering plant, and conservation biology. *Bioscience* 47 (5): 297-307.
- Küchmeister, H. (1997). Reproduktions biologie neotropischer Palmen eines Terra firme-Waldes im brasilianischen Amazonasgebiet. Ph. D. Thesis, Justus-Liebig-Universität, Gießen, Germany.
- Küchmeister, H., A. Webber, G. Gottsberger, y I. Silberbauer Gottsberger. (1998). A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 28, 217–245.
- Lara, C. (2011). Fenología reproductiva y demografía de la palma *Wettinia kalbreyeri* (Burret) en un bosque altoandino de Colombia. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia. Medellín. 34 p.
- Lara, C., Díez, M. C., Restrepo Z., Núñez, L., Moreno, F. (2017). Flowering phenology and flower visitors of the Macana Palm *Wettinia kalbreyeri* (Arecaceae) in an Andean montane forest. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 106–112.
- Lehtila, K., & Strauss, S. Y. (1997). Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia*, 111, 396- 403.

- Listabarth, C. (1992). A survey of pollination strategies in the Bactridinae (Palmae). *Bulletin l'Institut Français d'Etudes Andines*, 21(2), 699 -714.
- Listabarth, C. (1994). Pollination and pollinator breeding in *Desmoncus*. *Principes*, 38, 13–23.
- Listabarth, C. (1996). Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implication of the palm breeding beetles on pollination and the community level. *Biotrópica*, 28, 69-81.
- Listabarth, C. (1999). Pollination studies of palm populations: a step toward the application of a biological species concept. En: Henderson A., Borchsenius F. (eds.) Evolution, variation, and classification of palms. Mem. *New York Bot. Gard*, 83, 81–93.
- Listabarth, C. (2001). Palm pollination by bees, beetles and flies: Why pollinator taxonomy does not matter. The case of *Hyospathe elegans* (Arecaceae, Arecoideae, Areceae, Euterpeinae). *Plant Species Biology*, 16, 165–181.
- López, R. (2008). Productos forestales no maderables: importancia e impacto de su aprovechamiento. *Revista Colombia Forestal*. Vol. 11: 215-231.
- Macía M., P. Armesilla, R. Cámara-Leret, N. Paniagua-Zambrana, S. Villalba y H. Balslev, y M. Pardo-de-Santayana. (2011). Palm Uses in Northwestern South America: A Quantitative Review. *Bot. Rev.* 77:462–570
- Meeuse, A. D. (1972). Palm and pandan pollination: Primary anemophily or primary entomophily. *Botanique* 3: 1–6.
- Mendes, F. N., De Melo Valente, R., Rêgo, M. M. C., & Esposito, M. C. (2016). The floral biology and reproductive system of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) in a restinga environment in northeastern Brazil. *Brittonia*, 69 (1), 11–25.
- Montúfar, R. & Rosas, J. (2013). Chontaduro/chontilla. *Bactris gasipaes*. En: R. Valencia, R. Montúfar, H. Navarrete & H. Balslev (Eds) *Palmas ecuatorianas: biología y uso sostenible*. Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Mora, Urpí., J & M. Solis. (1980). Pollinización en *Bactris gasipaes* H.B.K (Palmae). *Revista de Biología Tropical*, 30, 174-176.



- Moraes, M., & J. Sarmiento. (1992). Contribución al estudio de biología reproductiva de una especie de *Bactris* (Plamae) en el bosque de galería (Depto. Beni, Bolivia). *Bull. Inst. Fr. Etudes andines*, 21(2), 685-698.
- Mothershead, K., & Marquis, R.J. (2000) Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*, 81, 30–40.
- Nazareno, A. & Sedrez, M. (2012). Linking Phenology to Mating System: Exploring the Reproductive Biology of the Threatened Palm Species *Butia eriospatha*. *Journal of Heredity* 103(6):842–852
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W., Baker, H.G., 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26, 141–159.
- Núñez, L., R. Bernal., & J. Knudsen. (2005). Diurnal palm pollination by Mytropine beetles: is it weather-related. *Plant Systematic and Evolution*, 254, 149–171.
- Núñez, L., & R. Rojas. (2008). Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia*, 30(1), 99–122.
- Núñez, L. A. (2014). Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Núñez, L. A., & Carreño, J. (2013). Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. In C. A. Lasso, A. Rial, y V. González (Eds.), *Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela)*. (pp. 119-150). Bogotá D.C., Colombia: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Núñez, L., C. Isaza., & G. Galeano. (2015). Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. *Rev. Biol. Trop*, 63(1), 35-55.

- Padilha, O., Couturier, G. & Beserra, P. (2003). Biología da polinização da Palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. *Acta Bot. Bras*, 17(3), 343–353.
- Oliveira, M.S.P., De Couturier, G., Beserra, P. (2003). Biología da polinização da palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. *Acta Bot. Bras*, 17, 343–353.
- Pérez, M., & Rebollar, S. (2003). Anatomía y usos de las hojas maduras de tres especies de Sabal (Arecaceae) de la Península de Yucatán, México. *Rev. Biol. Trop*, 51(2), 333-344.
- Peters, C.M. (1996). The ecology and management of non – timber tropical forest resources. Washington, DC. USA. *World Bank technical paper N° 322*. The World Bank. 172 p.
- Pintaud, J., Galeano, G.; Balslev, H; Bernal, R. Borchsenius, F., Ferreira E., Granville, J., Mejía K; Millán B; Moraes M; Noblick L; Stauffer L. & Kahn, F. (2008). Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. *Rev. peru. biol.* [online]., vol.15, suppl.1, pp. 7-30.
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. (1996). The natural history of pollination. Timber Press, USA. 479p.
- Ramp, P.F. (1989). Natural history of Sabal minor: demography, population genetics and reproductive ecology. Ph. D. Dissertation, Tulane University, New Orleans, LA, USA. Citado en: Henderson, A. (2002). *Evolution and Ecology of Palms*. New York Bot. Gard. New York.
- Rojano, B., Zapata. I.C. & Cortes, F. B. (2012). Estabilidad de antocianinas y valores de capacidad de absorción de radicales oxígeno (ORAC) de extractos acuosos de corozo (*Bactris guineensis*). *Revista Cubana de Plantas Medicinales*, 17, 244-255.
- Sánchez, G., Reyes, P., Mora, A., & Martínez, J. (2010). Estudio de la herbivoría de la palma comedor (*Chamaedorea radicalis*) Mart., en la Sierra madre Oriental de Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 26(1), 153-172.
- Scariot, A., Lleras, E., & Hay, J. (1991). Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*, 23, 12-22.

- Silberbauer, G. (1990). Pollination and Evolution in Palms. *Phyton, Horn, Austria*, 30, 213-233.
- Stephenson, A.G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12, 253-279.
- Uhl, N. & H. Moore. (1977). Correlations of inflorescence, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. *Biotropica* 9:170-190.
- Valverde, T., Hernandez, & Mendoza, S. (2006). Effect of Leaf Harvesting on the Demography of the Tropical Palm *Chamaedorea elegans* in South- Eastern Mexico. *Journal of Sustainable Forestry*, 23(1), 85-105.
- Vílchez, B., R. Chazdon y W. Alvarado. (2008). Fenología reproductiva de las especies del dosel superior en seis sitios de la Región Huetar Norte de Costa Rica. *Kurú: Revista Forestal*. 5 (15). 1-18.
- Voeks, R. A. (2002). Reproductive ecology of the piassava palm *Attalea funifera* of Bahia Brazil. *Journal Tropical Ecology*, 18 (1), 121-136.
- Wiens, D. (1984). Ovule survivorship, brood size, life history, breeding system, and reproductive success in plants. *Oecologia*, 64, 47-53.
- Zapata, T. R., & M. T. K. Arroyo. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10, 221-230.
- Zona, S. (1990). A monograph of Sabal (Arecaceae: Coryphoideae). *Aliso*, 12(4), 583-666.
- Zona, S. (1987). Phenology and pollination biology of *Sabal etonia* (Palmae) in Southeastern Florida. *Principes*, 31(4), 177-182.

## ANEXOS

### Anexo A. Visitantes florales de *B. guineensis*.

Orden	Familia/Géneros	Abundancia		Frecuencia		Eficiencia
		m	f	m	m	
<b>Coleoptera</b>						
<b>Curculionidae</b>						
<b>Acalyptinae</b>						
	<i>Andranthobius</i> sp.	***	***	MF	MF	Pae
	<i>Celetes</i> sp.	*	*	F	F	Pbe
	<i>Grasidius</i> sp. 1	*	*	F	F	Pbe
	<i>Grasidius</i> sp. 2	*	*	F	F	Pbe
	<i>Phyllotrox</i> sp.	***	***	F	F	Poc
<b>Baridinae</b>						
	<i>Parisoschoenus expositus</i>	*	*	PF	PF	Pbe
	<i>Terires</i> sp.	*	-	PF	PF	Nop
<b>Dinastidae</b>						
	<i>Cyclocephala amazona</i>	*	-	F	F	Poc
	<i>Cyclocephala britonii</i>	*	-	F	F	Poc
<b>Nitidulidae</b>						
	<i>Mystrops</i> sp.	**	*	MF	MF	Pae
	<i>Colopterus</i> sp.	*	-	F	F	Poc
<b>Staphylinidae</b>						
<b>Staphylininae</b>						
	<i>Xanthopygus</i> sp.	+	-	PF	PF	Nop
	sp 1.	+	-	PF	PF	Nop
<b>Hymenoptera</b>						
<b>Apidae</b>						
<b>Meliponinae</b>						
	<i>Melipona favosa</i>	*	-	F	F	Nop
	<i>Oxytrigona daemoniaca</i>	*	-	F	F	Nop

<i>Oxytrigona mellicolor</i>	*	-	<b>F</b>	<b>F</b>	<b>Nop</b>
<i>Partamona</i> sp.	*	-	<b>F</b>	<b>F</b>	<b>Nop</b>
<i>Plebeia</i> aff. <i>Tímida</i>	*	-	<b>F</b>	<b>F</b>	<b>Nop</b>
<i>Trigonisca angostula</i>	*	-	<b>F</b>	<b>F</b>	<b>Nop</b>
<i>Trigona fulviventris</i>	*	-	<b>F</b>	<b>F</b>	<b>Nop</b>
<b>Halictidae</b>					
<i>Megalopta</i> sp	*	-	<b>F</b>	<b>F</b>	<b>Nop</b>
<b>Formicidae</b>					
sp. 1	+	-	<b>PF</b>	<b>PF</b>	<b>Nop</b>
<b>Vespidae</b>					
<i>Protopolybia</i> sp.	*	+	<b>PF</b>	<b>PF</b>	<b>Nop</b>
<i>Polybia</i> sp.	*	+	<b>PF</b>	<b>PF</b>	<b>Nop</b>
<b>Diptera</b>					
<b>Drosophilidae</b>					
<i>Drosophila</i> sp.	*	+	<b>F</b>	<b>F</b>	<b>Nop</b>
<b>Calliphoridae</b>					
sp. 1	+	-	<b>F</b>	<b>F</b>	<b>Nop</b>
<b>Heteroptera</b>					
sp. 1	*	*	<b>F</b>	<b>F</b>	<b>Poc</b>

<sup>1</sup>Abundancias indicadas como \*\*\* muy abundantes ( $\geq 500$  individuos) \*\*abundantes (20-499), \*raro (5- 19), + esporádicos (1-4) y – ausente (0). m indica inflorescencia en fase masculina y f indica inflorescencia en fase femenina. <sup>2</sup>Frecuencia indicada como Poco frecuente (PF), Frecuente (F) y Muy frecuente (MF). <sup>3</sup>Polinizadores principales con alta eficiencia (Pae), polinizadores secundarios con baja eficiencia (Bae) y polinizadores ocasionales (Poc) y Sin participación en la polinización (Nop). (POM) polívoros obligado monófago, (POP) polívoros obligado-polífago, (HER) herbívoros, (PAR) parasitoides, (PRE) Predadores y (SAP) Saprófagos.

**Anexo B.** Visitantes florales de *S. mauritiiformis*.

Orden	Abundancia	Frecuencia	m	IVIP
Familia/Géneros				
<b>Coleoptera</b>				
<b>Anobidae</b>				
Gn 1, sp1	**	F	a	Poc
Gn 1, sp2	**	F	a	Poc
<b>Nitidulidae</b>				
<i>Mystrops sp 1</i>	***	MF	a	Bae
<b>Bruchidae</b>				
<i>Caryobruchus gletsia</i>	**	F	a	Nop
<i>Caryedon sp. 1</i>	*	PF	f	Nop
<b>Carabidae</b>				
<b>Lebini</b>				
<i>Lebia sp 1</i>	*	PF	f	Nop
<b>Curculionidae</b>				
<b>Acalyptinae</b>				
<i>Phyllotrox sp.</i>	***	MF	a	Bae
<i>Phytotribus romanzofione</i>	**	PF	a	POP
<i>Derelomus sp. 1</i>	*	F	a	POP
<b>Baridinae</b>				
Baridinae Gen 1, sp. 1	***	MF	a	POP
Baridinae Gen 1, sp. 2	-	-	m	POM
<i>Parisoschoenus cf expositus</i>	-	-	m	HER
<i>Parisoschoenus maritimus</i>	-	-	a	HER
<i>Sitophilus sp 1</i>	*	*	a	POP
Chrysomelidae				
Alticinae				
<i>Longitarsus sp. 1</i>	*	+	m	POP
<i>Longitarsus sp. 2</i>	-	-	a	POP
Gen 2, sp. 1	-	-	a	HER

Crptocephalinae				
<i>Sphaeropsis</i> sp. 1	*	+	a	POP
Galerucinae	-	-		HER
<i>Monolepta</i> sp. 1	*	+	-	HER
<i>Monolepta</i> sp. 2	-	-	-	HER
<i>Monolepta</i> sp. 3	-	-	-	HER
Gen 2, sp. 1	-	-	-	SAP
Gen 2, sp. 2	-	-	-	SAP
sp.1	-	-	-	HER
<b>Phalacradidae</b>				
sp.1	-	*	-	HER
<b>Scolytidae</b>				
sp.1	-	-	-	HER
<b>Silvannidae</b>				
<i>Silvanus</i> sp.1	*	*	-	HER
<b>Cleridae</b>				
sp.1	*	-	-	HER
<b>Hymenoptera</b>				
<b>Apidae</b>				
<i>Apis mellifera scutellata</i>	+	-	-	POP
Meliponinae				
<i>Nannotrigona mellari</i>	***	***	a	Pae
<i>Scaptotrigona</i> sp	***	***	a	Pae
<i>Oxytrigona daemoniaca</i>	**	*	a	POP
<i>Oxytrigona mellicolor</i>	**	*	a	POP
<i>Partamona</i> sp. 1	*	+	+	POP
<i>Partamona</i> sp. 2	+	-	-	POP
<i>Plebeia</i> aff. <i>Tímida</i>	*	*	a	POP
<i>Plebeia</i> sp. 1	+	-	a	POP
<i>Plebeia</i> sp. 2	+	-	a	POP
<i>Plebeia</i> sp. 3	+	-	a	POP
<i>Trigonisca</i> sp. 1	-	-	+	POP

Trigona amalthea

**Halictidae**

*Habralictus* sp + - - POP

*Lasioglossum* sp - - - POP

**Formicidae**

*Ectatamma tuberculatum* + - + PRE

*Camponotus* sp + - - PRE

*Pseudomyrmex* sp.1 + - + PRE

*Pseudomyrmex* sp. 2 + - - PRE

*Gogmptogenys* sp. 1 + - - PRE

*Pachycondyla* sp. 1 - - - PRE

Gen 1, sp. 1 - - - PRE

**Vespidae**

*Protopolybia acustiscustis* \* + \* HER

*Polybia* sp. 1 \* + - HER

**Diptera**

**Drosophilidae**

*Drosophila* sp. 1 \* + \* HER

**Calliphoridae**

sp. 1 + - - HER

sp. 2 - - - HER

**Ceratopogonidae**

sp. 1 + - - SAP

Phoridae HER

*Pericyclocera* sp. 1 + - + HER

**Heteroptera**

**Anthocoridae**

*Xylocaris* sp.1 \* - + PRE

**Miridae**

sp.1 - - \* HER

**Lygaeidae**



<i>Oncopeltus cingulifer</i>	*	-	a	HER
Pentatomidae				
<i>Oebalus</i> sp.	*	-	a	HER
<b>Cicadellidae</b>				
sp. 1	**	F	a	HER
<b>Dermaptera</b>				
<b>Carcinophoridae</b>				
<i>Euborellia</i> sp.1	+	-	-	PRE
<b>Lepidoptera</b>				
<b>Batrachedridae</b>				
Batrachedra sp 1.	+	-	-	Nop
Gen 1, sp. 1	+	-	-	Nop
Aracnida				
THOMISIDAE				
<i>Diaea</i> sp. 1	+	-	-	PRE
<i>Diaea</i> sp. 2	-	-	+	PRE
<i>Diaea</i> sp. 3	+	-	-	PRE
<i>Diaea</i> sp. 4	+	-	-	PRE
<i>Misumena</i> sp. 1	-	+	-	PRE
Gen 1, sp. 1	-	-	-	PRE
Gen 1, sp. 2	-	-	-	PRE
Salticidae				
Gen 1, sp. 1	+	-	-	PRE
Gen 1, sp. 2	+		+	PRE
Gen 1, sp. 3	-	-	+	PRE

Abundancias indicadas como \*\*\* muy abundantes ( $\geq 500$  individuos); \*\*abundantes (20-499), \*raro (5- 19), + esporádicos (1-4) y – ausente (0). Fase (indica si el visitante se encuentra en la fase femenina (f), fase masculina (m) o ambas (a). Frecuencia indicada como Poco frecuente (PF), Frecuente (F) y Muy frecuente (MF). Polinizadores principales con alta eficiencia (Pae), polinizadores secundarios con baja eficiencia (Bae) y polinizadores ocasionales (Poc) y Sin participación en la polinización (Nop). (POM) polinívoros obligado monófago, (POP) polinívoros obligado-polífago, (HER) herbívoros, (PAR) parasitoides, (PRE) Predadores y (SAP) Saprófagos

**Anexo C.** Comparación de aspectos reproductivos en especies del género *Bactris*.

Especie	Fecha		Fecha producción de fruto Maduros	Hora de apertura espata	Fase femenina	Fase masculina	Termogénesis		Polinizadores	Sistema reproductivo	Referencia
	Inicio	Fin					apertura	masculina			
<i>B. bidentula</i>	Oct	–	S.I	05:30-	05:30-	17:00	S.I	S.I	Curculionidae	PC	(Moraes y Sarmiento, 1992; Listabarth, 1996)
	Feb			06:30	06:30	18:20*					
<i>B. bifida</i>	Oct	–	S.I	15:45-	15:45-	17:30-	3,8-3,6-5	Curculionidae	PC	(Listabarth, 1996)	
	Nov			16:30	16:30	19:00*					
<i>B. monticola</i>	Oct	–	S.I	18:00-	18:00-	17:15-	7,3-8,4-9,7	Curculionidae	PC	(Listabarth, 1996)	
	Nov			18:30	18:30	17:30*					
<i>B. gasipaes</i>	Jul	–	Feb-abril	16:00-	16:00-	17:45-	7,9-3,3-3,8	Curculionidae	PC	y Urpiy Solís, 1980; Henderson, 1988; Listabarth,	
	Nov			17:20	17:20	18:15*					

1996)

<i>B. longiseta</i>	Feb Jun	– S.I	17:15 18:00	- 17:15 18:00	- S.I	S.I	S.I	S.I	Curculionidae Dynastidae	S.I	(Bullock, 1981)
<i>B. porschiana</i>	Ago- Sept	S.I	16:00 17:20	- 16:00 17:20	- 16:30 17:00*	- S.I	S.I	S.I	Curculionidae Dynastidae	S.I	(Beach, 1984)
<i>B. wendlandiella</i>	Ene, Mar, Agos.	S.I	17:15 18:00	- 17:15 18:00	- S.I	S.I	S.I	S.I	Dynastidae	S.I	(Bullock, 1981)
<i>Bactris acanthocarpa</i> var.	May	Abril- agosto	17:00 18:00	- 17:00 18:00	- 18:00 *	7,2	2,6		Nitidulidae Curculionidae	PC	(Henderson <i>et al.</i> , 2000)
<i>Bactris gastoniana</i>	Abr Jun	– S.I	18:20	18:20	02:00*	2,5	3,7		Nitidulidae Curculionidae	PC	(Henderson <i>et al.</i> , 2000)
<i>Bactris hirta</i>	Dic Feb	– S.I	17:15	17:15	17:00*	2,3	2,1		Nitidulidae Curculionidae	PC NAp NAup	(Listabarth, 1999; Henderson <i>et al.</i> ,

<i>Bactris killipii</i>	Ene- Mar	S.I	17:00 - 17:00 - 17:20 - 18:00 18:00 17:55*	3	2,7	Curculionidae	PC	(Henderson <i>et al.</i> , 2000)
<i>Bactris oligocarpa</i>	S.I	S.I	05:10 05:10 05:20*	3,3	3,8	Nitidulidae Curculionidae	PC	(Henderson <i>et al.</i> , 2000)
<i>Bactris simplicifrons</i>	Jun Ago	- S.I	16:55 16:55 16:20*	3,3	2,9	Curculionidae Nitidulidae	PC	(Listabarth, 1999; Henderson <i>et al.</i> , 2000)
<i>Bactris tomentosa</i>	Ene Mar	- S.I	17:00 - 17:00 - 16:30 - 17:40 17:40 17:40*	3,3	2,4	Curculionidae	PC	(Henderson <i>et al.</i> , 2000)
<i>B. guineensis</i>	Jun-Jul	Jul - Agos Nov Dic	18:00- 18:00- 18:00- 20:00 20:00 20:00	3,4	3,1	Curculionidae Nitidulidae	PC NAp NAup	Presente estudio

S.I: Sin información reportada, \* hora de antesis masculina del día siguiente de la apertura de la espata. PC: polinización cruzada, NAp: No Apomixis. NAup: No autopolinización

**Anexo D.** Comparación de caracteres reproductivos entre diferentes especies del género *Sabal*.

Carácter	<i>S. palmeto</i>	<i>S. etonia</i>	<i>S. minor</i>	<i>S. mauritiiformis</i>
Referencia	Brown, 1973; 1976	Zona, 1987	Ramp, 1989	Presente estudio
Período de floración	Todo el año.	Mayo- julio	Abril- agosto	Todo el año.
Antesis floral	04:30- 05:00	02:40	06:00	02:00- 04:00
Producción de aromas	05:00	05:00	06:00	05:00
Producción de néctar	05:00	07:20	06:00	05:00
Antesis estaminada	07:30	07:20	10:00	06:30
Antesis pistilada	05:00	07:00	06:00	10:00
Dicogamia	Protoginia	Protandra	Protoginia	Protandra
Maduración de flores sobre las inflorescencias	± Aleatoria con tendencia basipétala	Acropétala	± Aleatoria con tendencia basipétala	Acropétala
Polinización anemofilia	No	No	SI	No
Visitantes	Coleóptera, Díptera, Himenóptera, Homóptera, Lepidóptera, Thysanoptera, Ortóptera	Coleóptera, Díptera, Himenóptera, Homóptera, Lepidóptera, Thysanoptera, Ortóptera	Coleóptera, Díptera, Himenóptera, Homóptera, Lepidóptera, Thysanoptera, Ortóptera	Coleóptera, Díptera, Himenóptera, Homóptera, Lepidóptera, Thysanoptera, Ortóptera, Arácnida

Polinizadores

Apis mellifera  
Abeja Halictidae  
Avispas

Megachilidae  
Halictidae

Avispa  
Ampelopsis  
arborea

Trigonidae

---

**SI: Sin información.**

