



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Perfecta sincronización en la polinización de *Bactris guineensis* (Arecaceae), una palma dicogámica, protógina y productora de frutos de importancia económica en el Caribe colombiano

^{1,2}Edwin Brieva Oviedo, ³Luis A. Núñez A. ⁴G. Galeano

edwin.brieva@cecar.edu.co, lanunez@unisalle.edu.co, ggaleano@unal.edu.co,

¹Corporación Universitaria del Caribe CECAR- Facultad de Educación y Humanidades.

²Grupo de Investigación en Biotecnología Vegetal de la Universidad de Sucre.

³Departamento de Ciencias Básicas, Programa de Biología, Universidad de La Salle

⁴Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia

Resumen

Estudiamos la fenología de la inflorescencia, la biología floral, la ecología de la polinización de la palma corozo de lata (*Bactris guineensis*) en el municipio de Sincelejo, Sucre, Costa Caribe de Colombia. *B. guineensis* es una palma con floración continua, con antesis nocturna, dicogámica protógina y con floración corta, la fase femenina y masculina duran tan sólo 4 horas. La dicogamia evita la autopolinización, no forma frutos por apomixis y no ocurre polinización por el viento. 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 atrajeron 27 especies de insectos, incluyeron especies de Coleóptera (Curculionidae, Nitidulidae, Dynastidae, Staphylinidae), Díptera (Drosophilidae) e Himenóptera (Apidae Meliponinae, Vespidae). Tan pronto entran en antesis y en fase femenina las inflorescencias son visitadas por tres especies de coleópteros *Mystrops* sp 1, *Adrantobius* sp. 1 y *Phyllotros* sp. 1, que llegan cargados de polen y que recorren la inflorescencia en busca de parejas y flores abiertas, en su recorrido depositan gran cantidad de granos de polen. Estos insectos permanecen en la inflorescencia, copulando, tratando de ingresar a las flores o en espera que las flores masculinas expongan el polen, suceso que ocurre al final de la tarde del día siguiente. La



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

perfecta sincronización en el mecanismo de polinización relacionada con una estrecha relación con sus polinizadores asegura la formación de frutos, sin embargo, al tratarse de un sistema especializado de polinización este puede ser vulnerable a los factores de corte y quema frecuentemente usados en la zona.

Introducción

La polinización de las palmas tropicales es realizada principalmente por insectos, cerca del 80% de las 2400 especies de palmas son polinizadas por coleópteros, abejas o moscas, las restantes por el viento, algunos mamíferos, y una parte por la mezcla de insectos y viento (Henderson, 1986; Silberbauer-Gottsberger, 1990; Barford *et al.*, 2011).

Dentro de los insectos, los coleópteros son los más importantes y principales polinizadores de palmas, en la mayoría de los casos involucran especies de las familias Nitidulidae y Curculionidae, (Henderson, 1986; Barford *et al.*, 2011); encontrándose que entre los más eficientes polinizadores se pertenecen a especies del género *Mystrops* (Nitidulidae) (e. g., Genty *et al.*, 1986; Ervik, 1993; Listabarth, 1994; Bernal & Ervik, 1996; KÜchmeister, 1997) y diferentes especies de los géneros *Derelomus*, *Phyllotrox*, *Anchylorhynchus*, *Andranthobius* y *Celetes*, entre otros, todos de la familia Curculionidae (Núñez y Rojas, 2008).

La importancia de especies de Nitidulidae y Curculionidae como principales polinizadores de palmas se explica en la mutua dependencia y alta preferencia que tiene cada grupo de insectos con géneros específicos de palmas (Ervik, 1993; Barford *et al.*, 2011; Núñez *et al.*, 2015). Estos dos grupos de coleópteros se alimentan, reproducen y se desarrollan dentro de las inflorescencias, razón por la cual, cada vez que hay una inflorescencia activa responden en gran número y con dicha respuesta mueven gran cantidad de polen específico entre las palmas reproductivamente activas, y con ello se asegura la reproducción exitosa y la formación de frutos en cada especie con la que están asociados (Núñez *et al.*, 2005; Silberbauer-Gottsberger, 1990; Núñez *et al.*, 2015).



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Debido a que las palmas necesitan de los insectos para la fertilización de sus flores y los insectos de las inflorescencias para su reproducción, se genera una íntima asociación expresada en una mutua dependencia entre palma y polinizadores, y que en la mayoría de los casos evidencian mecanismos especializados de polinización en palmas, soportado además por reportes recientes donde se resalta la preferencia de especies de Nitidulidae y Curculionidae por géneros específicos de palmas, por la respuesta sincronizada entre fases masculina y femenina en palmas monoicas dicogamicas (Núñez *et al.*, 2015, Medeiros, 2011), o entre sexos en las especies dioicas ((Núñez & Carreño, 2013), por la alta abundancia de polinizadores atraídos a la fase femenina las cuales en la mayoría de los casos no ofrecen recompensa alguna (Bernal & Ervik, 1996), o por la respuesta inmediata luego de la liberación de aromas florales y por la sincronizada respuesta en inflorescencias de corta duración (Listabarth, 1994).

En palmas neotropicales los mecanismos especializados de polinización son muy importantes como modelo de estudio y a la vez necesarios para asegurar el cuajado de frutos y formación de semillas, dada la xenogamia obligada, la autoincompatibilidad, la dicogamia en palmas monoicas, la separación de sexos en las dioicas; por el alto número de flores en cada inflorescencia, y por presentar poblaciones muy densas con muchas inflorescencias activas en los períodos reproductivos.

Con base en lo anterior podemos afirmar sin lugar a dudas que él es 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.

Debido a su importancia de las palmas como productoras de frutos los estudios sobre biología reproductiva de palmas han aumentado en las últimas décadas (Barfot *et al.*



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

2011). Inicialmente, la mayoría de estudios 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, KÜchmeister *et al.* 1997, Núñez *et al.*, 2005, Núñez & Rojas 2008, Fava *et al.*, 2011; Núñez & Carreño, 2013; Núñez *et al.*, 2015).

Sin embargo, y pese a los importantes aportes, hoy en día existen especies con alto potencial e importancia económica a las que prácticamente se desconoce sus estrategias, períodos y mecanismos reproductivos y polinizadores. Un caso particular, lo encontramos en el Corozo de Lata *Bactris guineensis*, la cual es considerada como la especie de palma productora de frutos más importante para la región Caribe de Colombia; sus frutos son muy apreciados por su delicioso sabor y por la potencialidad para la generación de productos de tipo alimenticio, la presencia de antioxidantes y vitaminas y por presentar micronutrientes tales como magnesio, calcio y hierro (Rojano *et al.* 2012). La calidad de los frutos ha generado su comercio principalmente en la región Caribe colombiana (Casas, 2008).

A pesar del amplio uso y potencial, las poblaciones de corozo de lata están siendo drásticamente reducidas por la ampliación de la frontera agropecuaria, a tal punto que ya han desaparecido de muchas áreas. Sería una palma excepcional para incluirla en sistemas agrosilvopastoriles en grandes extensiones de la costa Caribe (Galeano y Bernal, 2010). Sin embargo, es necesario llenar los vacíos de información que existen sobre la biología y ecología de esta palma para planear el aprovechamiento sostenible de la especie ligado a sistemas de producción adecuados para la zona y sus habitantes (Galeano y Bernal, 2010, Galeano *et al.*, 2013).

Por tal motivo el objetivo de esta investigación fue describir la ecología de la polinización, determinar polinizadores y definir el mecanismo del flujo de polen que permite la formación de los frutos que serán aprovechados, en un comercio cada vez más importantes en las sabanas de la Costa Caribe colombiano.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en la finca La Pastora, ubicada en el corregimiento San Antonio del municipio de Sincelejo, departamento de Sucre-Costa Caribe de Colombia (Figura 1) localizado a los 9°17'05.75" N. y 75°29'11.46"W, a 98 metros sobre el nivel del mar. La zona se caracteriza por presentar un promedio anual de precipitación de 1234 mm, la humedad relativa de 77% y una temperatura media anual de 27°C (IDEAM, 2015). 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 (IGAC, 1969). El área se encuentra dentro de una zona de vida bosque *seco tropical* (bs-T), según en el sistema Holdridge (1972) y según la clasificación propuesta por Hernández (1990), corresponde al zonobioma Tropical Alterhídrico que se desarrolla en tierras baja.

Especies de estudio. *Bactris guineensis* es una palma cespitosa, que forma grandes grupos o macollas, en las que cada tallo alcanza entre 1 y 4 m de alto. (Galeano y Bernal, 2010). Crece en zonas secas a menudo inundables desde la costa Pacífica de Nicaragua y del Caribe de países centroamericanos como Honduras, Costa Rica, Panamá, hasta el norte de Suramérica en 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 y Bernal, 2010).



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

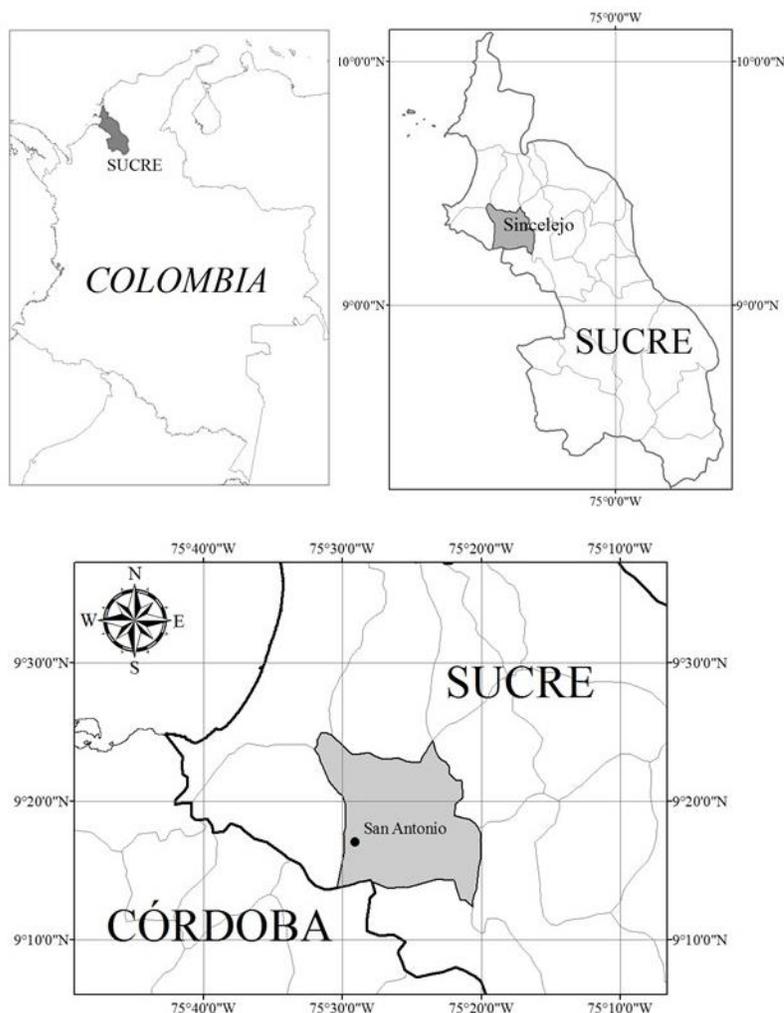


Figura 1. Ubicación del área estudio donde se siguió una población de *Bactris guineensis*.

En la finca La Pastora, la población de *B. guineensis* está conformada aproximadamente por 150 macollas, los cuales se encuentran integrados a diferentes sistemas productivos, y son aprovechados principalmente para la cosecha de sus frutos, la cual se hace de manera no destructiva, dado que para esta actividad se utiliza un garabato (trozo de madera con un gancho) empleándose para bajar los racimos y cortarlos sin dañar la parte vegetativa. Otro de los usos que se presenta en la finca, es el corte de sus tallos para



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

utilizarlos en las construcciones típicas, pero esto es de manera ocasional y respondiendo a las necesidades de los propietarios. (Breve datos sin publicar)

Métodos

Morfología de la inflorescencia. Realizamos la descripción morfológica de 25 inflorescencias en las cuales medimos la longitud del raquis, contamos el número de raquillas por inflorescencias, y medimos la longitud de 163 raquillas representadas en 25 inflorescencias, en ellas contamos el número de flores masculinas y femeninas, y medimos la longitud de flores masculinas y femeninas; finalmente contamos el número total de flores masculinas y femeninas por inflorescencia.

Fenología reproductiva. Evaluamos la fenología reproductiva en 30 macollas con palmas adultas durante dos ciclos reproductivos, haciendo observaciones y seguimiento a todos los individuos de la población, realizando dos visitas cada mes y por dos años consecutivos entre enero del 2013 y diciembre del 2014; cuantificamos la producción mensual de yemas en formación, inflorescencias que entraron en anthesis e infrutescencia con frutos maduros. Adicionalmente, en cada macolla se seleccionaron aleatoriamente 10 tallos y en cada uno se contó el número de hojas, se midió la altura en la que aparecen las estructuras reproductivas con respecto al nivel del piso; y se registró el número de estructuras que aparecieron en un periodo reproductivo en cada uno de estos tallos.

Se realizaron correlaciones entre las variables climáticas (precipitación mensual, temperatura y brillo solar) y las proporciones mensuales de yemas, inflorescencias en anthesis y racimos con frutos maduros, lo anterior se determinó mediante el coeficiente de correlación de Pearson, aplicando el software Past. exe (Hammer *et al.* 2001).

Biología floral. A nivel de la inflorescencia describimos las fases morfológicas distinguibles desde el momento de la apertura hasta formación de frutos. Para 30 inflorescencias, en cada año de estudio se hicieron seguimientos de día y de noche, en cada una registramos la hora de apertura de la bráctea, para esto marcamos las brácteas que por su desarrollo se consideraban que estaban próxima a abrir; registramos para



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

cada inflorescencia la duración total de la floración, la dirección, el ritmo diario de anthesis de los botones florales. Para ello, realizamos observaciones directas de los botones florales y las flores abiertas a intervalos regulares de tiempo cada 6 horas.

A nivel de la flor, registramos la hora de anthesis, la longevidad floral, el patrón de floración y la duración de la receptividad estigmática, y la presentación del polen. La receptividad estigmática la evaluamos de tres maneras. 1. Observación directa de la emergencia de estigmas. 2. Cambios de coloración y presencia de exudados, 3. Indicación de presencia de peroxidasa a través de pruebas con peróxido de hidrógeno (Kearns y Inouye 1993) los cuales se aplicaron cada 6 horas y durante toda la fase femenina. Para medir los cambios de temperatura en las dos fases reproductivas (masculina y femenina) para *B. guineensis*, 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.

Sistema reproductivo. Se determinó el sistema reproductivo de *B. guineensis*, realizando polinizaciones controladas sobre 6 inflorescencias para cada cinco tratamientos diferentes, para cada tratamiento se tomaron entre 320 a 680 flores. (i) Apomixis, aislamos yemas que por su aspecto parecían abrir pronto, con bolsas de papel Kraft blanco de 60 gsm cuyo lado interno se encontraba laminado con 23 (gms) parafina. Una vez abierta la espata, se retiraron las flores masculinas de las inflorescencias y se volvieron a embolsar para evitar la llegada de insectos. (ii) Autopolinización, 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 24 horas después de abiertas las espatas. (iii) Autopolinización de tipo geitonigamia, se tomó polen de un tallo de una respectiva macolla y luego se utilizó para polinizar manualmente una inflorescencia que había abierto recientemente; posteriormente se retiraron las flores masculinas y se embolsaron las inflorescencias. (iv) Polinización cruzada, para este tratamiento se llevó polen de un tallo de una macolla hasta las flores femeninas de otra macolla, aquí también se embolsaron las inflorescencias para evitar la contaminación. (v) Polinización abierta, este consistió en marcar las inflorescencias y hacer seguimiento



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

hasta que se formaran los frutos. En todos los casos se hicieron visitas 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 Ruíz – Zapata & Arroyo (1978).

Visitantes florales y polinizadores. Registramos la composición de visitantes florales de *Bactris guineensis* en 42 inflorescencias, realizando observaciones y colectas cada mes y por dos años consecutivos. Las colectas se realizaron embolsando y agitando la inflorescencia para lograr que los insectos cayeran dentro de la bolsa. Las abejas (Apidae) se contaban antes de embolsar. Para cada uno de los visitantes evaluamos: Frecuencia, abundancia y eficiencia. **Abundancias.** Las abundancias relativas las calculamos como la suma de las abundancias parciales de cada colecta. Categorizamos cada una de las especies de visitantes como **muy abundantes** ***, cuando su número sobrepasaba los 500 individuos. **Abundantes**** cuando las especies presentaban abundancias entre 100 y 450 individuos, **raras*** cuando las especies presentaban entre 5- 20 individuos. **Esporádicos +**, cuando las especies presentaban 1-4 individuos. **Ausentes** – cuando los visitantes no fueron encontrados en alguna de las fases. **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 (n = 42). De acuerdo a lo anterior, se clasificó a los visitantes florales en cuatro categorías, especies muy frecuentes (FR) presentes en más del 75% de las colectas; especies accesorias (AC) presentes entre el 55 y 65% de las colectas; especies ocasionales (OC) presentes entre el 35 y 45% y las especies esporádicas (ES) presentes en menos del 25 % de las colectas (Núñez y Rojas, 2008).

El papel de los visitantes como polinizadores lo evaluamos calculando y comparando la importancia relativa de cada insecto en el flujo de polen que realiza en cada palma, para ello calculamos el índice de valor de importancia de los polinizadores (IVIP) asociados a palmas, el cual evalúa la capacidad de transporte de polen, eficiencia y fidelidad de cada insecto detalle de metodología en Núñez & Rojas (2008).



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Eficiencia reproductiva. Comparamos la eficiencia reproductiva de cada palma a través de la relación: flores femeninas producidas por inflorescencias (FP) y cantidad de frutos que se desarrollan (FD) y que finalmente maduran (FM). Se cortaron 6 infrutescencias con frutos maduros de 30 macollas, y contamos el número total de frutos que produjo cada infrutescencia. En las mismas infrutescencias se contaron todas las cicatrices de flores femeninas y con ello se estableció el número total de flores formadas por raquila y por inflorescencia. Durante el desarrollo de los frutos las infrutescencias se embolsaron con malla sintética para establecer los frutos abortados durante su formación. La eficiencia reproductiva se calculó como el porcentaje de frutos producidos según la fórmula propuesta por Dafni (1992): $\text{frutos formados} / \text{flores producidas} * 100$. Se evaluó la existencia de diferencias del éxito reproductivo entre palmas con pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis. Los datos se procesaron con los paquetes estadísticos Infostat versión 2014 y las gráficas se realizaron con Graphpad prism Versión 5. 01.

Resultados

Morfología. *B. guineensis* es una palma de crecimiento cespitoso (Figura 2A), formando colonias o macollas con un promedio de $327,5 (\pm 128,36)$ tallos con alturas de 2 a 4 metros ($n = 300$), cada uno de estos tallos presentó entre 0 a 3 ($1,17 \pm 0,75$) inflorescencias, las cuales podían estar en diferentes grado de desarrollo en un mismo ciclo reproductivo. Las inflorescencias son interfoliares y se exponen a $3,74 \pm 1,3$ ($n = 300$) metros del piso. Son de color crema y están cubierta por una bráctea peduncular leñosa y cubierta de espinas (Figura 2B). 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 1). El raquis presenta $21,6 \pm 5,3$ raquillas (Figura 2C). Cada inflorescencia presenta flores en triadas a lo largo de cada raquila (Fig. 2D-E). Una raquila puede contener $232,5 \pm 78,4$ flores masculinas y $17,7 \pm 6,45$ flores femeninas. Así, una inflorescencia contiene en promedio 4261 ± 2327 (SD, $n = 25$) flores masculinas y $307,45 \pm 216,71$ (SD, $n = 180$) flores femeninas. Cada flor masculina mide $0,36 \pm 0,27$ (SD, $n = 73$) cm de longitud, lleva 6 (SD, $n = 16$) anteras y cada flor femenina tiene $0,4 \pm 0,42$ ($n = 73$) cm de longitud, con un estilo corto (Tabla 1).



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible

patrimonio natural
Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas

Programa Paisajes de Conservación-Caribe



Figura 2. Hábito de crecimiento y detalle de estructuras reproductivas de *Bactris guineensis*. A. Hábito, B. Yema floral, C. Inflorescencia en antesis, D. Flor femenina con estigmas receptivos, E. Flores masculinas exponiendo polen y F. Infrutescencia con frutos maduros.



Ejecutado por:

UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Tabla 1: Características morfológicas vegetativas y reproductivas de *B. guineensis*. (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.

Carácter	<i>B. guineenses</i>	
	(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
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	(25)	17,34 ± 4,23
Longitud raquillas	(163)	12,7 ± 1,74
Raquillas/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 bráctea	(30)	18:00 – 20:00
Longevidad de inflorescencias / hrs	(30)	25- 32 ± 1,70
Incremento de T. en fase masculina°C.	(15)	3,5 ± 1,2
Incremento de T. en fase femenina°C.	(15)	4,8 ± 1,8
Polinización	Nocturna	

Fenología reproductiva La floración a nivel poblacional de *B. guineensis* se extiende hasta por 10 meses consecutivos entre marzo y diciembre; sin embargo, para el año 2013



Ejecutado por:

En la zona:

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

se presentó un pico de floración entre los meses de mayo y septiembre donde el 80% de las inflorescencias que entraron en antesis se observaron en este periodo, mientras que para esos mismos meses en el año 2014 se observó el 89%. Pero en este periodo se pueden notar dos picos de floración el mayor entre junio y julio y el menor entre agosto y septiembre (Figura 3A- 3C).

Por otra parte, al correlacionar las variables climáticas brillo solar y precipitación en los dos años de estudio, con el número de estructuras reproductivas mensuales para cada una de las fenofases, bráctea o espata, flores en antesis y frutos maduros; sólo presentó una moderada correlación significativa entre la presencia de flores en antesis y la precipitación del año 2014 ($r_s = 0,577$; $p < 0,05$).

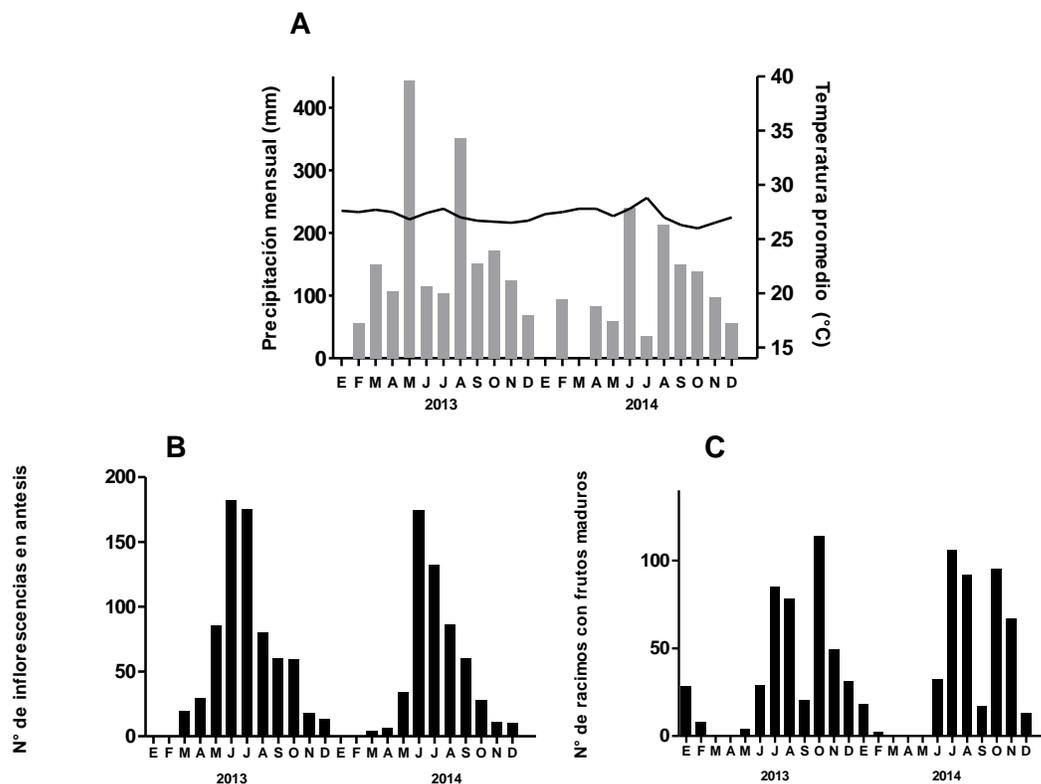


Figura 3. A. Variables climáticas en la Finca La Pastora período 2013 – 2014., B.



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Proporción mensual de inflorescencias en anthesis de la población de *B. guineensis.*, C.
Proporción mensual de racimos maduros.

Biología floral. *B. guineensis* es una palma protógina, con floración nocturna que se extiende hasta 4 horas en fase femenina y hasta por dos días en la fase masculina. La bráctea peduncular o espata que guarda las flores masculinas y femeninas durante su desarrollo, abre entre las 18:00 y las 20:00, iniciando con una abertura longitudinal exponiendo las flores. Desde ese momento las flores femeninas se encuentran en anthesis con estigmas receptivos; la prueba con peróxido de hidrógeno para aquellas flores embolsadas para evitar el contacto con polinizadores, dio positiva hasta 6 horas después, evidenciado en un burbujeo constante y abundante. Sin embargo, de manera natural y expuestas al contacto con los visitantes, pasadas las primeras 4 horas desde el momento en que se exponen las flores femeninas sus estigmas cambian de color crema a café, evidencia que ya ha ocurrido la polinización al entrar en contacto con aquellos visitantes nocturnos.

Por su parte, las flores masculinas comienzan abrir hacia las 18:00 del día siguiente, aunque pueden exponer el polen desde esa misma hora o también pueden hacerlo una hora después de abiertas. De las 30 inflorescencias que se siguieron, 26 entraron en fase masculina, exponiendo el polen el 100% de sus flores el mismo día, esto ocurrió entre las 18:00 y las 20:00; seguidamente caían todas las flores masculinas y para las 00:00 en estas inflorescencias ya no habían flores masculinas. Sin embargo para las 4 restantes entre el 50 y 30% de sus flores masculinas no expusieron su polen y entraron en anthesis 48 horas después de la apertura de la bráctea, pero a la misma hora del siguiente día, es decir, entre las 18:00 horas del tercer día; extendiéndose de esta manera la fase masculina para estas inflorescencias hasta 24 horas.

De esta manera, el ciclo reproductivo desde la formación de las yemas hasta terminada la floración en *B. guineensis* tarda entre 25 a 45 días y se observan en cada inflorescencia seis fases de morfológicas bien diferenciadas, que van desde la apertura de la espata hasta la formación de frutos (Figura 4). La primera fase inicia cuando abre la bráctea y los



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

botones florales de las flores masculinas y femeninas quedan expuestos (Figura 4A). La segunda fase es la receptividad de los estigmas (Figura 4A), las flores femeninas receptivas y los botones florales masculinos quedan expuestos, pero a las pocas horas ocurre la senescencia de los estigmas. En la tercer fase, ocurre la antesis de las flores masculinas (Figura 4B). En cuanto a lo que se refiere a la receptividad estigmática, es que el patrón observado, fue que una vez abierta la espata todas las flores femeninas son receptivas.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

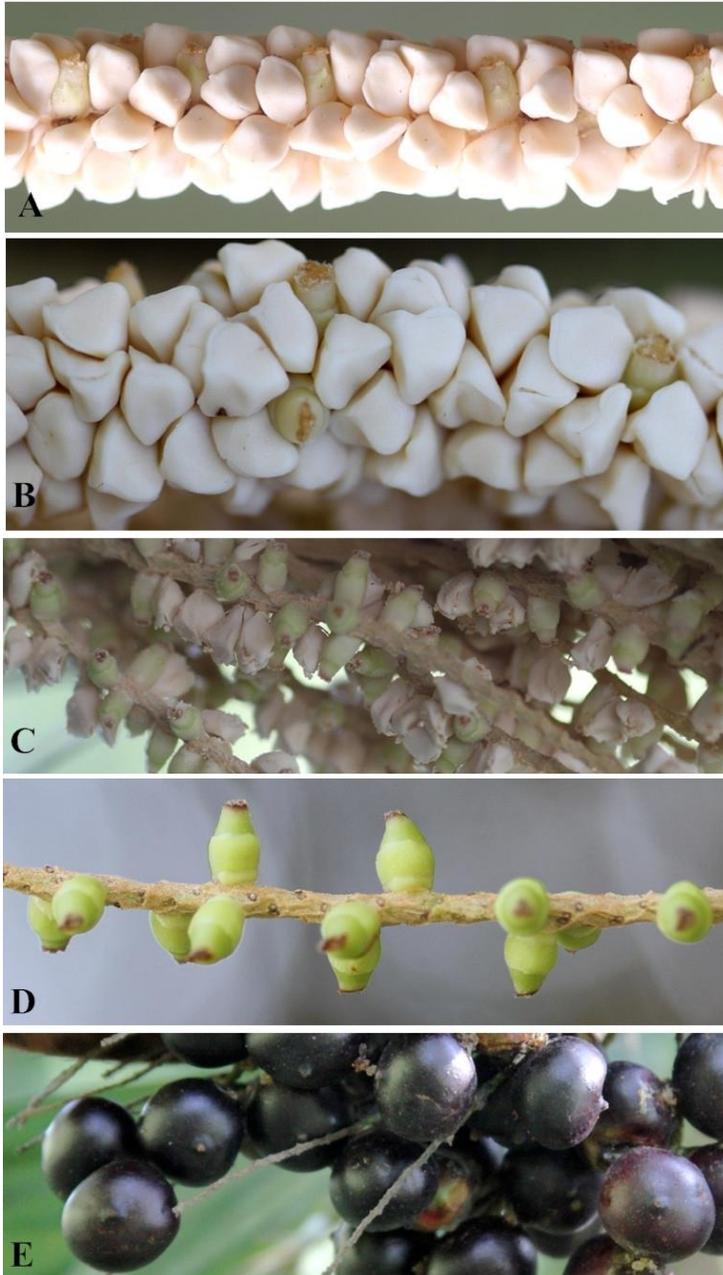


Figura 4. Fases florales de una inflorescencia de *B. guineensis*. A., Flores femeninas receptoras, B. Final receptividad flores femeninas y botones flores masculinas femeninas C. Fase masculina, D. Caída flores masculinas, E. Frutos maduros



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

En la cuarta fase han caído todas las flores masculinas y quedan las flores femeninas que se tornan verdes e inicia el desarrollo de los frutos (Figura 4D). La antesis de flores femeninas es sincrónica con la mayoría de las flores en antesis. La quinta etapa corresponde al desarrollo de frutos, que luego de dos meses maduran (Figura 4E).

Sistema reproductivo. El resultado de las polinizaciones controladas, demuestran que *B. guineensis* es Xenógama estricta y que para la formación de frutos se requiere del movimiento del polen por parte de los polinizadores. Así, la apomixis no ocurre y la geitonogamia a pesar de ocurrir el número de frutos formado por este tratamiento es menor comparado con el porcentaje de frutos formados en la polinización abierta (Tabla 2). Los resultados al aplicar el índice de autoincompatibilidad (ISI= 0,069), indica que esta palma es parcialmente autoincompatible.

Tabla 2. Porcentaje de frutos formados al aplicar cinco tratamientos distintos.

Tratamientos	N° de palmas /N° de flores	N° de frutos/ %frutos formados
Apomixis(A)	6/680	0/0,0
Autopolinización	6/680	0/0,0
Geitonogamia	6/320	20/6,25
Polinización cruzada	6/320	290/90,6
Polinización Abierta	6/680	548/80,59

De las 6 inflorescencias aisladas 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.

Visitantes florales. Las inflorescencias en fase masculina de *B. guineensis* fueron visitadas por 22 especies de insectos (Figura 4), Los órdenes más diversos fueron Himenóptera con 11 especies y Coleóptera con 9 especies y las familias con el mayor



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

número de especies fueron Curculionidae con 9 especies y Apidae con seis especies (tabla 3).



Figura 4. 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



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

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 presentación polen. La abundancia y comportamiento estuvo relacionada con tres fases reproductivas de la inflorescencia. La primera o fase femenina, momento en la cual los estigmas estaban receptivos atrajo la mayor cantidad de insectos (Figura 4 A,B). En promedio cada inflorescencia fue visitada por 3437 (\pm SD = 1720, Rango 4754-1360, n = 18). En esta fase los insectos principalmente coleópteros arriban a la inflorescencia, la recorren en busca de flores abiertas, parejas y sitios para cúpulas. Como no encuentran flores abiertas, tratan de abrirlas a la fuerza, las especies de gorgojos logran acceder al polen gracias a su rostro en forma de pico que perfora las flores. En la segunda fase o intermedia, que se extiende durante el primer día luego de la antesis ocurre muy poca visita de insectos, solo algunas especies de Apidae y Despidas arriban a la inflorescencia y rápidamente la abandona (Figura 4 D-L) y los coleópteros que llegaron en la noche anterior permanece ocultos entre los botones de las flores masculinas, durante toda la fase no hay actividad reproductiva de la inflorescencia, debido a que ya ha terminado la receptividad de los estigmas y los botones de las flores masculinas permanecen cerrados, esta fase se extiende durante el primer día luego de la antesis. La fase masculina comienza al final de la tarde del primer día y aunque atrajo la mayor cantidad de especies, no así en abundancia. Una inflorescencia en fase femenina *B. guineensis* fue visitada en promedio por 789 (\pm SD = 310, Rango 1154-360, n = 18) insectos 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, sin embargo el inicio de la caída de flores determinó el abandono de los visitantes de la inflorescencia, generalmente cargados de polen en sus cuerpos (Figura 4 C)

Tabla 3. Visitantes florales de *B. guineensis*. Abundancias indicadas como *** muy abundantes (\geq 500 individuos); **abundantes (20-500), *raro (5- 20), + esporádicos (1-5) y



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

– ausente (0). m indica inflorescencia en fase masculina y f indica inflorescencia en fase femenina. 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).

	Abundancia		Frecuencia		Eficiencia
	m	f	m	f	
ORDEN					
FAMILIA/Géneros					
COLEOPTERA					
CURCULIONIDAE					
Acalyptinae					
<i>Andranthobius</i> sp. 1	***	***	MF	MF	Pae
<i>Celetes</i> sp.1	*	*	F	F	Pbe
<i>Grasidius</i> sp. 1	*	*	F	F	Pbe
<i>Grasidius</i> sp. 2	*	*	F	F	Pbe
<i>Phyllotrox</i> sp .1	***	***	F	F	Poc
Baridinae					
<i>Parisoschoenus expositus</i>	*	*	PF	PF	Pbe
<i>Terires</i> sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
DINASTIDAE					
<i>Cyclocephala amazona</i>	*	-	F	F	Poc
<i>Cyclocephala britonii</i>	*	-	F	F	Poc
NITIDULIDAE					
<i>Mystrops</i> sp. 1	**	*	MF	MF	Pae
<i>Colopterus</i> sp. 1	*	-	F	F	Poc
STAPHYLINIDAE					
Staphylininae					
<i>Xanthopygus</i> sp.1	+	-	PF	PF	Nop
Gn 2 sp.1	+	-	PF	PF	Nop



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

HYMENOPTERA					
APIDAE					
Meliponinae					
<i>Melipona favosa</i>	*	-	F	F	Nop
<i>Oxytrigona daemoniaca</i>	*	-	F	F	Nop
<i>Oxytrigona mellicolor</i>	*	-	F	F	Nop
<i>Partamona</i> sp. 1	*	-	F	F	Nop
<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	*	-	F	F	Nop
<i>Trigonisca angostula</i>	*	-	F	F	Nop
<i>Trigona fulviventris</i>	*	-	F	F	Nop
HALICTIDAE					
<i>Megalopta</i> sp	*	-	F	F	Nop
FORMICIDAE					
sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
VESPIDAE					
<i>Protopolybia</i> sp. 3	*	+	PF	PF	Nop
<i>Polybia</i> sp. 1	*	+	PF	PF	Nop
DIPTERA					
DROSOPHILIDAE					
<i>Drosophila</i> sp. 1	*	+	F	F	Nop
CALLIPHORIDAE					
sp. 1	+	-	F	F	Nop
HETEROPTERA					
Gn 1 sp.1	*	*	F	F	Poc

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 4). La importancia relativa de cada insecto como polinizador (IRIP) muestra que de las 22



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

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 transportó cerca del 25 % del polen 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 5). 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 4. Valores del índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa (IRP) como polinizador para los visitantes de *B. guineensis*. Valores calculados a partir de abundancias relativas en fase femenina (AB), eficiencia en transporte de polen (ETP).

Especies	AB	ETP	IVIP	IRIP
<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	0.00193
<i>Trigonisca angostula</i>	12	25	300	0.00322

Eficiencia reproductiva.

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 infrutescencia 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



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



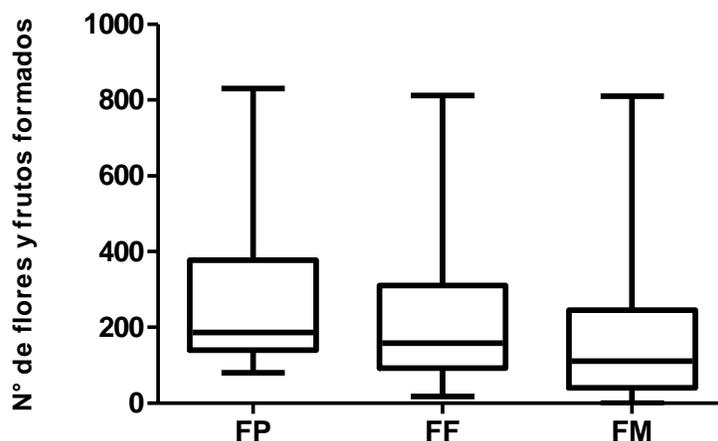
USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

de 173,64 (DS = 183,90) por infrutescencia. Al comparar los valores de todos los grupos de 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 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 5) .

De acuerdo a lo anterior, la producción promedio de frutos que se forman por flores alcanza un porcentaje del 76%, indicando una alta eficiencia en *Bactris guineensis*, como esta palma tiene una semilla por fruto, 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%, lo cual indica un valor alto de fecundidad, aunque solo el 57% llega a convertirse en frutos maduros, lo cual es 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.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Figura 5. Eficiencia reproductiva de *B. guineensis* a partir de la relación (FP) flores formadas, (FF) frutos formados y (FM) frutos maduros.

Discusión

Los resultados indican que *B. guineensis* sigue un patrón reproductivo semejante a otras especies del género (Tabla 5), teniendo como principales características ser una palma monoica dicogámica tipo protógina lo que significa que las flores femeninas están activas antes que las masculinas; con floración nocturna y que atrajo gran cantidad de insectos en fase femenina, pero tan sólo participaron en la polinización especies de Curculionidae y Nitidulidae, los cuales transfieren polen en cantidad y calidad suficientes lo que permite que se formen frutos con alta eficiencia alcanzando valores de 76%.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Tabla 5: Comparación de aspectos reproductivos en especies del género *Bactris*. S.I: Sin información reportada, * hora de antesis masculina del día siguiente de la apertura de la bráctea. PC: polinización cruzada, NAP: No Apomixis. NAup: No autopolinización.

Especie	Fecha pico de floración	Fecha producción de fruto Maduros	Hora de apertura bráctea	Fase femenina	Fase masculina	Termogenesis apertura de la inflorescencias (° C)	Termogenesis masculina (° C)	Polinizadores	Sistema reproductivo	Referencia
<i>B. bidentula</i>	Oct – Feb	S.I	05:30-06:30	05:30-06:30	17:00 - 18:20*	S.I	S.I	Curculionidae	PC	(Moraes y Sarmiento, 1992; Listabarth, 1996)
<i>B. bifida</i>	Oct – Nov	S.I	15:45-16:30	15:45-16:30	17:30-19:00*	3,8-6,3	3,6-5	Curculionidae Dynastidae	PC	(Listabarth, 1996)
<i>B. monticola</i>	Oct – Nov	S.I	18:00-18:30	18:00-18:30	17:15-17:30*	7,3-8,2	8,4- 9,7	Curculionidae Dynastidae	PC	(Listabarth, 1996)



Ejecutado por:

En la zona:

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

<i>B. gasipaes</i>	Jul – Nov	Feb-abril	16:00-17:20	16:00-17:20	17:45-18:15*	7,9-9,8	3,3-3,8	Curculionida e Dynastidae	PC	(Beach, 1984; Mora y Urpiy Solís, 1980; Henderson, 1988; Listabarth, 1996)
<i>B. longiseta</i>	Feb – Jun	S.I	17:15 - 18:00	17:15 - 18:00	S.I	S.I	S.I	Curculionida e 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	Curculionida e Dynastidae	S.I	(Beach, 1984)
<i>B. wendlandi ella</i>	Ene, Mar, Agos.	S.I	17:15 - 18:00	17:15 - 18:00	S.I	S.I	S.I	Dynastidae	S.I	(Bullock, 1981)
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>Trailiana</i>	May	Abril-agosto	17:00 - 18:00	17:00 - 18:00	18:00 *	7,2	2,6	Nitidulidae Curculionida e	PC	(Henderson et al., 2000)



Ejecutado por:

En la zona:

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

<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> , 2000)
<i>Bactris killipii</i>	Ene-Mar	S.I	17:00 - 18:00	17:00 - 18:00	17:20 - 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 - 17:40	17:00 - 17:40	16:30 - 17:40*	3,3	2,4	Curculionidae	PC	(Henderson <i>et al.</i> , 2000)
<i>B. guineensis</i>	Jun-Jul	Jul - Agos	18:00- 20:00	18:00- 20:00	18:00-	3,4	3,1	Curculionidae Nitidulidae	PC NAp	Presente estudio



Ejecutado por:

En la zona:



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

		Nov Dic			20:00				NAup	
--	--	---------	--	--	-------	--	--	--	------	--



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Las anteriores características del patrón reproductivo encontrado en *B. guineensis* genera varias interpretaciones, una de ellas tiene que ver con el sistema reproductivo, dado que la palma presenta flores unisexuales con una separación entre la fase femenina y masculina de 24 horas hace improbable la autopolinización, debido a que no forma frutos por apomixis y como la inflorescencia se mantiene parcialmente cubierta por la bráctea peduncular en fase femenina y los estigmas permanecen ocultos por los botones florales de las flores masculinas es improbable que ocurra la polinización por el viento. La geitonogamia o coincidencia de dos inflorescencias en anthesis en el mismo individuo aunque puede suceder principalmente durante los picos de floración, ésta fue poco frecuente, y de ocurrir la fertilización de las flores por ésta vía se evita por la incompatibilidad encontrada (Tabla 2). Con base lo anterior, *B. guineensis* debe ser considerada como una palma con un sistema reproductivo xenogámico, con polinización cruzada tipo obligada y dependiente de insectos para transportar y depositar el polen. El traspaso de polen entre los individuos de la población en esta especie siempre estuvo asegurado debido a que la fase femenina atrajo la mayor cantidad de insectos que en promedio comprendió 2356, con evidencia de polen en sus cuerpos (Tabla 4) que al entrar en contacto con los estigmas receptivos lo depositaron de forma eficiente.

Sin embargo, cabe resaltar que las polinizaciones efectivas realizadas por la gran cantidad de insectos, se debió al hecho que la palma presentó un mecanismo de polinización altamente sincronizado (Figura 6). La sincronización consistió en que los eventos remoción y deposición de polen coinciden de manera precisa con la fase femenina (receptividad estigmática) y fase masculina (liberación y caída de flores masculinas). Durante todo el período reproductivo cada inflorescencia en cada macolla abrió sincrónicamente entre las 18:00 y 20:00 horas, en ese momento todas las flores femeninas estaban receptivas, y fueron visitadas por tres especies de coleópteros (*Mystrops* sp 1, *Adrantobius* sp. 1 y *Phyllotros* sp. 1), los cuales llegan cargados de polen el cual depositan en los estigmas al entrar en contacto con las flores femeninas en los recorridos que realizan por toda inflorescencia. Estos insectos y otros que llegan a lo largo del día permanecen en la inflorescencia,



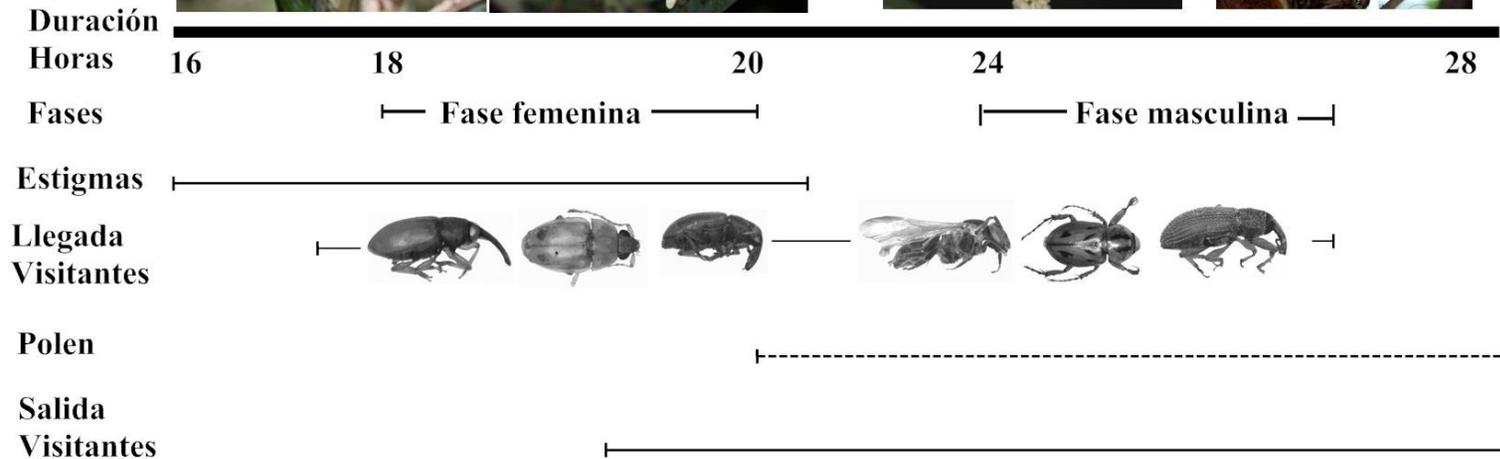
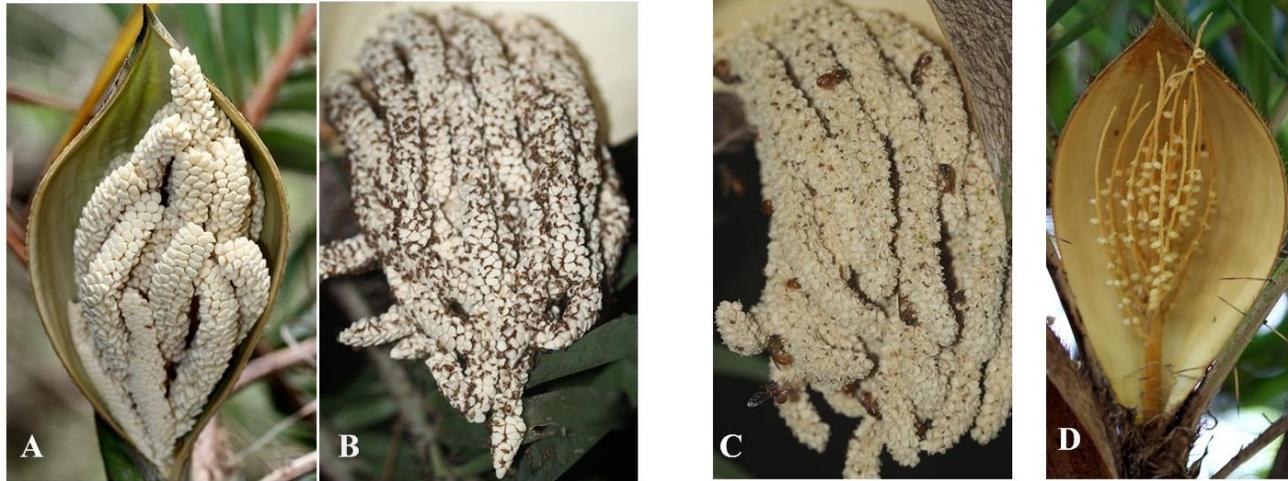
Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano

Programa Paisajes de Conservación-Caribe





Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Figura 6. Secuencia de sincronización ocurrida en la polinización de *B. guinnensis*. A. inicio de la antesis, B. Llegada de visitantes en fase femenina C. fase masculina con visitantes colectando polen. .D. Caída flores masculinas



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

copulando, tratando de ingresar a los botones florales de las flores masculinas, y de manera sincrónica todas las flores masculinas de la inflorescencia abren y exponen el polen, pero muy rápidamente caen de la inflorescencia obligando a los insectos que permanecían dentro a abandonarla y comenzar la búsqueda de una nueva inflorescencia, generalmente una inflorescencia femenina recién abierta en otro individuo (Figura 6).

La alta sincronización de eventos reproductivos y polinización al parecer es la principal estrategia reproductiva del género *Bactris*, ya que también ha sido observado en especies como *Bactris gasipaes* (Essig, 1971; Mora urpi & Solis, 1980; Beach, 1984); *B. hondurensis* y *B. longiseta* (Bullock, 1981); *B. coloradonis* (Beach, 1984); *B. glaucescens* (Moraes & Sarmiento, 1992); *Bactris* sp.1, sp.2 (Listabarth, 1992); *B. bifida* y *B. maraja* como *B. monticola* (Listabarth, 1996); *B. maraja*, *B. hirta*, y *B. simplicifrons* Mart. (Ktichmeister *et al.*, 1998); *B. hirta*, *B. simplicifrons* y *B. maraja* (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). Los únicos casos que no presentan este patrón reproductivo fueron *B. gastoniana* (Henderson *et al.*, 2000) y *B. bidentula* (Moraes y Sarmiento, 1992; Listabarth, 1996).

Aunque cada inflorescencia de *B. guineensis* pareciera estar activa durante todo el tiempo luego de la apertura de la bráctea, las flores femeninas sólo están activas las primeras cuatro horas de la primera noche y las flores masculinas abren y están activas pocas horas al inicio de la segunda noche y luego caen. Sólo en estos cortos intervalos de tiempo es cuando ocurre la recepción de polen en estigmas y movimiento de polen entre individuos. De tal manera que el mecanismo de reproducción en la palma ocurren en breve intervalos de tiempo, y repetitiva en las dos noches que están activas las flores y durante todo el tiempo de la reproducción.

Presentar similitud en horas de apertura y tiempos de duración entre las fases femenina y masculina en palmas monoicas es un fenómeno poco antes visto, generalmente en palmas monoicas se presenta diferencia en los tiempos de duración y actividad de las fases, por ejemplo, en especies protóginas como *Socratea exorrhiza* se ha reportado



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

duración de la fase femenina de 2-4 horas y 3 días en la fase masculina (Henderson, 1998; Núñez, 2014), en especies de *Astrocaryum* la duración de la fase femenina fue de 3 horas y 3 días en la fase masculina (Burquéz *et al.*, 1987), en *Acrocomia aculeata* duración de la fase femenina de 2-4 horas y 3 días en la fase masculina (Scariot *et al.*, 1991), y en *Manicaria saccifera* duración de la fase femenina de 2-4 horas y 3 días en la fase masculina (Copete *et al.*, en prensa). De igual manera en palmas protandras se ha reportado de 2 días duración de la fase femenina de 2-4 horas y 3 días en la fase masculina en especies de *Oenocarpus* (Küchmeister *et al.*, 1998; Oliveira, 2002; Núñez & Rojas, 2008, Núñez *et al.*, 2015), 3 días duración de la fase femenina de 2-4 horas y 3 días en la fase masculina en especies de *Geonoma* (Listabarth, 1993; Borchsenius, 1997), de 5 días en especies de *Aiphanes* (Borchsenius, 1993), 15 días en especies de *Euterpe* (Küchmeister *et al.*, 1997).

En palmas la atracción y visita de los insectos está determinada por la recompensa que las inflorescencias ofrecen a sus visitantes, por tal motivo la diferencia en la duración de fases tiene gran importancia con respecto a la atracción y mantenimiento de los visitantes y posibles polinizadores. En *B. guineensis* tener una fase floral masculina corta al parecer no es un problema y por el contrario este rasgo adaptativo le permite mantener un flujo eficiente de polen que asegura la polinización cruzada ya cada vez que caen las flores masculinas los insectos deben abandonar la inflorescencia e ir en busca de otra, generalmente a otra macolla que en ese preciso momento tienen flores femeninas receptivas

Generalmente en palmas con fase masculina larga se presentan ritmos de floración, es decir cada día abre un número determinado de flores que están activas por pocas horas y luego caen de la inflorescencia (Scariot *et al.*, 1991, Küchmeister *et al.*, 1997, Núñez & Rojas, 2008, Núñez *et al.*, 2015). En *B. guineensis* no se presentó dicho ritmo de floración en la fase masculina a nivel de la inflorescencia, pero de manera sorprendente el ritmo de floración se presentó si a nivel de la macolla. En cada palma conformada por cerca de 239 tallos, cada día abría un número determinado de inflorescencias que duraban activas las dos noches como se ha descrito anteriormente y al día siguiente nuevas



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

inflorescencias entraban en anthesis, semejando lo que sucede a nivel de las inflorescencias en otros géneros de palmas monoicas. El ritmo de floración en cada macolla dependió del tamaño y del número de flores que se desarrollaron, en un periodo reproductivo puede producir hasta 76 Inflorescencias que rítmicamente van abriendo semejando lo que sucede a nivel de la inflorescencia en otras palmas. Los ritmos de floración aseguran recompensas principalmente polen que atrae y sacia a los polinizadores y otros visitantes, al car los insectos abandonan y buscan otra inflorescencia. En *B. guineensis* la estrategia para mantener y saciar lo polinizadores es producir alto número de inflorescencias por macolla que paulatinamente van abriendo, con lo cual asegura polinizadores y mantener la sincronización entre fases es decir cada vez que termine una fase masculina al abandonar dicha inflorescencia los polinizadores tengan alta probabilidad de encontrar una inflorescencia en fase femenina.

Por otra parte, Al igual que en otras especies protóginas en *B. guineensis* tan pronto abren las inflorescencias no existe recompensa floral, pero aun así fue en esta fase donde llegaron mayor número de insectos (Figura 6), mostrando un comportamiento diferente, ya que en la mayoría de las palmas sean dioicas y monoicas las mayores abundancias de visitantes siempre se encuentran en las fase masculina (Anderson *et al.*, 1988; Scariot *et al.*, 1991; Kűchmeister *et al.*, 1997, Núñez & Rojas, 2008, Núñez *et al.*, 2015)

La separación temporal de fases o dicogamia ha sido entendida como una estrategia para evitar el entrecruzamiento y es un fenómeno común en palmas monoicas (Bullock, 1981; Beach, 1984; Anderson *et al.*, 1988; Scariot *et al.*, 1991; Padilha *et al.*, 2003) y en *B. guineensis* funciona perfectamente, sin embargo los contrastes en la protoginia y protandria son temas aún sin esclarecer. El único carácter mencionado hasta ahora menciona una asociación de palmas protóginas con palmas polinizadas por coleópteros, mientras que protandras por abejas y moscas (Silberbauer-Gottsberger, 1990), pero la participación de coleópteros en los dos tipos descarta dicha afirmación. Fuerte evidencia apunta a que la dicogamia en palmas es un rasgo adaptativo que ha seleccionado el tipo de polinizador y ha evolucionado como respuesta a la íntima asociación que tienen las



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

especies de palmas con un tipo o grupo de polinizadores. Las palmas protóginas mantienen relaciones muy estrechas con pocas especies de insectos que actúan como polinizadores, estos grupos de insectos dependen de las inflorescencias porque allí se reproducen, por eso cada inflorescencia es un recurso que hay que visitar por obligación Anderson *et al.*, 1988; Scariot *et al.*, 1991; Küchmeister *et al.*, 1997, Núñez & Rojas, 2008, Núñez *et al.*, 2015).

La relación obligada entre la palma de Corozo de Lata mutua y sus tres polinizadores *Mystrops* sp 1, *Adrantobius* sp. 1 y *Phyllotros* sp. 1 encontrada en este trabajo, ocurre porque estos coleópteros se reproducen en las flores y llevan su ciclo dentro de la inflorescencia, allí además de parejas encuentran gran cantidad de polen para alimentarse ya que sus larvas son polívoros obligados, por ello la aparición de una inflorescencia permite que estos insectos mantengan gran cantidad de descendencia que aseguran a su vez respuestas inmediatas y traspaso de polen eficientemente cada vez que una inflorescencia con estigmas receptivos entra en antesis. La mutua dependencia entre palmas y sus polinizadores ha sido observada en un alto número de especies de palmas principalmente en los géneros como *Attalea* (Núñez *et al.*, 2005), *Oenocarpus* (Küchmeister *et al.*, 1997; Núñez & Rojas, 2008; Núñez *et al.*, 2015) y *Acrocomia* (Scariot *et al.*, 1987) *Astrocaryum* (Búrquez *et al.* 1987) entre otros, todos ellos se caracterizan por ser palmas monoicas, dicogámicas.

En estos casos en los que los coleópteros que polinizan y desarrollan su ciclo de vida dentro de las estructuras reproductivas de las plantas que polinizan, han sido catalogados como sistemas especializados de polinización y se han registrado en un gran número de familias de plantas, además de las palmas. Algunas de las familias son 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 1, *Adrantobius* sp. 1 y *Phyllotros* sp. 1 y *B. guineensis* puede ser a nivel del género *Bactris* ya que estos dos grupos de insectos han sido reportados como polinizadores en otras especies como *Bactris gasipaes* (Beach, 1984); *B. longiseta* (Bullock, 1981); *B. coloradonis* (Beach, 1984); *B. glaucescens* (Moraes & Sarmiento, 1992); *Bactris* sp.1, sp.2



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

(Listabarth, 1992); *B. bifida* y *B. maraja* como *B. monticola* (Listabarth, 1996); *B. maraja*, *B. hirta*, y *B. simplicifrons* Mart. (Ktichmeister *et al.*, 1998); *B. hirta*, *B. simplicifrons* y *B. maraja* (Listabarth, 1999); y *B. bidentula* (Moraes y Sarmiento, 1992; Listabarth, 1996).

La participación de estos dos grupos de 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* (Núñez 2014), *Wettinia quinaria* (Núñez *et al.* 2005), *Phytelephas aequatorialis* (Ervik *et. al* 1995), *Astrocaryum mexicanum* (Búrquez *et al.* 1987), *Attalea funifera* (Voeks 1987) y *S Orbignya phalerata* (Anderson *et al.*, 1988).

Tener polinizadores íntimamente asociados y con dependencia mutua asegura la formación de frutos y para especies como *B. guineensis* que sus frutos son aprovechados comercialmente es de trascendental importancia, sin embargo hay que seguir estudiando dicha relación. Se debe conocer el grado de especificidad, si dicha relación se mantiene a lo largo de la extensión de la palma, igualmente es importante seguir el ciclo de vida de estos polinizadores entre otros aspectos, más si se piensa en la domesticación de la especie o un aprovechamiento más extensivo de la especie.

Agradecimientos

Para la financiación del proyecto contamos 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”. Los autores agradecen 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 permitirnos realizar toda la fase de campo en sus terrenos.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Literatura citada

Anderson, A.B., W. Overal & A. Henderson. 1988. Pollination ecology of a forest dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart) in Northern Brazil. *Biotropica* 20: 192–205.

Barfod, A.S., M. Hagen & F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annal of Botany*. 1–14.

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 seemannii* in Colombia: An adaptation to staphylinid beetles. *Biotropica* 28: 682–696.

Borchsenius F (1993). Flowering biology and insect visitation of three Ecuadorean *Aiphanes* species. *Principes* 37: 139-150.

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., J. Sarukhán & A. Pedraza. 1987. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. Soc. 94: 407–419.

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. pág. 451

Casas, L., C. Gamba-Triminiño y K. Benavides. 2013. Corozo de lata (*Bactris guineensis*). Págs. 103 – 108. En: R. Bernal. y G. Galeano (Eds.) Cosechar sin destruir - Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas. Facultad de Ciencias-Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 244 pp.

Copete, J., D. Mosquera y L. A. Nuñez. 2011. Ecología de la polinización de la palma *Manicaria saccifera* (Gaertn). Un caso de mutualismo obligado Palma-Polinizador. En



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Libro de resúmenes. Simposio internacional “impacto de la cosecha de palmas en los bosques tropicales”. Agosto 5-12 de 2011. Leticia-Colombia. 105pp

Dafni, A. 1992. *Pollination Ecology. A practical approach*. Oxford University Press, Oxford.
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.
URL <http://www.infostat.com.ar>

Essig, C. B. 1971. Observations of pollination in *Bactris*. *Principes* 15: 20-24.

Ervik, F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* (Calamoideae) and *Aphandra natalia* in Ecuador (Phytelephantoideae). Pages 7–12 in W. Barthlott, C. Naumann, C. Schmidt-Loske & K. Schuchmann (eds). *Animal-plant Interactions in Tropical*

Environments. Zoologische. Zoologisches Forschungsinstitute and Nuseum Alexander Koenig, Bonn.

Ervik, F. & P. Feil. 1997. Reproductive biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. *Biotropica*. 29: 309-317.

Faegri, K. & L. Van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. New York. 224 pp.

Fava, W.S., W. Covre & M.R. Sigrist. 2011. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the pantanal, Brazil. *Flora* 206: 575–584.

Franz, N. 2005. Towards a phylogeneticsystem of derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *SystematicEntomology* 31:1-68.

Galeano, G. 2013. Usos de las palmas nativas de Colombia. Págs. 12 – 23. En: R. Bernal. y G. Galeano (Eds.) *Cosechar sin destruir - Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas*. Facultad de Ciencias-Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 244 pp.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Galeano, G. & R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia. Guía de campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.

Genty, P.; Garzón, A.; Luchini, F. & Delvare, G. 1986. Polinización entomófila de la palma africana en América Tropical. *Oleagineux (Francia)* 41 (3): 99-112.

Gibernau, M., Barabé, D., & Labat, D. 2000. Flowering and pollination of *Philodendron melinonii* (Araceae) in French Guiana. *Plant Biol.* 2: 330–333.

GraphPad Prism version 5.00 for Windows. GraphPad Software, San Diego California USA.

Hammer Ø, DAT Harper & PD Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontología Electrónica* 4: 1-9.

Henderson, A. 1986. A Review of pollination studies in the Palmae. *Botanical Review* 52: 221–259.

Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. Field guide to the Palma of the Americas. Princeton. University press, Princeton. 352pp. 144 p.

Henderson, A. 2000. *Bactris* (Palmae). *Flora Neotropica Monograph* 79: 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.

Hernández, C.J.; Sánchez, E. 1992. Biomas terrestres de Colombia. Págs. 153-174. En: Halffter, I.G. (ed.). *La Biodiversidad Biológica de Iberoamérica*. CYTED, Inst. De Ecología y Secretaria del Desarrollo Social, México.

Holdridge, L.R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. IICA, San José.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

IDEAM. 2015. Instituto de estudios ambientales datos climáticos 2013 y 2014.

IGAC. 1969. Monografía del Departamento de Sucre. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Bogotá, Colombia.

Kearns, C.A. & D.W. Inouye. 1993. Techniques for pollination Biology University press of Colorado. 583pp.

Küchmeister, H. 1997. Reproduktionsbiologie neotropischer Palmen eines Terra firme-Waldes im brasilianischen Amazonasgebiet. Ph. D. Thesis, Justus-Liebig-Universität, Gießen, Germany.

Küchmeister, H., A. Webber, G. Gottsberger & 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.

Knudsen, J. T. (1999). Floral scent chemistry in geonomid palms (Palmae: Geonomeae) and its importance in maintaining reproductive isolation. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 83, 141-168.

Listabarth, C. 2001. Palm pollination by bees, beetles and flies: Why pollinator taxonomy does not matter. The case of *Hyospathe elegans* (Arecaceae, Arecoidae, Areceae, Euterpeinae). *Plant Species Biology* 16, 165–181.

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, Ch. 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. 1994. Pollination and pollinator breeding in *Desmoncus*. *Principes*, 38, 13–23.

Listabarth, C. 1992. A survey of pollination strategies in the Bactridinae (Palmae). *Bulletin l'Institut Français d'Etudes Andines*. 21(2): 699 -714.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Martén, S. & Quesada, M. 2001. Phenology, sexual expression, and reproductive success of the rare neotropical palm *Geonoma epetiolata*. *Biotropica*. 33(4): 596-605.

Medeiros, B. & Nuñez, L. A. (2013). Three new species of *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 from Colombia. *Zootaxa*, 3636(2), 394-400.

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* (Palmae) en el bosque de galería (Depto. Beni, Bolivia). *Bull. Inst. Fr. Etudes andines*. 21 (2): 685-698.

Núñez L.A., R. Bernal & J. Knudsen. 2005. Diurnal palm pollination by Mytropicine beetles: is it weather-related?. *Plant Systematic and Evolution*. 254: 149–171.

Núñez, L.A & 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., & Carreño, J. (2013). Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. In C. A. Lasso, A. Rial, & V. González (Eds.), *Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela)* (p.p. 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. A.; C. Isaza & G. Galeano. 2015. Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. *Rev. Biol. Trop.* Vol. 63 (1): 35-55.

Padilha, O., G. Couturier & P. Beserra. 2003. Biología da polinização da Palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil *Acta Botânica Brasileira* 17(3): 343–353.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Rojano, B., I.C. Zapata y F.B. Cortes. 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.

Scariot, A., O. Lleras & J. Hay. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. Biotropica 23:12- 22.

Schmid, R. 1970. Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana* Palmae. Principes. 14:3-9.

Silberbauer-Gottsberger I. 1990. Pollination and evolution in palms. Phytol 30: 213–233.

Voeks RA (2002). Reproductive ecology of the piassava palm *Attalea funifera* of Bahia Brazil. Journal Tropical Ecology 18:121-136.

Zapata, T. R. & M. T. K. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. Biotropica 10: 221-230.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano