

Biología reproductiva de la palma amarga (*Sabal mauritiiformis*: Arecaceae): especie económicamente importante para la Costa Caribe colombiana

Reproductive biology of palma amarga (*Sabal mauritiiformis*: Arecaceae):
economically important species for the Colombia Caribbean Coast

Edwin Brieva-Oviedo ^{1*} | Luis Alberto Núñez-Avellaneda ²

- Recibido: 20/sep/2018
- Aceptado: 22/abril/2020
- Publicación en línea: 21/may/2020

Citación: Brieva-Oviedo E, Núñez-Avellaneda LA. 2020. Biología reproductiva de la palma amarga (*Sabal mauritiiformis*: Arecaceae): especie económicamente importante para la Costa Caribe colombiana. *Caldasia* 42(2):278-293. doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v42n2.75595>.

ABSTRACT

Sabal mauritiiformis is one of the most important non-timber natural economic resources in the Colombian Caribbean and its leaves are widely marketed for housing. The study was conducted between January 2013 and December 2015, during which floral biology phases were recorded every four hours for fifteen days. The reproductive system was determined through controlled pollination assays in 3000 flowers. The reproductive efficiency was evaluated from 21 inflorescences, in which we recorded the number of flower buds, flowers, ripe fruits and aborted fruits. The floral visitors were determined from 32 inflorescences and their behavior documented from direct observations. Reproductive palms of *Sabal mauritiiformis* presented between one to nine inflorescences. Flowering occurred from April to November. Each inflorescence blooms for 10–20 days, with hermaphrodite flowers that entered anthesis between 01h:00–04h:00, although anther dehiscence occurred between 06h:30–07h:30 and the stigmas were receptive between 10h:00–13h:00. *Sabal mauritiiformis* is self-incompatible, non-apomitic and predominantly xenogamic. A total of 65 species of insects and ten of arachnids visited inflorescences, but effective cross-pollination is predominantly carried out by the stingless bees (*Meliponini*), *Nannotrigona mellaria* and *Scaptotrigona* sp. 1. The documented reproductive efficiency was only 7.6 %, a phenomenon that could be associated with the continuous cutting of leaves, high rates of flower predation and low efficiency of pollen transport.

Keywords. Bitter palm, dry forest, mellitophily, phenology, reproductive efficiency

^{1*} Grupo de investigación en Biotecnología Vegetal. Universidad de Sucre. Sincelejos, Colombia. ebrieva@gmail.com

² Grupo de investigación en bioprospección y conservación biológica. Departamento de Ciencias Básicas, Programa de Biología Universidad de La Salle. Bogotá, Colombia. lanunez@unisalle.edu.co

* Autor para correspondencia



RESUMEN

Sabal mauritiiformis es uno de los recursos forestales no maderables económicamente más importantes en el Caribe colombiano pues sus hojas se comercializan para techado de viviendas típicas. Entre enero de 2013 y diciembre de 2015 se observó quincenalmente su fenología reproductiva, las fases de la biología floral se siguieron cada cuatro horas durante quince días. Se estudió el sistema reproductivo realizando polinizaciones controladas en 3000 flores. La eficiencia reproductiva se evaluó siguiendo a 21 inflorescencias, registrando el número de botones florales, flores, frutos maduros y frutos abortados. Los visitantes florales se determinaron a partir de capturas de 32 inflorescencias y al igual que su comportamiento se registró a partir de observaciones directas. Las palmas reproductivas de *S. mauritiiformis* presentaron entre una a nueve inflorescencias. La floración ocurrió desde abril a noviembre. Cada inflorescencia florece entre diez y 20 días, con flores hermafroditas que entran en antesis entre 01h:00–04h:00, pero las anteras liberan polen entre 06h:30–07h:30 y los estigmas estuvieron receptivos entre las 10h:00–13h:00. *S. mauritiiformis* es auto-incompatible, sin apomixis y predominantemente xenógama. Un total de 65 especies de insectos y diez de arácnidos visitaron las inflorescencias, pero la polinización cruzada fue realizada principalmente por las abejas *Nannotrigona mellaria* y *Scaptotrigona* sp.1 (Meliponini). La eficiencia reproductiva fue sólo el 7,6 %, 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. Bosque seco, eficiencia reproductiva, fenología, melitofilia, palma amarga

INTRODUCCIÓN

La estrategia reproductiva de una especie comprende un conjunto de procesos asociados a la producción de descendencia (Pereira y Coimbra 2019). En este sentido, la viabilidad de las poblaciones en la mayoría de las plantas es asegurada por la producción de semillas, lo cual requiere de una polinización eficiente (Navarro-Pérez *et al.* 2019). Es así como en la mayoría de los casos, polinizaciones efectivas conllevan al éxito reproductivo de los individuos y a altos niveles de flujo de genes entre poblaciones. Sin embargo, en muchas de las especies de angiospermas el éxito reproductivo es bajo debido a que se producen menos frutos del total de flores que se forman (Baskin y Baskin 2018).

El género *Sabal* se caracteriza por presentar palmas solitarias y hermafroditas de hasta 25 metros de altura (Galeano y Bernal 2010), estando conformado por 16 especies distribuidas desde el sureste de Estados Unidos y el noroeste de México, hasta Colombia, Venezuela y las Antillas (Zona 1990, Galeano y Bernal 2010). A pesar de su abundancia, su uso y su relativa accesibilidad, las especies de *Sabal* han sido ignoradas en investigaciones relacionadas sobre los aspectos de su biología reproductiva. Hasta la fecha sólo se han reportado estudios en el tema para tres especies del

género, Brown (1976) sobre *S. palmetto* (Walter) Lodd, Ramp (1989) en *S. minor* (Jacq.) Pers. y Zona (1987) en *S. etonia* (Swingle ex Nash).

La Palma Amarga como es conocida *S. mauritiiformis* H. Karst, Griseb y H. Wendl, es la única del género que se encuentra en Colombia (Galeano y Bernal 2010), donde frecuentemente crece en relictos de vegetación del bosque seco tropical, en potreros y asociada con agroecosistemas donde las dejan crecer debido al amplio uso de sus hojas en el techado de viviendas típicas, kioscos y construcciones de uso turístico (Zona 1990, CUDESAC - CARSUCRE 2007, Andrade-Erao y Galeano 2016). En el Departamento de Sucre, es una de las palmas más abundantes y la comercialización de las hojas anualmente genera alrededor de \$ 1.066.780.000 COP (CUDESAC - CARSUCRE 2007), por lo que este recurso vegetal representa un importante valor económico, cultural y ambiental para los habitantes del departamento.

La extracción y comercio de las hojas de palma amarga las convierten en uno de los recursos forestales no maderables más ampliamente utilizado en la región Caribe colombiana, además de la hoja, se utilizan los estipes como postes, canales, cercados, alimento y medicina (CUDESAC - CARSUCRE 2007, Andrade-Erao y Galeano 2016);

el aprovechamiento de la hoja en la mayoría de los casos se hace de manera extractivista cortando entre diez a doce hojas cada año.

Los efectos antrópicos como la fragmentación del bosque, el cambio en el uso del suelo y el corte excesivo de la hoja pueden tener un efecto negativo sobre aspectos de historia natural de esta planta, poniendo en riesgo la viabilidad de poblaciones naturales, por lo que se hace necesario desarrollar programas de uso y manejo sostenible, y para tal fin, es prioritario generar conocimiento de base que incluya aspectos de su biología reproductiva, ecología de la polinización, éxito reproductivo entre otros (Bernal 2013).

De acuerdo con lo anterior, se buscó abordar las siguientes preguntas de investigación: ¿Cuál es la duración de los eventos reproductivos de *S. mauritiiformis*? ¿Cuál es el tiempo de desarrollo de sus estructuras reproductivas? ¿Alcanza esta palma un éxito reproductivo eficiente? Responder a estas preguntas nos permitirá aceptar o rechazar la hipótesis planteada en este trabajo que consiste en sí el patrón reproductivo, los eventos fenológicos y los polinizadores de *S. mauritiiformis* son similares a los de sus géneros obedeciendo a rasgos evolutivos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en un agroecosistema en el noroeste del municipio de Sincelejo, departamento de Sucre-Costa Caribe de Colombia (9°14'56,1" Norte, 75°26'4,1" Oeste, a 132 m de altitud). En la zona se presenta un promedio anual de precipitación de 1234 mm, humedad relativa de 77 % y 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 precipitación (Aguilera 2005). El área se encuentra dentro de una zona de vida bosque seco tropical (bs-T), según en el sistema Holdridge (1978). El área donde está la población se caracteriza por su alta intervención, dominancia de potreros con ganadería extensiva, pequeñas áreas con cultivos de pan coger y presencia de un denso parche de palma amarga conformados por 1105 individuos reproductivos (Obs. pers.).

Especie estudiada

Sabal mauritiiformis se distribuye desde el sur de México, Belice, Guatemala, Panamá, hasta la costa norte de Colombia, Venezuela, y Trinidad (Zona 1990). En Colombia se

encuentra en las tierras bajas del Caribe habitando hasta los 400 m (Galeano y Bernal 2010).

Morfología de la inflorescencia

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.

Fenología reproductiva

El estudio se realizó durante 36 meses consecutivos, entre enero de 2013 y diciembre de 2015; en este periodo se realizaron observaciones cada quince días para determinar el ritmo y la intensidad de floración a nivel de la población. Se siguieron 400 individuos adultos reproductivos, en ellos se registraron las inflorescencias que emergieron y florecieron y el número de individuos en floración durante los tres periodos reproductivos. Se realizaron observaciones utilizando binoculares (Vitacom Zoom MC 10-50 x 30).

Biología floral

Se utilizó una escalera de aluminio de 10 m para acceder a las flores y registrar las actividades reproductivas. Se estableció la hora de apertura de 6820 botones florales en 110 inflorescencias de 35 palmas adultas reproductivas. En las flores que entraron en anthesis se registró la hora de apertura del botón y el patrón de floración en la raquilla y en la inflorescencia. La receptividad estigmática se evaluó mediante cambios de coloración de estigmas por presencia de exudados, prueba colorimétrica por presencia de peroxidasa y a partir de ensayos de polinizaciones controladas, estas últimas se realizaron desde el mismo momento en que las flores abrieron y con intervalos de cuatro horas, hasta 60 horas. En total se polinizaron manualmente 750 flores de 10 palmas. Para determinar cambios en la superficie de los estigmas se siguieron y registraron con ayuda de una lupa portátil de 40X, todos los cambios morfológicos de los estigmas en 20 flores de diez palmas previamente marcadas. Las pruebas colorimétricas o prueba de peroxidasa se realizaron usando tiras de ensayo tipo MQuant® (Dafni 1992) en dicha prueba y a partir del contacto del

estigma con el reactivo líquido el estigma toma una coloración entre crema claro y rojo intenso de acuerdo con la concentración de peroxidasa presente en los tejidos.

La liberación o presencia de polen para ser movido, se evaluó haciendo seguimiento a las anteras con ayuda de una lupa portable de 40X determinando el tiempo exacto que el polen se expone. Adicionalmente, se realizó un bioensayo de germinación de granos de polen, siguiendo el procedimiento propuesto por Núñez *et al.* (2005); la evaluación de la germinación del polen se hizo cada 4 horas, desde flores en botón hasta 60 horas pasada la dehiscencia de las anteras.

Sistema reproductivo

Para determinar el sistema reproductivo de *S. mauritiiformis* se aislaron flores y se realizaron polinizaciones controladas, se evaluó el grado de incompatibilidad genética, y se compararon los resultados con polinización natural. Las pruebas estuvieron divididas en seis tratamientos: alogamia (AL), apomixis (AP), autoincompatibilidad por autogamia (ACa), y por geitonogamia (ACb y ACc) y polinización abierta (PA). Se aislaron con malla sintética 100 flores por individuo (n=5) para cada tratamiento y se emascularon cuando fue necesario, eliminando las anteras antes de anthesis masculina. Para el ensayo de autoincompatibilidad se realizaron polinizaciones con polen de la misma flor (autogamia: ACa), con polen proveniente de varias flores de la misma inflorescencia (Geitonogamia: ACb), y polen proveniente de una inflorescencia distinta, pero del mismo individuo (Geitonogamia: ACc). En todos los casos las flores permanecieron aisladas al menos 30 días, excepto para la polinización abierta. Para la evaluación de los resultados, se registró el número de frutos formados. Se analizaron estadísticamente los tratamientos, evaluando en primera instancia si existían diferencias significativas entre estos mediante un análisis de varianza. Luego con una prueba no paramétrica de comparaciones múltiples se evaluó si hay diferencias significativas entre los tratamientos. Se utilizó el software estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011). La tasa de autoincompatibilidad se evaluó mediante el índice de autoincompatibilidad propuesto por Dafni (1992).

Eficiencia reproductiva

La eficiencia reproductiva natural o aborto de unidades reproductivas se consideró en tres niveles, el número de flores por inflorescencia, el número de frutos por infrutescencia y el número de flores no desarrolladas o abortos. Se

escogieron al azar 21 inflorescencias de 21 individuos, se marcaron y se dejó que ocurriera el proceso reproductivo sin intervención. Comprobada la maduración de los frutos y previo al inicio de la dehiscencia se recolectaron las infrutescencias y se contaron los frutos formados y los abortos a partir de las cicatrices dejadas por cada flor en la raquilla; el número de flores se calculó a partir de la suma de frutos formados y los abortos. La producción de frutos se obtuvo dividiendo los valores promedio de frutos por infrutescencia y flores por inflorescencia (relación fruto/flor).

Visitantes florales y polinizadores

Se registró la composición de visitantes florales de *S. mauritiiformis* en 32 inflorescencias, realizando observaciones y recolecciones cada mes. Las recolecciones se realizaron embolsando y agitando la inflorescencia para lograr que los insectos cayeran dentro de la bolsa. Se documentó frecuencia, abundancia y eficiencia de cada especie capturada. Se calculó la abundancia de una especie como la suma de las abundancias parciales de cada recolección. Cada una de las especies de visitantes se categorizó como: **muy abundante** (***) cuando su número fue igual o superior a los 450 individuos; **abundante** (**) cuando presentaban abundancias entre 21 y 449 individuos; **rara** (*) cuando presentaban entre cinco- 20 individuos; y **esporádica** (+) cuando las especies presentaban entre uno y cuatro individuos (Núñez-Avellaneda y Rojas-Robles 2008).

Frecuencia

La frecuencia, expresada en porcentaje, se calculó dividiendo el número de palmas en el que cada especie de visitante fue observada por el número total de plantas estudiadas (n = 32). De acuerdo con lo anterior, se clasificaron a los visitantes florales en cuatro categorías modificando lo propuesto por Núñez-Avellaneda y Rojas-Robles (2008) especies muy frecuentes (FR) cuando están presentes en más del 75 % de las capturas; especies accesorias (AC) presentes entre el 50 y 74 % de las capturas; especies ocasionales (OC) presentes entre el 25 y 49 % y las especies esporádicas (ES) presentes en menos del 25 % de las capturas.

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 calculamos el índice de valor de importancia de los polinizadores (IVIP) asociados a palmas, propuesto por Núñez-Avellaneda y Rojas-Robles (2008), el cual evalúa el transporte de polen, eficiencia y fidelidad de cada especie de insecto.

RESULTADOS

Morfología

Sabal mauritiiformis es una palma de tallo delgado solitario que alcanzó alturas desde 1,4 hasta 25 m ($9,7 \pm 4,1$ DE) (Fig. 1a-b). Las inflorescencias son interfoliares, paniculadas, con raquillas que se encuentran repetidamente bifurcadas en ramas de cero hasta quinto orden y con una longitud promedio de 2,5 m ($\pm 0,4$ DE, $n = 22$) (Fig. 1c). Cada inflorescencia presentó en promedio 18 raquillas de primer orden ($\pm 2,7$ DE, $n = 22$); cada una de estas raquillas tiene en promedio 8302 flores hermafroditas solitarias (± 4717 DE, $n = 22$). Una inflorescencia presentó en

promedio 81778 flores (± 41.991 DE, $n = 22$ inflorescencias) (Fig. 1d). Las inflorescencias son ascendentes al inicio de la floración, pero descendentes cuando los frutos se forman (Fig. 1a). Los frutos son esféricos a ovoides, alcanzan un diámetro entre 8,8 a 11 mm; son de color marrón cuando alcanzan la madurez y tienen una sola semilla la cual es esférica ovalada.

Fenología reproductiva

S. mauritiiformis presenta floración del tipo intensiva debido a que el 90 % de los individuos reproductivos de la población florecieron durante los tres periodos evaluados. La floración empieza a finales de mayo coincidiendo con el

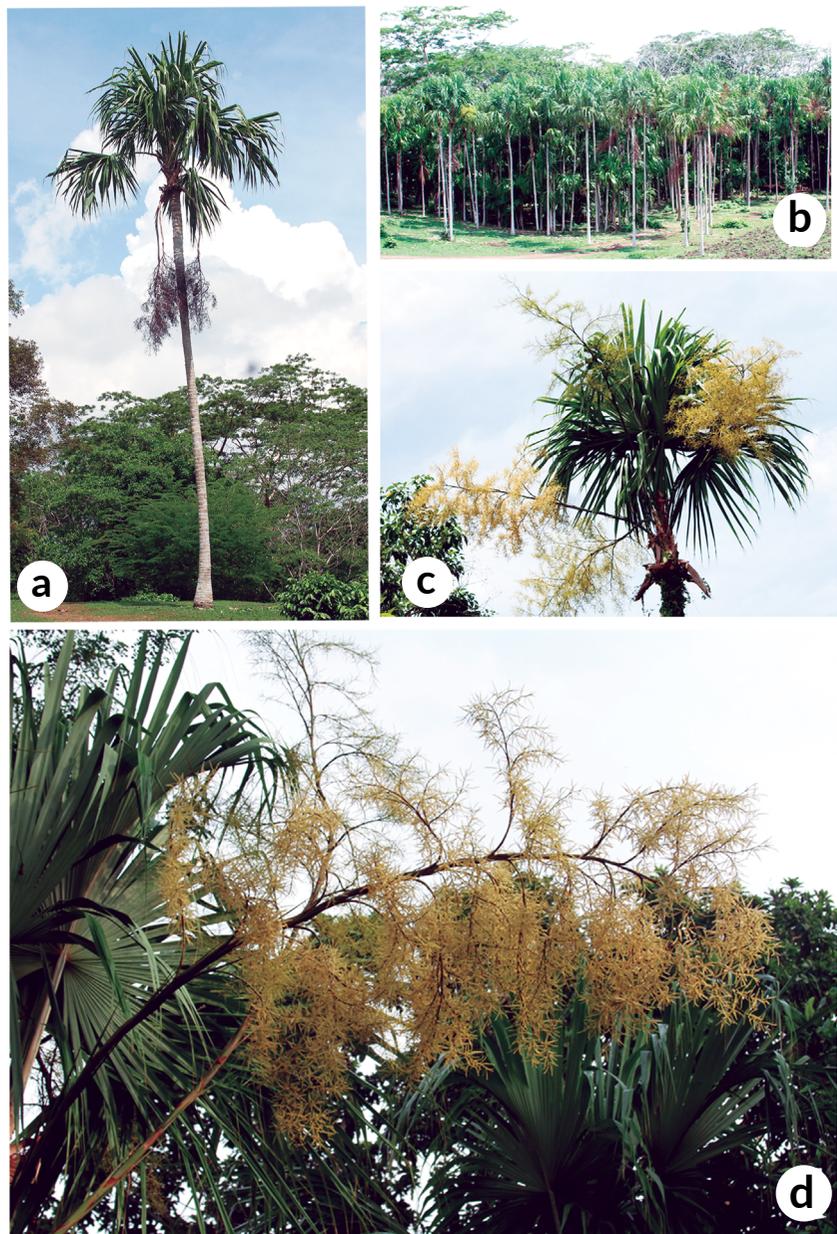


Figura 1. Hábito de crecimiento, población y estructuras reproductivas de *S. mauritiiformis*. **a.** Hábito de crecimiento; **b.** Población estudiada; **c.** Inflorescencias interfoliares; **d.** Detalle de inflorescencia.

periodo de menor precipitación y se extiende hasta noviembre. El pico de floración ocurre entre los meses de junio y agosto (Fig. 2a), período durante el cual cerca del 85 % de los individuos presentan entre una y tres inflorescencias en antesis simultáneas. La producción de frutos ocurre entre octubre y mayo con un pico de fructificación entre enero y febrero (Fig. 2b). Este comportamiento reproductivo se repitió durante los tres periodos consecutivos.

Biología floral

Una palma de *S. mauritiiformis* durante un ciclo reproductivo anual puede presentar entre una y nueve inflorescencias que maduran a destiempo por lo que se les puede encontrar en distintos grados de desarrollo. Una inflorescencia permanece en antesis en promedio 16 días y en las más longevas hasta 20 días, alcanzando el pico de floración en promedio al octavo día. De esta manera un individuo puede permanecer hasta casi cinco 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 ($n = 6820$ botones florales), la exposición del polen ocurrió entre las 06:30 y 07:30h. 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 09:00h; después de este tiempo, se observa que la superficie estigmática se encuentra humedecida, y que su color ha cambiado a blanco. Las pruebas de receptividad estigmática fueron positivas entre las 09:00 y las 13:00h.

Adicionalmente, en las pruebas de polinización controlada, el porcentaje de frutos formados entre las 09:00h y las 13:00h alcanzan 72,7 %; mientras que en periodos anteriores y posteriores las flores polinizadas que se convierten en frutos no superan el 6 %; estos resultados confirman que la palma presenta polinización diurna.

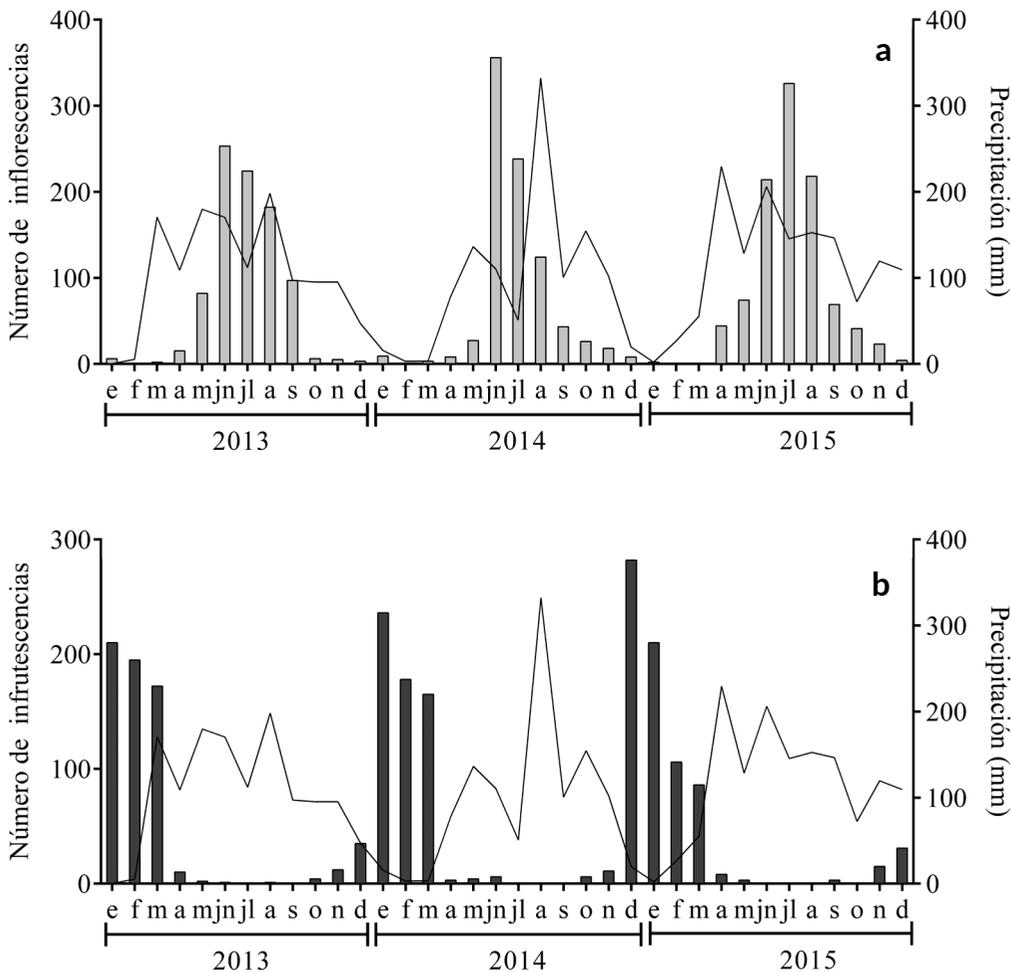


Figura 2. Fenología reproductiva de *Sabal mauritiiformis* en tres periodos reproductivos (2013 a 2015). **a.** Producción mensual de inflorescencias en la población; **b.** Producción mensual de infrutescencias en la población señalados por las barras, datos de precipitación indicados por la línea continua.

Sistema reproductivo

Sabal 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 1). *S. mauritiiformis* tiene flores hermafroditas las cuales presentan dicogamia tipo protándrica, aunque existe un corto período en donde el polen liberado permanece todavía en las anteras y los estigmas se encuentran receptivos, por tal razón la autogamia natural puede ocurrir. De la misma manera, la geitonogamia puede ocurrir, debido a la coincidencia en que dos o más inflorescencias sobre una misma palma pueden entrar en antesis.

Eficiencia reproductiva

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 al 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. 3).

Visitantes florales y polinizadores

En total las inflorescencias de *S. mauritiiformis* fueron visitadas por 65 especies de insectos y 10 especies de arácnidos, las cuales presentaron diferencias en abundancias y comportamiento. Los insectos visitantes pertenecen a siete ordenes, siendo Coleoptera el más diverso (28 spp.), seguido por Hymenoptera (24), Diptera con cinco, Hemiptera cinco, Lepidoptera dos y Dermaptera una (Tabla 2).

Los visitantes de las inflorescencias de *S. mauritiiformis* fueron muy diversos, pero la gran mayoría de las especies

presentaron pocos individuos. En promedio una inflorescencia fue visitada por $2359 (\pm 460 DE, n = 32)$ insectos.

La llegada de los insectos a las inflorescencias ocurrió previo a la antesis de los primeros botones florales; varias especies de insectos llegan en busca de sitios de ovoposición y atraídos por otras recompensas. En este grupo se encuentran adultos de Hemiptera (Cicadellidae sp.), insectos 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. Dos especies no identificadas de Lepidoptera también llegaron pre-antesis a las inflorescencias, igualmente los escarabajos de la especie *Caryobruchus gletsia* Linnaeus, 1763 (Bruchinae), 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, pero varias de sus especies presentaron visitas ocasionales. Algunas, sin embargo, fueron observadas con frecuencia y estuvieron presentes durante todo el periodo de muestreo. Entre las más importantes por su comportamiento se encuentran *Phyllotrox* sp. 1 y Nitidulidae Género 1 sp. 1, ya que llegaron primero a las anteras a consumir polen y luego suben por el tubo del pistilo hasta la superficie estigmática a succionar el exudado, probablemente depositando granos de polen sobre esta superficie. El resto de visitantes se podría considerar como ocasionales que acceden a los recursos ofrecidos por las inflorescencias, entre ellos cazadores (Arachnida). Otros fueron atraídos por aromas y néctar (Diptera).

Las abejas de la tribu Meliponini con más de 630 individuos por inflorescencia fueron las más abundantes, especialmente la especie *Nannotrigona mellaria* (Smith, 1862)

Tabla 1. Resultados de la evaluación del sistema reproductivo en *Sabal mauritiiformis*. Las letras distintas en la última columna indican diferencias significativas mediante la prueba de Friedman entre la categoría estadística a la que pertenecen. Significancia $P < 0,0001$, $T^2 = 31,58$.

Tratamiento/ Nombre	Nº de flores tratadas	Nº de frutos producidos	flores/frutos producidos (%)	
Autogamia (ACa)	500	50	10	a
Geitonogamia (ACb)	500	48	9,6	ab
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

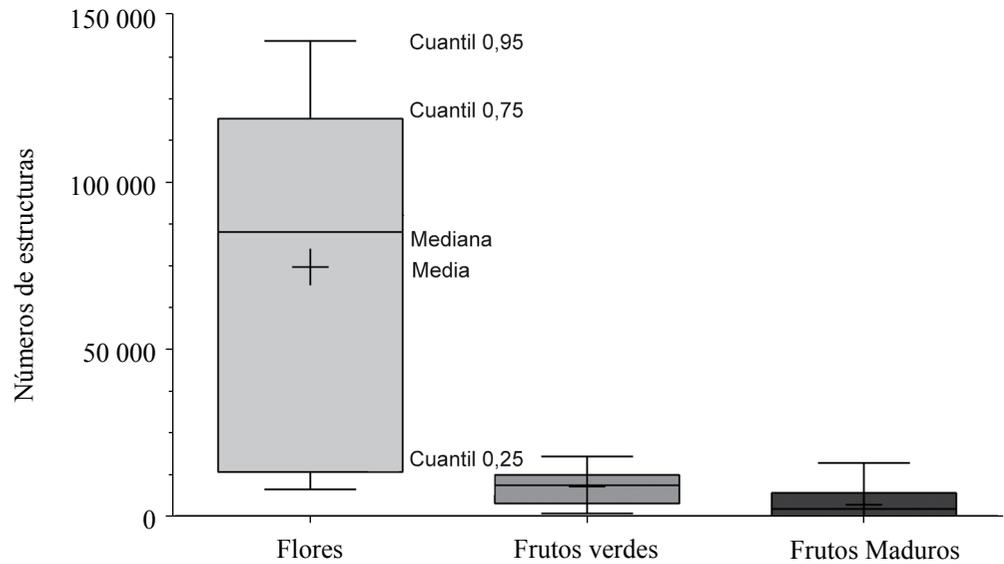


Figura 3. Eficiencia reproductiva de *Sabal mauritiiformis* a partir de la relación flores, frutos verdes y frutos maduros (n = 21 inflorescencias).

que alcanzó abundancias relativas de hasta 450 individuos. La actividad de individuos de esta especie inicia a tempranas horas del día (desde las 07:00h), cuando comienza 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.

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 3). Las observaciones del comportamiento y la importancia relativa de cada insecto como polinizador (IRIP) muestran que solo 12 especies llegan a la fase masculina, equivalente al 16 % del total de las especies visitantes; y de estas ocho llegan con polen a la fase femenina. El mayor valor del IRIP fue para *Nannotrigona mellaria* con 83,86, seguido por *Scaptotrigona* sp. 1 con 8,53. Otros insectos, entre los cuales están coleópteros de las especies *Phyllotrox* sp. 1 y Nitidulidae Género 1 sp. 1, participan de manera poco eficiente en la polinización de la palma.

DISCUSIÓN

La biología reproductiva y la ecología de la polinización de *S. mauritiiformis* presentaron características comparables a otras especies del género *Sabal* a nivel floral, fenológica y de visitantes (Tabla 4) (Zona 1987, 1990, Brown 1976). Estos caracteres han sido asociados a plantas polinizadas por abejas (síndrome melitofilia) e incluyen: inflorescencias ramificadas en varios ordenes, períodos largos de

antes tanto a nivel individual como poblacional, flores hermafroditas con patrón de floración acropétalo, recompensas como polen y néctar fácilmente accesibles para visitantes, y funcionales durante las horas del día (Henderson 1986, Zona 1990, Núñez-Avellaneda y Carreño 2017).

Dos de los caracteres reproductivos más destacables que presentó y que diferencian a *S. mauritiiformis* de las otras palmas neotropicales consideradas, fueron su intensidad en la floración, facilitada por el alto número de individuos que florecen de manera sincrónica y el elevado número de flores que se producen por inflorescencia y en la población. Para el caso en estudio, cada inflorescencia puede producir en promedio ca. 82 000 flores, si se tiene en cuenta que en promedio cada palma produce cinco inflorescencias y la población de 1000 individuos adultos en un período reproductivo podría alcanzar 400 millones de flores funcionales y listas para ser polinizadas y con un costo energético muy alto y la necesidad de atraer visitantes en alta abundancia que al parecer no ocurre debido al bajo éxito reproductivo de tan sólo el 7,6 %.

Aunque estudios recientes de fenología reproductiva en palmas muestran poca estacionalidad y floración continua (Peñuela *et al* 2019, Núñez y Carreño 2013), son pocos los reportes para una especie que florezca con una intensidad como la registrada aquí. En los casos reportados con floración continua generalmente hay un reemplazo de individuos por período y entre ciclos reproductivos (Núñez-Avellaneda y Rojas-Robles 2008, Núñez y Carreño 2013).

Tabla 2. Visitantes florales de una población de *Sabal mauritiiformis*, en el municipio de Sincelejo, departamento de Sucre-Costa Caribe de Colombia.

Orden/Familia/Géneros	Abundancia	Frecuencia	Fase
COLEOPTERA			
Anobiidae			
Género sp. 1	**	AC	A
Género sp. 2	**	AC	A
Nitidulidae			
Género 1 sp. 1	**	FR	A
Bruchidae			
<i>Caryobruchus gletsia</i> Linnaeus, 1763	**	AC	A
<i>Caryedon</i> sp. 1	*	ES	F
Carabidae (Lebiini)			
<i>Lebia</i> sp. 1	*	ES	F
Curculionidae			
Acalyptinae			
<i>Phyllotrox</i> sp. 1	**	FR	A
<i>Phytotribus</i> sp. 1	**	FR	A
<i>Phytotribus</i> sp. 2	**	ES	A
<i>Derelomus</i> sp. 1	*	AC	A
Baridinae			
Género 1 sp. 1	**	FR	A
Género 1 sp. 2	+	ES	M
<i>Parisoschoenus expositus</i> (Champion, 1908)	+	ES	M
<i>Parisoschoenus maritimus</i> (Bondar, 1949)	+	ES	A
<i>Sitophilus</i> sp. 1	*	ES	A
Chrysomelidae			
Alticinae			
<i>Longitarsus</i> sp. 1	*	AC	M
<i>Longitarsus</i> sp. 2	+	AC	A
Género 1 sp. 1	+	AC	A
Cyrptocephalinae			
<i>Sphaeropsis</i> sp. 1	*	AC	A
Galerucinae			
<i>Monolepta</i> sp. 1	*	AC	-
<i>Monolepta</i> sp. 2	+	ES	-
<i>Monolepta</i> sp. 3	+	ES	-
Género 2 sp. 1	+	ES	-

(Continúa)

Tabla 2. Visitantes florales de una población de *Sabal mauritiiformis*, en el municipio de Sincelejo, departamento de Sucre-Costa Caribe de Colombia.

Orden/Familia/Géneros	Abundancia	Frecuencia	Fase
Género 2 sp. 2	+	ES	-
Phalacradidae			
Género 1 sp. 1	+	AC	-
Scolytidae			
Género 1 sp. 1	+	ES	-
Silvannidae			
<i>Silvanus</i> sp. 1	*	AC	-
Cleridae			
Género 1 sp. 1	*	AC	-
HYMENOPTERA			
Apidae			
<i>Apis mellifera scutellata</i> (Lepeletier, 1836)	+	AC	A
Meliponinae			
<i>Nannotrigona mellaria</i> (Smith, 1862)	***	FR	A
<i>Scaptotrigona</i> sp. 1	**	FR	A
<i>Oxytrigona tataira daemoniaca</i> (Camargo, 1984)	**	AC	A
<i>Oxytrigona mellicolor</i> (Packard, 1869)	**	AC	A
<i>Partamona</i> sp. 1	*	AC	A
<i>Partamona</i> sp. 2	+	ES	A
<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	*	AC	A
<i>Plebeia</i> sp. 1	+	ES	A
<i>Plebeia</i> sp. 2	*	ES	A
<i>Plebeia</i> sp. 3	*	ES	A
<i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille, 1811)		FR	A
<i>Trigona amalthea</i> (Olivier, 1789)	*	FR	A
Halictidae			
<i>Habralictus</i> sp. 1	+	AC	-
<i>Lasioglossum</i> sp. 1	+	AC	A
Formicidae			
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1772)	*	AC	-
<i>Camponotus</i> sp. 1	+	AC	-
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 1	+	AC	-

(Continúa)

Tabla 2. Visitantes florales de una población de *Sabal mauritiiformis*, en el municipio de Sincelejo, departamento de Sucre-Costa Caribe de Colombia.

Orden/Familia/Géneros	Abundancia	Frecuencia	Fase
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 2	+	AC	-
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	+	AC-	-
<i>Pachycondyla</i> sp. 1	+	AC	-
Género 1 sp. 1	-	AC	-
Vespidae			
<i>Protopolybia</i> sp. 1	*	AC	
<i>Polybia</i> sp. 1	*	AC	-
Diptera			
Drosophilidae			
<i>Drosophila</i> sp. 1	*	AC	F
Calliphoridae			
Género 1 sp. 1	+	ES	F
Género 1 sp. 2	-	ES	-
Ceratopogonidae			
Género 1 sp. 1	+	ES	-
Phoridae			
<i>Pericyclopera</i> sp. 1	+	ES	-
HEMIPTERA			
Heteroptera			
Anthocoridae			
<i>Xylocaris</i> sp. 1	*	ES	M
Miridae			
Género 1 sp. 1	+	ES	-
Lygaeidae			
<i>Oncopeltus cingulifer</i> (Blanchard, 1852)	*	AC	A
Pentatomidae			
Género 1 sp. 1	*	AC	A
Cicadellidae			
Género 1 sp. 1	**	FR	-
DERMAPTERA			
Carcinophoridae			
<i>Euborellia</i> sp. 1	+	ES	-

(Continúa)

Tabla 2. Visitantes florales de una población de *Sabal mauritiiformis*, en el municipio de Sincelejo, departamento de Sucre-Costa Caribe de Colombia.

Orden/Familia/Géneros	Abundancia	Frecuencia	Fase
LEPIDOPTERA			
Batrachedridae			
<i>Batrachedra</i> sp. 1	+	AC	A
Género1 sp. 1	+	AC	A
ARACHNIDA			
Thomisidae			
<i>Diaea</i> sp. 1	+	AC	A
<i>Diaea</i> sp. 2	+	ES	A
<i>Diaea</i> sp. 3	+	AC	A
<i>Diaea</i> sp. 4	+	AC	A
<i>Misumena</i> sp. 1	+	ES	A
Género 1 sp. 1	+	ES	A
Género 1 sp. 2	+	ES	A
Salticidae			
Género 1 sp. 1	+	AC	A
Género 1 sp. 2	+	AC	A
Género 1 sp. 3	+	AC	A

Abundancia indicada así: *** = muy abundantes, ** = abundantes, * = raras, + = esporádicas y - = ausente. Frecuencia indicada así: FR = muy frecuentes, AC = especies accesorias y ES = especies esporádicas. F = Fase femenina, M = fase masculina, A = ambas fases, - = estuvo presente pero no tuvo contacto con las partes reproductivas.

Considerando la intensidad de la floración como una de las principales estrategias reproductivas de la palma amarga, es de esperar como sucede en otras especies de palmeras silvestres, alta correlación entre oferta floral y alta diversidad de insectos visitantes tanto en abundancia como en riqueza (Henderson 1986, Barfod *et al.* 2011), sin embargo, los resultados muestran alta riqueza, pero baja abundancia. La diversidad de visitantes en *S. mauritiiformis* fue alta comparada con la de otras especies de palmas simpátricas en el área de estudio, por ejemplo, *Bactris guineensis* H.E. Moore fue visitada por 27 especies, *Cryosophila kalbreyeri* (Dammer ex Burret) Dahlgren por catorce especies y *Attalea butyraceae* (Mutis ex L. f.) Wess. Boer por 25 especies (Brieva y Núñez. datos no publ.).

Diferentes estudios como los de Bernal y Ervik (1996), Núñez-A *et al.* (2015), De Medeiros *et al.* (2019) han destacado a las palmas como especies que albergan un alto número de insectos en sus inflorescencias, abundancias

que oscilan entre 10 000 y 200 000 insectos en una única inflorescencia, en el caso de *S. mauritiiformis*, la abundancia de visitantes fue muy baja en la mayoría de ellos (Tabla 2). La abundancia por especie en cada visitante floral 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-Avellaneda y Rojas-Robles 2008, Núñez y Carreño 2013, Núñez-A *et al.* 2015), los resultados aquí muestran todo lo contrario, en *S. mauritiiformis* se presenta alta producción de flores, pero baja abundancia de visitantes y muy bajo éxito reproductivo.

Aunque es conocido que en las angiospermas y en particular en aquellas plantas con flores hermafroditas, la producción de estructuras reproductivas y de óvulos excede considerablemente la producción de frutos y semillas (Pereira y Coimbra 2019, Navarro-Pérez *et al.* 2019), en especies de palmas no se ha presentado un caso similar; el

Tabla 3. Índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa (IRIP) como polinizador de los visitantes de *Sabal mauritiiformis*. Valores calculados a partir de abundancias relativas en fase femenina (AB), CTP: capacidad de transporte de polen, (ETP): eficiencia en transporte de polen.

Especie visitante	AB	CTP	ETP	IVIP	IRIP
<i>Nannotrigona mellaria</i>	450	680	420	42 840 000	83,86
<i>Scaptotrigona</i> sp. 1	120	520	280	4 368 000	8,53
<i>Oxytrigona mellicolor</i>	60	435	250	91 500	1,78
<i>Tetragonisca angustula</i>	12	140	81	20 412	0,04
Nitidulidae Género 1 sp. 1	280	110	82	841 866	1,64
<i>Phyllotrox</i> sp. 1	160	280	230	2 060 800	4,03
<i>Phytotribus</i> sp. 1	210	60	46	130 410	0,25
<i>Drosophila</i> sp. 1	20	64	35	3733	0,01

porcentaje de formación de frutos en algunas especies es mucho más alto, por ejemplo, en especies de *Oenocarpus* el éxito alcanzado osciló entre 24 y 43 % (Núñez-Avellaneda y Rojas-Robles 2008) y en *Mauritia flexuosa* L.f. fue de 46,2 % (Núñez y Carreño 2013).

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 en el departamento de Sucre y en el resto de la Costa Caribe colombiana; la cosecha de sus hojas se hace anualmente entre los meses de diciembre y marzo. La intensidad del corte de hojas es muy alta, en cada temporada se cosechan todos los individuos dejándole a cada uno entre dos y tres hojas, de esta manera se elimina aproximadamente el 78 % de la superficie foliar, valor que supera lo reportado por Sánchez *et al.* (2010) para *Chamaedorea radicalis* (Mart.) donde alcanza el 40 %. 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 y resulta en una disminución en la cantidad de metabolitos y de moléculas energéticas necesarias para los procesos reproductivos (Anten *et al.* 2003, Valverde *et al.* 2006, Calvo-Irabién *et al.* 2009), lo anterior podría llevar al aborto de estructuras reproductivas.

Por lo tanto, sugerimos que 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 cuantifiquen y validen lo aquí planteado.

ii. Abundancia de polinizadores. Se ha demostrado que la escasez de polinizadores es responsable de la reducción en la formación de frutos (Thomson 2019, Novais *et al.* 2016). Aunque las inflorescencias de *S. mauritiiformis* recibieron visitantes, la cantidad al parecer es insuficiente dado el alto número de flores activas día a día. Tan sólo las especie *Nannotrigona mellaria* y *Scaptotrigona* sp. 1 se les 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 usualmente presenta alta diversidad, alta frecuencia de visita y alta abundancia (Bernal y Ervik 1996, Núñez-Avellaneda y Rojas-Robles 2008, Núñez-Avellaneda y Carreño 2017).

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 sea en forma de botones o de flores abiertas. Estas interacciones antagónicas reducen el éxito reproductivo de las plantas de manera directa mediante el consumo y la destrucción de las estructuras reproductivas (De Medeiros *et al.* 2019) o de manera indirecta modificando en calidad y cantidad de recompensas y atrayentes necesarios en la interacción con verdaderos polinizadores.

Tabla 4. Comparación de caracteres florales entre especies del género *Sabal*.

Carácter	<i>S. palmetto</i> (Walter) Lodd. ex Schult. & Schult. f.	<i>S. etonia</i> Swingle ex Nash	<i>S. minor</i> (Jacq.) Pers.	<i>S. mauritiiformis</i>
Período de floración	Todo el año	mayo- julio	abril- agosto	mayo-noviembre
Horas de antesis floral	04:30 - 05:00	02:40	06:00	01:00 – 04:00
Horas de producción de aromas	05:00	05:00	06:00	05:00
Horas de producción de néctar	05:00	07:20	06:00	05:00
Horas de antesis estaminada	07:30	07:20	10:00	06:30
Horas de 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	Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Orthoptera	Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Orthoptera	Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Orthoptera	Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Dermaptera Arachnida
Polinizadores	<i>Apis mellifera</i> Halictidae	Megachilidae Halictidae	<i>Apis mellifera</i>	<i>Nannotrigona mellaria</i>
Fuente	Brown (1976)	Zona (1987)	Ramp (1989)	Este estudio

SI: sin información.

En palmas la interacción entre polinización y florivoría y el efecto que sobre el éxito reproductivo pueda causar tal interacción han sido pobremente estudiados. Según Cunningham (1995), la herbivoría floral para la palma *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Linden ex. H. Wendl.) está entre 32 y 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.

Dada la importancia económica y ecológica que presenta *S. mauritiiformis* para los pobladores y el bosque seco tro-

pical, los resultados aquí planteados indican un bajo éxito reproductivo debido a la baja abundancia de polinizadores lo que puede poner en riesgo la viabilidad de poblaciones silvestres, por lo que se hace necesario y con carácter urgente poner en práctica acciones pertinentes de conservación tanto de la palma como de sus polinizadores.

Por último y no menos importante es mencionar que existen varios factores principalmente de origen humano que ponen en riesgo el establecimiento de nuevos individuos dentro de la población como es la quema, la ganadería extensiva, pero principalmente el inadecuado corte de hojas que afectan de manera directa a la baja proporción de frutos formados, este último factor ha sido pobremente evaluado.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES.

EBO realizó toma de datos, separación de muestras, seguimiento a poblaciones, análisis y procesamiento de datos, escritura del proyecto de investigación, manuscrito y correcciones sugeridas; LANA realizó toma de datos, fotografías, identificación de visitantes, análisis y procesamiento de datos, escritura del manuscrito y correcciones sugeridas.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

En memoria de Gloria Galeano, por su gran apoyo dentro del proyecto. Agradecimientos a revisores anónimos. El proyecto se realizó con apoyo del Programa Paisajes de Conservación del Fondo Patrimonio Natural-USAID, mediante el proyecto Formulación de planes de manejo y uso sostenible de palmas promisorias de la región Caribe. La fase final fue financiada por la Universidad de La Salle.

LITERATURA CITADA

- Aguilera M. 2005. La economía del departamento de Sucre: ganadería y sector público. Documentos de trabajo sobre economía regional, número 63. Cartagena, Colombia: Banco de la República y Centros de estudios económicos regionales. doi: <https://doi.org/10.32468/dtseru.63>
- Andrade-Erazo V, Galeano G. 2016. La palma amarga (*Sabal mauritiformis*, Areaceae) en sistemas productivos del Caribe: estudio de caso en Piojó, Atlántico. Acta Biol. Colomb. 21(1):141–150. doi: <https://doi.org/10.15446/abc.v21n1.47280>
- Anten NPR, Martínez-Ramos M, Ackerly DD. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. Ecology. 84:2905–2918. doi: <https://doi.org/10.1890/02-0454>
- Barfod AS, Hagen M, Borchsenius F. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Areaceae). Ann Bot-London. 108(8):1503–1516. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcr192>
- Baskin JM, Baskin CC. 2018. Pollen limitation and its effect on seed germination. Seed Sci. Res. 28(4):253–260. doi: <https://doi.org/10.1017/S0960258518000272>
- Bernal R. 2013. Manejo de las palmas. En: Bernal R, Galeano G, editores. Cosechar sin destruir - Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. p. 24–32.
- Bernal R, Ervik F. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation to Staphylinid beetles. Biotropica. 28(4):682–696. doi: <https://doi.org/10.2307/2389054>
- Brown KE. 1976. Ecological studies of the cabbage palm, *Sabal palmetto*. Principes. 20:3–10.
- Calvo-Irabién LM, Zapata MT, Iriarte-Vivar S. 2009. Effects of leaf harvest on *Thrinax radiata* palm: implications for management and conservation. J. Trop. for Sci. 21(1):34–44.
- [CUDESAC – CARSUCRE] Corporación Unificada para el Desarrollo Ecológico, Económico, Social y Ambiental de Colombia - Corporación Autónoma Regional de Sucre. 2007. Plan de Manejo de la Palma Amarga. Sincelejo- Colombia: Corporación Unificada para el Desarrollo Ecológico, Económico, Social y Ambiental de Colombia - Corporación Autónoma Regional de Sucre
- Cunningham S. 1995. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrigyne ghiesbreghtiana* (Areaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. Am. J. Bot. 82:1527–1536. doi: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb13855.x>
- Dafni A. 1992. Pollination Ecology: A practical approach. Oxford: Oxford University Press.
- De Medeiros BAS, Núñez-Avellaneda LA, Hernández AM, Farrell BD. 2019. Flower visitors of the licuri palm (*Syagrus coronata*): brood pollinators coexist with a diverse community of antagonists and mutualists. Biol. J. Linn. Soc. 126(4):666–687. doi: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz008>
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, González L, Tablada M, Robledo CW. 2011. InfoStat. Córdoba. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. [Revisada en: 20 Jun 2016]. <http://www.infostat.com.ar>
- Galeano G, Bernal R. 2010. Palmas de Colombia: Guía de campo. Bogotá: Editorial Universidad Nacional de Colombia.
- Henderson A. 1986. A Review of pollination studies in the Palmae. Bot. Rev. 52:221–259. doi: <https://doi.org/10.1007/BF02860996>
- Holdridge LR. 1978. Ecología basada en zonas de vida. San José de Costa Rica: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.
- [IDEAM] Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2016. Datos sistema de información nacional ambiental Sincelejo, Sucre, Colombia. [Revisada en: 25 May 2016]. <http://dhime.ideam.gov.co/atencionciudadano>
- Navarro-Pérez ML, López J, Rodríguez-Riaño T, Ortega-Olivencia A. 2019. Reproductive system of two Mediterranean Scrophularia species with large, showy flowers. Botany Letters. 166(4):467–477. doi: <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1652847>
- Novais SMA, Nunes CA, Santos NB, D' Amico AR, Fernandes GW, Quesada M, Braga RF, Neves ACO. 2016. Effects of a possible pollinator crisis on food crop production in Brazil. Plos One. 11(11):1–12. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167292>
- Núñez LA, Bernal R, Knudsen JT. 2005. Diurnal palm pollination by Mystropine beetles: is it weather-related. Plant Syst Ecol. 25(3–4):149–171. doi: <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0340-6>
- Núñez-Avellaneda LA, Rojas-Robles R. 2008. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. Caldasia 30(1):101–125.
- Núñez LA, Carreño J. 2013. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. En: Lasso CA, Rial A, González A, editores. Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 119–150.
- Núñez-A LA, Isaza C, Galeano G. 2015. Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Areaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. Rev. Biol. Tr. 63(1):35–55. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i1.13030>
- Núñez-Avellaneda LA, Carreño JI. 2017. Polinización por abejas en *Syagrus orinocensis* (Areaceae) en la Orinoquia colombiana. Acta Biol. Colomb. 22(2):221–233. doi: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v22n2.58925>
- Peñuela MC, Bustillos-Lema M, Álvarez-Solas S, Núñez-Avellaneda LA. 2019. Reproductive phenology variation of the multiple inflorescence-palm tree *Wettinia maynensis* in relation to climate, in a Piedmont forest in western Amazonia. Trees. 33(3):867–876. doi: <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01824-7>

- Pereira AM, Coimbra S. 2019. Advances in plant reproduction: from gametes to seeds. *J. Exp. Bot.* 70(11):2933–2936. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/erz227>
- Ramp P. 1989. Natural history of *Sabal minor*: demography, population genetics and reproductive ecology. [Ph. D. thesis]. [New Orleans]: Tulane University.
- Sánchez-Ramos G, Reyes-Castillo P, Mora Olivo A, Martínez-Ávalos JG. 2010. Estudio de la herbivoría de la palma comedor (*Chamaedorea radicalis* mart., en la Sierra madre Oriental de Tamaulipas, México. *Acta Zool. Mex.* 26(1):153–172. doi: <https://doi.org/10.21829/azm.2010.261685>
- Thomson JD. 2019. Progressive deterioration of pollination service detected in a 17-year study vanishes in a 26-year study. *New Phytol.* 224(3):1151–1159. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.1607>
- Valverde T, Hernández-Apolinar M, Mendoza-Amaron S. 2006. Effect of Leaf Harvesting on the Demography of the Tropical Palm *Chamaedorea elegans* in South- Eastern Mexico. *J Sustain For.* 23(1):85–105. doi: https://doi.org/10.1300/J091v23n01_05
- Zona S. 1987. Phenology and pollination biology of *Sabal etonia* (Palmae) in Southeastern Florida. *Principes.* 31(4):177–182.
- Zona S. 1990. A monograph of *Sabal* (Arecaceae: Coryphoideae). *Aliso.* 12(4):583–666. doi: <https://doi.org/10.5642/aliso.19901204.02>