



ESTUDIO DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ECOLOGÍA DE LA
POLINIZACIÓN DE LA “PALMA AMARGA”, ***Sabal mauritiiformis*** (PALMAE): EN
EL MUNICIPIO DE SINCELEJO- SUCRE- COSTA CARIBE COLOMBIANA.

PRESENTADO POR:

EDWIN ANTONIO BRIEVA OVIEDO

UNIVERSIDAD DE SUCRE
FACULTAD DE EDUCACIÓN Y CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA CON ÉNFASIS EN BIOTECNOLOGIA
SINCELEJO ABRIL 2005

ESTUDIO DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ECOLOGÍA DE LA
POLINIZACIÓN DE, ***Sabal mauritiiformis*** (PALMAE): EN EL MUNICIPIO DE
SINCELEJO- COSTA CARIBE COLOMBIANA.

Trabajo de grado presentado por

EDWIN ANTONIO BRIEVA OVIEDO

Para obtener el título de Biólogo con énfasis en Biotecnología

LUIS ALBERTO NUÑEZ AVELLANEDA

DIRECTOR

Ph D: JAVIER DARIO BELTRÁN

CODIRECTOR

SINCELEJO, ABRIL DE 2005

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a todas las personas e instituciones que han contribuido en la realización de este trabajo:

- A la Universidad de Sucre, por facilitar los laboratorios y equipos.
- Al biólogo Luis A. Nuñez A., por su valiosa dirección y apoyo en el diseño y ejecución del proyecto durante todas sus fases.
- A Arturo Doncel, Saray Romero y Said Márquez por su colaboración durante la fase de laboratorio.
- Al Dr. Javier D. Beltrán, por facilitarme equipos e instalaciones de laboratorio, para tomar fotografías; además, por su asesoría y oportunas recomendaciones en el informe final.
- Al señor Antonio Mendoza y su familia, igualmente a la señora Rosmeri Brito y familia, por su valiosa colaboración durante la estadía en las fincas La Flojera y El Bleo.
- Al señor Sofanor Zabala, y de manera muy especial a Teofilo Batista y su esposa Luz Celis, por su amable y generosa atención durante la fase de campo en la finca Villa Kelly.
- A Rudy Gonzáles, por su colaboración en el conteo de granos de polen para determinar su longevidad.
- Al biólogo Hernando Gómez, por su asesoría y sugerencias en la redacción de este informe.
- A Norbey Marín, por su asesoría en la parte estadística.
- A la señora Rosa Carrascal e hijas, especialmente Marlen, por su valiosa colaboración y amabilidad durante la elaboración de este documento.

- A mis amigos Luis Castillo y Javier Tous, por sus diversos favores.
- A mí madre Rufina Oviedo, mis [herman@s](#) Saidy, Gustavo, Dalis, Luz Celis y él resto de mis familiares por su apoyo permanente y su espera.
- A Dios quien siempre ha estado conmigo.

“Únicamente el autor es responsable de las ideas expuestas en el presente trabajo.

NOTA DE ACEPTACIÓN

FIRMA DEL PRESIDENTE DEL JURADO: _____

FIRMA DEL JURADO: _____

FIRMA DEL JURADO: _____

RESUMEN

En este trabajo se estudió la biología reproductiva (la fenología de la población, el desarrollo de las inflorescencias, la biología floral, el sistema reproductivo) y la ecología de la polinización (abundancia, comportamiento y eficiencia en el transporte de polen de los visitantes florales y evaluación de la polinización natural, y anemofilia), de la “palma amarga” (*Sabal mauritiiformis*) en el municipio de Sincelejo, Costa Caribe Colombiana.

Los individuos de esta palma producen entre 1 a 9 inflorescencias interfoliarias ($n = 420$ individuos). La fenología de la floración a nivel poblacional se da entre los meses de mayo y noviembre, pero puede extenderse esporádicamente todo el año. Cada inflorescencia dura en antesis entre 9 y 19 días ($n = 23$). Esta palma presenta flores hermafroditas y protándras, las cuales abren en la madrugada entre las 01:00 y las 04:00; aunque, son funcionales durante el día. La dehiscencia de las anteras ocurre entre las 06:30- 07:30 horas; los estigmas empiezan a ser receptivos a las 10:00. *S. mauritiiformis* presenta un sistema reproductivo mixto, pero predominantemente xenogama. Se considera parcialmente autoincompatible ($ISI = 0,25$).

La polinización anemófila es poco probable. Entre los visitantes florales de esta palma se encuentran 80 especies de insectos y otros artrópodos pertenecientes a los ordenes: Coleoptera (Nitidulidae, Curculionidae y Staphylidae); Diptera (Drosophilidae, Muscidae, Syrphidae, Calliphoridae); Himenoptera (Apidae, Trigonidae, Braconidae, Vespidae, Formicidae) Lepidoptera, Hemiptera, Homoptera, Orthoptera y Aracnidae. Las especies que visitan las inflorescencias lo hacen en busca de polen, néctar y tejido floral. La polinización cruzada se realiza en el día. Pocos insectos transportan polen y tienen contacto con los estigmas, los principales polinizadores son dos especies de Trigonas sp. 1 y sp.2 (Himenoptera); la especie Muscidae sp. 1 (Diptera) y Mystrops sp.1 (Coleoptera), podrían jugar un papel secundario en la polinización. De todas las flores producidas por una inflorescencia, en promedio 28,3 por ciento inician el desarrollo de frutos, pero sólo el 13,92 por ciento de las flores llega a producir frutos maduros. El tipo e intensidad inadecuados en el corte de la hoja que sufren los individuos reproductivos, puede ser la principal causa del impedimento en formación de yemas florales, producción de flores masculinas inviables, aborto de inflorescencias, yemas y flores.

ABSTRACT

The study of the reproductive biology (phenology of population, inflorescence development, flowering biology and reproductive system) and pollination ecology (abundance, behavior and efficiency in the pollen transport of the flowers visitors) was realized; the natural polination and anemophily was evaluated of the palma amarga (palm tree *Sabal mauritiiformis* in the municipality of Sincelejo, Colombian Coast Caribbean.

The individuals of the palm tree produces between one to nine inflorescences interfoliar (n= 420). The flowering phenology at population level gives within the months the may to november, but can extended to whole year. Every inflorescences last on in anthesis between 9 to 19 days (n= 23). This palm tree flowers presents hermaphrodites and prothandras. The which open in the early morning between 01:00- 04:00 hours, though are functional during the day. The dehiscent anthers occurs between the 06:30 to 07:30 hours; the stigma began are receptive at the 10:00 hours. *Sabal mauritiiformis* present a reproductive system mixed, but its xenogamy predominant. It consider no compatible partly (ISI= 0,25).

The anemophily polination is some probable. In the flowers visitors of the palm tree are encountering near of the 80 species of insects and others artropods concernents at the orders Coleoptera (Nitidulidae, Curculionidae y Staphylidae); Diptera (Drosophilidae, Muscidae, Syrphidae, Calliphoridae); Hymenoptera

(Apidae, Trigonidae, Braconidae, Vespidae, Formicidae) Lepydoptera, Hemypthera, Homopthera, Orthoptera y Aracnidae the wich visit of the inflorescences in search of pollen, nectar on the flower tissues. The pollination i'ts crossed during day, a few insects transport pollen and have contact with the stygms, the principals pollinators correspond to two species of Trygonas spp. The species Muscidae sp. (Dypthera) and Mystrops sp. (Coleopthera), should may play secondary role in the pollination. The type and unsuitable intensity in the flowers shoots formation, non viables males flowers aborted , likely decrease rate of apparition of the flowers visitors.

INTRODUCCIÓN

La información sobre la biología reproductiva de árboles en los bosques tropicales es escasa. Es necesario realizar estudios en esta área, porque los resultados pueden arrojar el conocimiento necesario para entender dos aspectos importantes de la ecología de las poblaciones, como son la baja densidad poblacional y la amplia distribución espacial de las especies (Handel, 1983; Bawa et. al., 1985).

El flujo genético está constituido por dos procesos básicos: la polinización y la dispersión de semillas (Richards, 1986; Dafni, 1992; Kearns & Inouye, 1993). Debido a la dificultad de medir la distancia en las que el polen y las semillas son dispersos, la información sobre el flujo génico en las poblaciones de plantas es limitada (Handel, 1983).

La biología reproductiva afecta el flujo de genes y, en consecuencia, la diferenciación genética de las poblaciones, indispensables para explicar la alta diversidad de especies en los trópicos (Scariot et. al., 1991). Cuando se refiere a la biología reproductiva, se deben enfocar eventos directamente asociados a la evolución reproductiva de las plantas tales como: eventos fenológicos, biología floral, sistema reproductivo y distribución espacial, que son factores esenciales para el entendimiento de la estructura genética de poblaciones de plantas (Bawa et. al., 1985; Barret et. al., 1997).

La información en fenología es importante para entender la ecología de los ecosistemas y comunidades, a través de la interacción planta- animal. La biología floral involucra los aspectos desde la formación de las yemas florales hasta su fecundación y el sistema reproductivo muestra un predominio de fecundación cruzada en los árboles de los bosques tropicales contrario a la idea de autogamia como forma de reproducción de los no tropicales (Rathcke & Lacey, 1985; Bawa et. al., 1990; Post & Stenseth, 1999).

De esta forma los estudios de biología reproductiva evidencian las condiciones para un entendimiento global de las especies en su hábitat natural, justamente por involucrar eventos bioecológicos de las plantas.

En los bosques tropicales de América, las palmas son un componente de notable importancia, por su diversidad, abundancia y aporte de biomasa al ecosistema representado principalmente en sus enormes hojas deciduas y en frutos para la fauna (Dransfield, 1978) y recursos florales, Nuñez (2000 a). Estas ocupan una gran variedad de hábitat como áreas secundarias, riberas de arroyos, zonas de inundación, claros y el bosque maduro y exhiben complejas relaciones con la fauna representada, entre otras, en los procesos de polinización y dispersión de semillas (Ulh & Dransfield, 1987). Por otra parte, las palmas han sido consideradas, después de las gramíneas, como la familia de plantas más útiles al hombre en el trópico.

Por razones de su complejidad fisiográfica y variedad de climas, Colombia es uno de los países más ricos en palmas en el mundo, (segundo después de Malasia), primero en América con 48 géneros y 210 especies, 50 de ellas endémicas y que se distribuyen a lo largo de las cinco grandes regiones biogeográficas en el cual esta dividido el territorio Nacional (Bernal & Galeano, 2002).

En Colombia se ha avanzado notablemente en el conocimiento taxonómico y de distribución de la familia con trabajos de Henderson et. al. (1995), Galeano (1991),

Galeano & Bernal, (1987); y adicionalmente se han realizado trabajos sobre aspectos de la biología reproductiva de esta familia, Bernal & Ervik, (1996); Núñez (2000 a; 2000 b) los cuales muestran relaciones ecológicas de una alta especialización tanto en los sistemas reproductivos como en las interacciones que se establecen entre palmas- polinizadores.

A nivel nacional, la Costa Caribe Colombiana es relativamente pobre en palmas (Bernal & Galeano, 2002); sin embargo, se presentan varias especies, entre las cuales *Sabal mauritiiformis* es una de las más abundantes y usada extensivamente para extraerle las hojas y con estas techar casas, o utilizarlas en construcciones típicas de la región. El uso netamente extractivista que se hace de las poblaciones naturales las ha diezmado considerablemente (Núñez 2002). Al igual que para otras especies de palmas, se desconocen muchos aspectos fundamentales de su biología, indispensables si se quiere dar uso sostenible o para iniciar planes de manejo adecuados.

A pesar de su abundancia, su uso y su relativa accesibilidad, las palmas del género *Sabal* han sido ignoradas por los biólogos interesados en las interacciones entre plantas y sus vectores de polen (Zona, 1990). Hasta la fecha sólo se han reportado trabajos relativos a la biología reproductiva y polinización para 3 de las 15 especies que hacen parte del género (Henderson, 2002). Los aportes hasta el momento, se deben a trabajos realizados por Brown, (1976a) sobre *S. palmetto*, Ramp, (1989) en *S. minor* y Zona (1987) en *S. etonia*.

En este informe, se presenta información que contribuye al conocimiento sobre aspectos básicos de *S. mauritiiformis*, el cual incluye aspectos ecológicos como son la biología reproductiva (fenología temporal de la floración, biología floral y sistema reproductivo), y la ecología de la polinización (comportamiento, aprovechamiento de recursos, eficiencia y ciclos de vida de los visitantes, evaluación de anemofilia) de esta palma.

2. OBJETIVOS

2.1. GENERAL.

Realizar el estudio de la biología reproductiva (fenología temporal, biología floral y sistema reproductivo), y la ecología de la polinización de *Sabal mauritiiformis* (Palmae).

2.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

2.2.1. Determinar la fenología temporal de la población de *Sabal mauritiiformis*.

2.2.2 Distinguir las fases fenológicas de las inflorescencias de la especie estudiada.

2.2.3. Evaluar el sistema sexual y éxito reproductivo de *S. mauritiiformis*.

2.2.4. Determinar cualitativamente los principales atrayentes ofrecidos por las palmas a los visitantes florales.

2.2.5. Examinar transporte de polen por viento como alternativa de polinización en *Sabal mauritiiformis*.

2.2.6. Colectar e identificar los visitantes florales.

2.2.7. Analizar el comportamiento, la actividad y aprovechamiento de las recompensa por parte de los insectos visitantes de las inflorescencias.

2.2.8. Determinar la eficacia de los polinizadores.

3. AREA DE ESTUDIO

3.1. LOCALIZACIÓN Y ASPECTOS FISIOGEOGRÁFICOS.

Este estudio se realizó en las veredas Sabanas del Potrero, San Jacinto y San Nicolás; específicamente en las fincas “La Flojera, El Bleo y Villa Kelly”, ubicadas al noroeste del municipio de Sincelejo. Este municipio, se encuentra sobre la serranía de Coraza- Montes de María, localizado geográficamente a los $90^{\circ} 19'$ latitud norte y a $76^{\circ} 27'$ de longitud oeste de Greenwich, con una altura aproximadamente de 212 metros sobre el nivel del mar; en el departamento de Sucre- Costa Caribe Colombiana (figura 1) (PAT- Carsucre, 2002).



Figura 1: Ubicación del sitio de estudio.

3.2 ASPECTOS CLIMÁTICOS.

La zona se encuentra dentro de la zona de vida de bosque seco tropical (bs-T), según la clasificación de zonas de vida para Colombia (IGAC, 1977).

El promedio anual de precipitación es de 1234 mm, distribuidos a lo largo del año en dos períodos, uno denominado “seco” desde el mes de noviembre hasta abril y el segundo “lluvioso” comprendido entre los meses de mayo a noviembre, aunque siempre hay una disminución de las precipitaciones en el mes de julio (figura 2).

Los valores extremos de temperatura mínima y máxima son 21 °C y 32 °C respectivamente. Los valores más altos corresponden a los meses de Marzo, y Julio; los más bajos a septiembre, octubre y noviembre. Se presenta una temperatura promedio anual de 27 °C.

La humedad relativa fluctúa entre 57 y 92%, con un promedio mensual de 80% y anual de 77%. La humedad relativa media durante todo el año es de 91%. Los meses más húmedos son los de mayor precipitación (Agosto a Diciembre), alcanzando un máximo de 93% en Noviembre.

3.3. VEGETACIÓN

Debido a las pendientes fuertes o moderadas, donde abundan afloramientos rocosos calizos de origen marino, las especies que más predominan son las caducifolias, influenciadas por las marcadas épocas de sequía estacional (Cuervo et al., 1986).

Dentro de las especies arbóreas presentes se encuentran: Carreto (*Aspidosperma polyneuron*), Indio de cuero (*Bursera roubā*), Ceiba de leche (*Hura crepitans*), Níspero (*Manilkara zapota*), Roble (*Tabebuia rosea*), Campano (*Phitecellobium samanea*), Camajón (*Sterculia apetala*), Ceiba tolua (*Bombacopsis guinata*), Totumo (*Crescentia cujete*), Orejero (*Enterolobium cyclocarpum*). Además, se pueden encontrar junto con *S. mauritiiformis*, otras especies de la familia Arecaceae, como: La Palma de corozo (*Bactris minor*), dos especies más del género *Bactris* spp., Palma de vino (*Attalea butyracea*), y Palma noli (*Elaeis*

oleifera). En los pocos parches vegetativos que existen, el dosel puede alcanzar entre 15 y 20 metros de altura (Obs. Personal).

La zona presenta alto grado de intervención, debido a la potrerización de los predios para usos de la ganadería y la agricultura, por lo que muchas áreas presentan variadas especies de pastos, entre las principales se encuentran la Colosona (*Batrhiochloa pertusa*), Admirable (*Brachiaria mutica*), y King grass (*Pennisetum sp.*). Dados los pocos árboles con alturas superiores a 20 metros y a las grandes extensiones de lotes de pastos, los individuos de *Sabal mauritiiformis* sobresalen predominantemente, tanto en número de individuos como en altura (Obs. personal).

4. ESTADO DEL ARTE

4.1. ESPECIE ESTUDIADA

4.1.1. TAXONOMIA

REINO : PLANTAE
DIVISIÓN : MAGNOLIOPHYTA
CLASE : MONOCOTILEDINEAE
ORDEN : SPADICIFLORAE
FAMILIA : ARECACEAE
TRIBU : CORYPHOIDEAE
SUBTRIBU: SABALINAE
GENERO : SABAL
ESPECIE : mauritiiformis

NOMBRE CIENTIFICO: *Sabal mauritiiformis* (Karsten) Grisebach & H. Wendland (1864).

NOMBRES COMUNES: Botan, carat, palma amarga, palma de guacara, palma de vaca.

SINONIMIA: *Sabal glaucescens* (Loddiges, 1946), *S. nematoclada* (Burret, 1940), *S. allenii* (Bailey, 1941), *S. morisiana* (Bartlett, 1931).

4.1.2. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y HÁBITAT

Predominantemente neotropical. La especie se encuentra comúnmente en poblaciones aisladas en el sur de México, Bélize y Guatemala; reaparece nuevamente al oriente de Panamá, y en la costa norte de Colombia y Venezuela, y en Trinidad (figura 3). Crece en zonas con elevaciones hasta de 1000 metros de altitud, pero generalmente es encontrada en zonas con alturas que van desde 0 hasta 400 metros. Frecuentemente habita suelos derivados de piedra caliza (Zona, 1990).

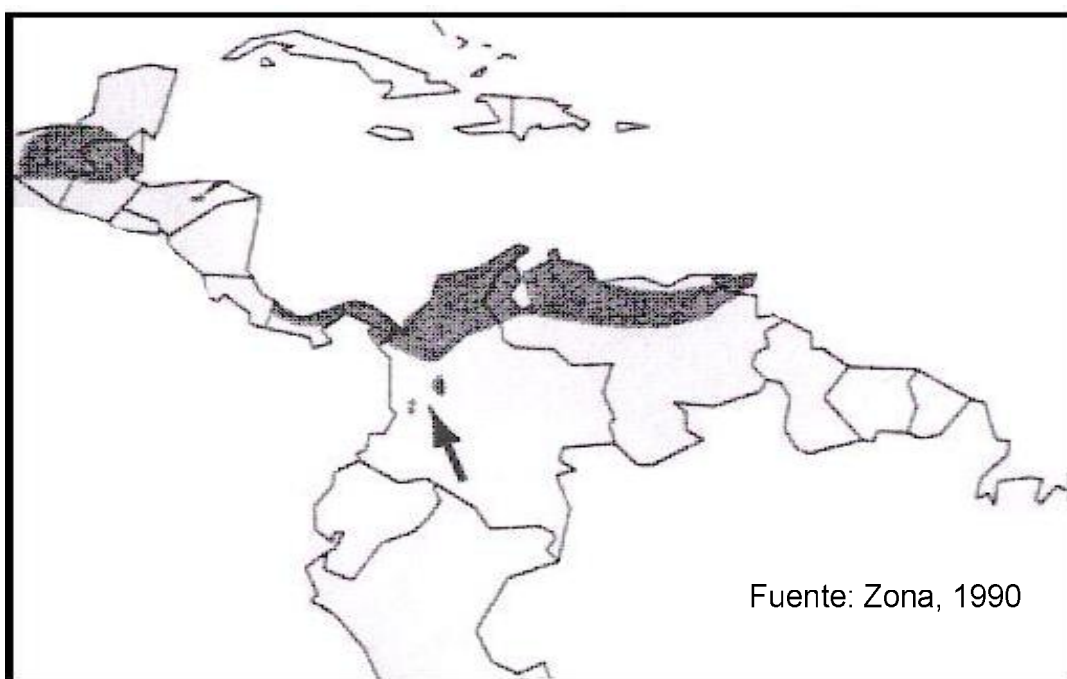


Figura 3: Distribución geográfica de *Sabal mauritiiformis*.

4.1.3. POLINIZACIÓN EN EL GÉNERO SABAL.

Según Henderson (2002), hasta la fecha sólo se han reportado trabajos de polinización en poblaciones naturales para 3 especies de las 15 que hacen parte del género *Sabal*, entre ellas *S. palmetto* (Brown, 1976a), *S. etonia* (Zona, 1987) y *S. minor* (Ramp, 1989). Por otra parte, Zona (1990), menciona algunas abejas de

los géneros *Dialictus* y *Augachloropsis* (Apidae) que visitan las flores de la palma *S. mauritiiformis* en Panamá, como posibles polinizadores, pero se sigue desconociendo por completo la biología reproductiva para esta especie.

4.2. IMPORTANCIA DE LOS ESTUDIOS DE POLINIZACIÓN

La polinización es la transferencia de polen de las anteras de una flor al estigma de la misma o de otra flor; gracias a este proceso ocurre la reproducción sexual en las plantas con flores, la cual origina los frutos y semillas que aseguran la siguiente generación; además, promueven el cambio en las frecuencias alélicas de una población. (Ollerton, 1999; Ellstrand & Elam, 1993)

La ecología de la polinización estudia las interacciones entre las especies vegetales y sus vectores de polen (Gómez, 2002). Cuando la polinización es llevada a cabo por vectores bióticos, las plantas desarrollan características propias de su historia de vida que en su mayoría son adaptaciones para atraer y mantener visitantes florales que garantizan la polinización. Los visitantes florales, posibles vectores de polen, aprovechan las recompensas y en alguna medida también adaptan sus estrategias de historia de vida a las características de las plantas (Bronstein, 1995).

El estudio de la ecología de la polinización involucra el análisis de la biología floral, el sistema reproductivo, la fenología reproductiva, y los visitantes florales y su comportamiento entre otros. Estos componentes interactúan directa e indirectamente sobre el éxito reproductivo de las plantas.

Los estudios de polinización son importantes dentro de la biología porque:

- La relación planta- polinizador provee uno de los mejores modelos para estudiar la evolución, adaptación y la selección fenotípica en relación con el éxito reproductivo.
- Las plantas y sus visitantes florales son buenos candidatos para hacer estudios de comunidades, porque son sistemas accesibles donde los datos son generalmente fáciles de tomar.
- Los polinizadores son elementos adecuados para estudiar la teoría de la optimización del comportamiento.
- Permite hacer estudios acerca de la dinámica del flujo de genes inter e intrapoblacional.
- Permite estudiar aspectos de la selección sexual, distribución de sexos y sistemas reproductivos en plantas.
- Los estudios de ecología de la polinización también pueden tener gran significado desde el punto de vista de la conservación, evaluando el efecto de distintos grados de perturbación de los hábitat sobre sistemas planta-polinizador, estudiando el sistema reproductivo de las especies y proponiendo formas de manejo para especies endogámicas, autocompatibles o autoincompatibles que han perdido sus polinizadores nativos (Kearns & Inouye, 1993; Faegri & Van der Piel, 1979).

4.3. POLINIZACIÓN Y RASGOS FLORALES EN PALMAS

4.3.1. ANTECEDENTES HISTORICOS

Históricamente, la polinización en palmas había sido considerada anemófila, por dos razones: primero, las palmas comúnmente exhiben varias características en sus flores que son reportadas como típicas de la polinización anemófila, tales como flores pequeñas, numerosas, de colores claros, abundantes, gran cantidad de polen producido y de tipo monosulcado. Segundo, los botánicos europeos se

familiarizaron con trabajos en Phoenix y Chamaerops, ambas supuestamente con polinización anemófila, y desconocieron completamente especies de palmas del trópico con otros tipos de polinización en ambientes naturales (Silberbauer – Gottsberger, 1990). Estudios recientes en polinización han demostrado ampliamente la entomofilia con coleópteros, abejas y moscas, como los polinizadores más comunes; la polinización por cada uno de estos grupos, está acompañada por una serie combinada de caracteres, morfológicos y fenológicos que pueden ser registrados como adaptaciones determinando los tres tipos básicos de polinización o “síndromes”, cantarofilia, melitofilia y miofilia (Henderson, 1986; 2002).

Las flores de las palmas no presentan un modelo característico con mecanismos florales especializados, como ocurre en otras familias de Orchidacea (insectos visitantes especializados), o Gramineas (polinización anemófila generalizada). Únicamente el modelo trímero de flores de palmas es el rango básico (Tomlinson, 1990). Lo que sí es importante resaltar es que, las palmas se caracterizan por presentar alta diversidad de visitantes, los diversos grupos de visitantes pueden estar accediendo a las inflorescencias en busca de diferentes recursos que éstas les ofrecen, entre los más importantes están, los depredadores que consumen las partes de las flores, los que visitan las inflorescencias en busca de sitios para aparearse y/o ovipositar, los depredadores de los visitantes entre otras. La importancia de presentar esta diversidad de visitantes radica en la no probabilidad de presentar un único polinizador en las especies de palmas, lo más probable es que muchas especies de insectos sean co-polinizadores. Es así como se han reportado palmas polinizadas a la vez por Nitidulidos y Curculionidos (Coleópteros), igualmente se han reportado, moscas y abejas como co-polinizadores (Silberbauer – Gottsberger, 1990; Henderson, 1986); inclusive se han reportado casos en los que intervienen coleópteros, moscas y abejas como polinizadores, como es el caso para *Hycspathe elegans* (Listabarth, 2001).

4.3.2. BIOLOGIA FLORAL

La biología floral estudia las adaptaciones que hacen que el fenómeno de polinización sea particular en cada especie vegetal. Las flores presentan dos funciones principales: fertilización y producción de semillas. Todas las interacciones que ocurren entre flor/visitante/polinizador están directamente relacionados con los recursos florales ofrecidos por la planta. Para un animal, la polinización es un producto accidental de la búsqueda de un recurso ampliamente distribuido (polen o néctar) (Kevan & Baker, 1983)

Para la planta, la polinización es una estrategia que pretende optimizar el flujo de genes hacia otras plantas. La optimización del flujo genético requiere la atracción y alimentación de ciertos animales, la contaminación de estos animales con polen, y la defensa contra invasores; y esto debe hacerse minimizando los costos energéticos por unidad de información genética transferida (Handel, 1983).

4.3.3. EFICIENCIA

Para que una especie vegetal se reproduzca biparentalmente es necesario algún medio de transporte de polen entre las plantas de la poblaciones; estos vectores de polen pueden ser abióticos como el agua o el viento, o pueden ser bióticos los cuales juegan un papel muy importante en los trópicos; entre ellos se pueden destacar insectos, colibríes, murciélagos y roedores que van en busca de polen, néctar o en busca de otra recompensa que la flor pueda ofrecerle por su visita.

Aunque se pueden establecer las diferencias entre un insecto antófilo-visitante y un antófilo-polinizador, las interacciones son muy complejas, obligando a realizar

estudios de comportamiento de visitantes, morfología floral y estimación de cargas polínicas, entre otros.

El análisis del polen transportado por organismos antófilos es una útil herramienta cuyo uso se ha generalizado en los últimos años. En varios grupos se ha utilizado para conocer o ampliar el espectro de vista de las especies antófilas. La cantidad de polen transportada permite estimar en partes la efectividad polinizadora de los distintos visitantes a una determinada estructura floral (Pascual & Cano, 1988). La composición y el grado de la pureza de la carga polínica permite inferir los patrones de explotación de recursos florales por las distintas especies antófilas.

La eficiencia de los visitantes como polinizadores de plantas que presentan mecanismos de recompensa generales, pueden ser estimadas midiendo tres variables: abundancia de visitantes florales, tiempo de pecoreo y número de flores visitadas en un tiempo determinado. Esta eficiencia puede categorizarse en tres grupos: alta eficiencia, baja eficiencia, y eficiencia nula o visitantes ocasionales (Kevan & Baker, 1983).

4.3.4. SISTEMA REPRODUCTIVO

El sistema reproductivo es la forma como los individuos intercambian material genético en una población. El estudio del sistema reproductivo de las plantas es fundamental para entender, junto con otros factores, la dinámica del flujo de genes dentro una población, pues esto determina los procesos de especiación y evolución.

La endogamia (Autogamia y/o geitonogamia) reduce la heterocigosis y la migración de genes a través del flujo de polen, reduciendo la variación dentro de la población e incrementando la variación entre poblaciones. En posición contraria, el cruzamiento (Alogamia) promueve el flujo de genes, reduciendo la

probabilidad de diferenciación microgeográfica y la formación de subpoblaciones. Hay cinco tipos básicos de sistemas de apareamiento en plantas. (1) Predominantemente autógamo, (2) predominantemente alógamo, (3) apareamiento mixto. (4) apomixis parcial y (5) autogamia parcial del gametofito. (Briggs & Walters, 1997; Kearns & Inouye, 1993; Richards, 1986).

El conocimiento de los sistemas de apareamiento tiene importantes aplicaciones prácticas en cosechas, bosques y manejo de huertos. También, tiene potencial aplicación en el manejo de planes de conservación de plantas raras y en peligro de extinción, ya que la conservación de su variabilidad genética, depende de la evaluación cuantitativa del tamaño efectivo de la población y de la migración de genes (Kearns & Inouye, 1993).

4.3.5. AUTOINCOMPATIBILIDAD GENETICA

La autoincompatibilidad genética en las plantas evita que se formen semillas después de una autopolinización; esto se puede presentar de diferentes maneras: el polen de la misma planta no se adhiere al estigma; y en caso que se adhiera no germina, o si germina no crece a través del estilo. Los sistemas de incompatibilidad se clasifican como gametofitos y esporofitos dependiendo si las relaciones de incompatibilidad con el tejido femenino son medidas por el genotipo haploide del grano de polen o por el genotipo diploide de la antera que produce el polen (Briggs & Walters, 1997; Kearns & Inouye, 1993; Richards, 1986).

4.3.6. FENOLOGIA FLORAL

La fenología de la floración se refiere al cambio de “apariencia” de las plantas en el tiempo de floración. Esta información tiene trascendencia ecológica y evolutiva, debido a que las flores son importantes fuentes de alimentos en un tiempo

ecológico y proveen mecanismo para el aislamiento reproductivo o especiación en un tiempo evolutivo.

Los estudios de fenología de la floración generalmente se hacen en el ámbito de la comunidad o la población, pero también se hacen en el ámbito de la inflorescencia o de la flor, a este último tipo de estudios es a lo que se refiere como fenología o biología floral.

Los estudios de fenología floral son importantes para conocer el tiempo de presentación del polen, de receptividad del estigma y producción de néctar en cada una de las fases florales (Kearns & Inouye, 1993).

4.3.7. DICOGAMIA

La separación temporal de las fases masculinas y femeninas en las flores (Dicogamia temporal: proterógina y proterandra), se encuentra ampliamente distribuida en palmas y ha sido estrictamente asociada con un síndrome de polinización particular (Henderson, 1986; 2002). La separación y alternación de la función sexual está asociada con el esfuerzo reproductivo en la planta; lo cual no sólo implica evitar la autogamia si no que también, consecuentemente, obliga a la transferencia de polen xenógamo (polen de otro individuo u otra flor distinta en caso de flores hermafroditas), por parte de vectores de polen (Listabarth, 2001).

5. METODOLOGÍA

5.1. CARACTERIZACIÓN DEL SITIO DE MUESTREO.

En las fincas “La Flojera y El Bleo”, localizadas en las veredas Sabanas del Potrero y San Jacinto, respectivamente se determinaron dos zonas. Una zona en la cual existe una alta densidad de individuos de *S. mauritiiformis* (aproximadamente 1200 individuos por hectáreas), (zona A); este sitio presenta bajo grado de intervención y solo es utilizado para la cosecha de las hojas de esta palma (figura 4a).

La segunda zona, (zona B) (Figura 4b), se caracteriza por presentar alto grado de intervención y los individuos se encuentran muy separados uno del otro (Aproximadamente 20 - 40 individuos por hectáreas). Este sitio es principalmente utilizado en la agricultura y ganadería.

En la finca “Villa Kelly” ubicada en la vereda San Nicolás, no se encuentran áreas en las que la densidad de los individuos de *S. mauritiiformis*, sea igual o mayor al de la zona “A” de las fincas La Flojera y El Bleo; debido a que esta finca tiene como actividad principal el pastoreo del ganado bovino; y la cosecha de hojas de esta palma, una actividad secundaria. Por lo tanto todos los individuos de *S. mauritiiformis* se encuentran en área silvopastoril.



Figura 4. Caracterización de la zona de muestreo. A) Zona de alta densidad de individuos, B) Zona silvopastoril.

5.2. FENOLOGÍA DE LA POBLACIÓN.

Para analizar la fenología reproductiva y determinar el ritmo anual de floración a nivel de la población de *S. mauritiiformis*, se realizaron observaciones mensuales entre mayo de 2003 hasta mayo de 2004.

Para esto, en la zona A de las fincas La Flojera y El Bleo, se estableció una parcela de 0.1 hectáreas para cada una de estas fincas. Se marcaron todos los individuos de estas parcelas. Además, para las tres fincas, se escogieron aleatoriamente individuos de la zona B (silvopastoril); un total 420 individuos, en los cuales con la ayuda de binoculares, se registró el número de inflorescencias y el estadio de desarrollo que presentaban (figura 5 a).

Figura 5: Observaciones de campo. a) Registro del estadio de las inflorescencias. b) Forma de trepar palmas para alcanzar las inflorescencias más altas de *S. mauritiiformis*.

En los meses entre Noviembre y Mayo, debido a la disminución de individuos en floración, se realizaron recorridos por las fincas registrándose el número de individuos que presentaban inflorescencias en antesis.

Se le asignó un número a cada uno de los individuos, al igual que a cada una de sus inflorescencias con el objetivo de llevar un registro de las inflorescencias y de individuos que entran en antesis por mes.

5.3. MORFOLOGÍA Y DESARROLLO DE LAS INFLORESCENCIAS.

Los caracteres morfológicos (vegetativos y reproductivos) se describieron de ejemplares vivos. Para tener acceso a las inflorescencias de *S. mauritiiformis*, se utilizó una escalera de madera de 7 mts. y pretales como equipo de ascenso para alcanzar las más altas (figura 5 b). Seguimos el desarrollo de 110 inflorescencias sobre 62 individuos, en ellas se determinaron los estadios de desarrollo; y además, se registró la longevidad de cada uno de ellos (Martén & Quesada, 2001).

Se tomaron datos morfológicos de las inflorescencias como longitud, número de raquilas, número de flores por raquilas y por inflorescencias.

Para cuantificar el promedio de flores por inflorescencias se tomó una muestra de seis. Primero se tomaron las raquilas de la parte basal, media y terminal de la inflorescencia, en las cuales se determinó el promedio de flores por raquilas. Luego, este promedio se multiplicó por el número de raquilas de cada parte en las inflorescencia, calculando de esta manera el promedio de flores por inflorescencias (Listabarth, 2001).

5.4. FENOLOGÍA Y BIOLOGÍA FLORAL

Para determinar la hora de antesis, la fenología floral, el patrón de floración y la oferta de recompensas para los visitantes, se siguió el desarrollo de 6820 botones florales, sobre 35 individuos distribuidos en las fincas La Flojera y Villa Kelly. Para esto, se realizaron observaciones diurnas y nocturnas cada cuatro horas sobre las inflorescencias.

Para cada flor recién abierta, se registró el período de receptividad estigmática y presentación del polen.

5.4.1 RECEPTIVIDAD ESTIGMÁTICA:

La receptividad estigmática se evaluó teniendo en cuenta lo siguiente:

1. Cambios de coloración y presencia de exudados.
2. El momento de receptividad estigmática fue determinada también, mediante el método planteado por Osborn et. al. (1988), citado por Dafni (1992). En esta prueba se utiliza peróxido de hidrógeno al 3 %. Se coloca una gota del reactivo sobre la superficie estigmática y se toma el burbujeo como medida de receptividad.
3. Se realizaron polinizaciones manuales con polen viable, con intervalos de 4 horas durante las primeras 90 horas después del inicio de la antesis.

5.4.2. PRESENCIA Y LONGEVIDAD DE GRANOS DE POLEN

La presencia de polen sobre las anteras, se evaluó mediante observaciones directas.

Para determinar la longevidad de los granos de polen, primero se colocó polen en soluciones de sacarosa de diferentes concentraciones de acuerdo con Nuñez

(2000 b), (desde 0% hasta 70%, con intervalos de 5 %), con el fin de estandarizar la concentración ideal en la que ocurre el mayor porcentaje de germinación de granos.

Posteriormente, conocida la concentración ideal se realizó la prueba de longevidad del polen. Para ello se tomo el polen, se colocó a germinar desde 0 a 80 horas a intervalos de 4 horas (Técnica de la gota) (Dafni, 1992). Se realizaron dos réplicas.

5.5. ATRAYENTES O RECOMPENSAS

Se evaluaron los atrayentes o recompensas ofrecidos por las inflorescencias especialmente en las flores:

1. Mediante observación directa, se evaluó si ofrecían algún tipo de recompensa (sitio para cópula, lugar de oviposición).
2. En las flores se evaluó la presencia de néctar utilizando papel testigo de Glucosa, Glucostix TM.
3. La producción de aroma se determinó directamente en el campo.
4. La presencia de aceites esenciales, productos de glándulas secretoras, se evaluó aplicando rojo neutro directamente sobre las flores, según Dafni (1992).

5.6. SISTEMA REPRODUCTIVO Y ÉXITO MATERNO DE *S. mauritiiformis*.

Para determinar el sistema reproductivo de la palma amarga, se realizaron diferentes tratamientos: Autocompatibilidad (autogamia y geitonogamia), alogamia, apomixis y control. Para lo cual se aislaron con malla sintética botones florales aún cerrados. En cada grupo se marcaron las inflorescencias y flores específicas con pintura indeleble, asignándole un número de identificación y nombre del tratamiento respectivo. Los ensayos y pruebas para cada tratamiento se realizaron así:

1. ALOGAMIA: POLINIZACIÓN CRUZADA (Tratamiento I)

Se realizaron polinizaciones cruzadas sobre 452 flores de 13 individuos, para esto se identificaron los botones florales próximos a la antesis.

- a) Se cubrió con malla sintética los botones florales próximos a la antesis.
- b) Después de la apertura floral, se emascularon las flores abiertas.
- c) Se colectó polen proveniente de distintos individuos.
- d) Cuando las flores emasculadas, presentaron el período de máxima receptividad estigmática, se descubrieron y se hicieron las polinizaciones manuales con polen provenientes de distintos individuos; posteriormente se volvieron a embolsar.

2. CONTROL (Tratamiento II)

Para este ensayo se tomaron 446 flores de 10 individuos, tales flores se dejaron sin manipular.

3. AUTOCOMPATIBILIDAD:

Se realizaron tres tipos de polinizaciones con polen viable proveniente de diferente fuente, así: polen de la misma flor (tratamiento **III**) (autogamia), en este ensayo se polinizaron 189 flores. El tratamiento (**IV**) (geitonogamia), consistió en tomar polen proveniente de diferentes flores pero siempre de la misma inflorescencia, en este tratamiento se polinizaron 107 flores. Por último, el tratamiento (**V**) (geitonogamia), consistió en hacer polinizaciones con polen proveniente de diferentes inflorescencias pero siempre del mismo individuo, para este tratamiento se polinizaron 172 flores.

Todos los anteriores ensayos se hicieron sobre un total de 10 individuos. La secuencia de eventos que se siguió en los tres tratamientos (III, IV y V) se describe a continuación:

- a) Se cubrió con malla sintética los botones florales próximos a la antesis.
- b) Después de la apertura floral, se emasculó las flores abiertas.
- c) Se colectó polen de acuerdo a cada tratamiento, provenientes de flores abiertas el mismo día.
- d) Cuando las flores del paso b, presentan el período de máxima receptividad estigmática, se descubrieron y se hicieron las polinizaciones manuales con polen provenientes de varias fuentes. Posteriormente se volvieron a embolsar.

4. APOMIXIS (Tratamiento VI)

En este ensayo, se trataron 517 flores de 10 inflorescencias, las cuales se emascularon y se evitó que entraran en contacto con polen de cualquiera fuente, cubriéndolas con malla sintética.

En todos los casos, las flores permanecieron aisladas con malla sintética durante un tiempo mínimo de 30 días. Posteriormente, para la respectiva evaluación de los resultados, se registró el número de frutos formados.

Se analizaron estadísticamente los tratamientos, evaluando si existían diferencias significativas entre los tratamientos, mediante una prueba de hipótesis para comparaciones de promedios, con un nivel de significancia de 5 %.

La tasa de autoincompatibilidad se evaluó mediante el índice propuesto por Zapata y Arroyo (1978), citado en Dafni (1992) el cual establece:

$$ISI = \frac{\text{Frutos producidos por autogamia}}{\text{Frutos producidos por polinización cruzada}}$$

Los valores del índice reflejan las siguientes posibilidades:

Valor del rango del índice.	>1	0.2<1	< 0.2	0
Descripción	Autocompatible	Parcialmente Autoincompatible	En su mayor parte autoincompatible	Totalmente Autoincompatible

Según Dafni (1992), la tasa de producción de frutos por autopolinización artificial, ha sido calificada así:

Valor del índice	0-3%	>3- 30%	>30%
Descripción	Auto-incompatibilidad.	Levemente Compatible.	Altamente Compatible.

ÉXITO MATERNO

Para determinar el éxito reproductivo de *S. mauritiiformis* se tomaron aleatoriamente raquillas de la parte central y basal de las inflorescencia y se contaron el total de sus flores. La tasa de producción de frutos, se estimó dividiendo el número total de frutos iniciados, sobre el total de las flores iniciales de cada raquilla; todos estos resultados fueron extrapolados a toda la inflorescencia (Martén & Quesada, 2001). También se registró el número de flores y frutos parasitados, y los frutos inmaduros abortados.

5.7. TRANSPORTE DE POLEN POR VIENTO

Para determinar si existe transporte de polen por el viento, se colocaron trampas para polen alrededor de 4 palmas con inflorescencias en antesis. Las trampas (consisten en láminas portaobjetos que tienen un área de 7,5 x 2,5 cm²; cubiertas con una capa delgada de gelatina- fucsina), se dispusieron en dos líneas radiales con ángulos de 90° entre ellas, a los lados de las inflorescencias. Estas trampas se ubicaron a 2,50 metros de altura desde el suelo, y de la inflorescencia a 0,5 mts. hasta 3 mts., con intervalos de 0,5 mts (figura 6). En total se colocaron 32 trampas, las cuales se expusieron durante 24 horas; después se marcaron, sellaron y se realizó el conteo de granos de polen.

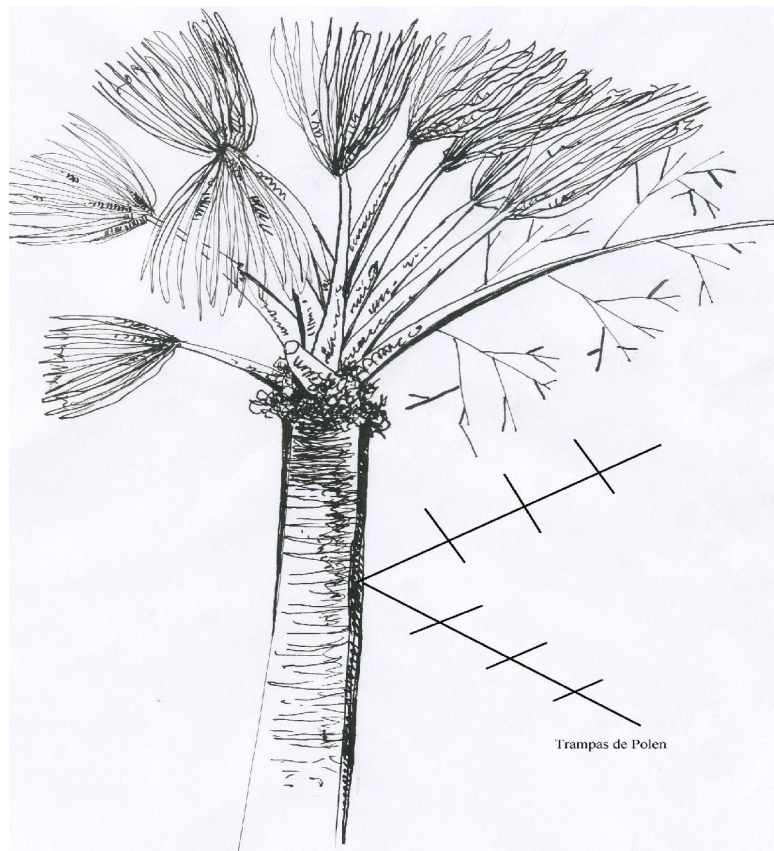


Figura 6: Montaje para evaluar anemofilia en *S. mauritiiformis*.

ENTOMOFAUNA ASOCIADA A LAS INFLORESCIENCIAS DE *S. mauritiiformis*.

5.8. RIQUEZA Y ABUNDANCIA

Para conocer la riqueza y abundancia de la entomofauna asociada a las inflorescencias de *S. mauritiiformis*, se realizaron capturas de los insectos visitantes de las inflorescencias. Los visitantes fueron capturados utilizando bolsas plásticas transparentes, durante horas del día y de la noche. Se embolsaron las inflorescencias y se colectaron los visitantes. Posteriormente, se separaron por especies asignándole a cada una un número de identificación, se cuantificaron los individuos de cada morfoespecies, se determinaron taxonómicamente hasta orden; y se enviaron a especialistas para determinaciones específicas. La nomenclatura de los géneros y especies indeterminadas sigue una numeración para las morfoespecies y morfogéneros, en espera de las identificaciones de los especialistas.

5.9. COMPORTAMIENTO

Sobre 38 inflorescencias, se realizaron observaciones diurnas y nocturnas para obtener datos del comportamiento de los visitantes (figura 7). Con ello, se registró la actividad, el aprovechamiento de recursos y el número de individuos visitantes.

5.10. EFICIENCIA Y ESTIMACIÓN DE CARGAS POLÍNICAS.

La eficiencia de los polinizadores se estimó midiendo tres variables: abundancia relativa de visitantes florales; granos de polen transportado y diferencias en la producción de frutos por alogamia (polinización artificial) y control (polinizaciones naturales). Se categorizó a los visitantes en tres grupos: polinizadores principales (alta eficiencia), polinizadores secundarios (baja eficiencia) y visitantes ocasionales.

Los visitantes que llegaban en el momento en que los estigmas de las flores eran receptivos se colectaron individualmente en etanol al 70 %; posteriormente, en el laboratorio se centrifugaron las muestras durante 5 minutos a 1500 r.p.m.; luego con una cámara cuenta nemátodos se realizó el conteo de los granos de polen (Pascual & Cano, 1988).

Figura 7: Observaciones del comportamiento de los insectos y ensayos de la biología floral y pruebas de polinizaciones manuales.

5.11 Análisis Estadístico:

Los resultados obtenidos en cada uno de los ensayos se analizaron de forma independiente, debido a la naturaleza de los mismos, ya que se pueden aplicar diferentes pruebas. Por lo general se aplicó estadística descriptiva. Para los ensayos del sistema reproductivo se aplicó la prueba de hipótesis estadística para comparaciones múltiples con un nivel de significancia al 5 %.

6. RESULTADOS

MORFOLOGIA

Sabal mauritiiformis es una palma de tallo delgado que alcanza desde 1,8 hasta 16,5 metros de altura ($X = 9,13$; $SD = 3,93$, $n = 92$) (figura 8); tiene de 12 a 25 hojas, las cuales miden entre 2 y 3 metros de longitud. Los individuos de la palma amarga presentan entre 1 y 9 inflorescencias ($n = 420$ individuos); las cuales pueden estar en distintos grados de desarrollo.



Figura 8: Hábito de crecimiento de *Sabal. mauritiiformis*.

Las inflorescencias son interfoliares elongadas y pueden exceder a las hojas en longitud (figura 8), alcanzan entre 1,10 y 3,30 metros ($X = 2,5477$; $n = 22$). Son ascendentes al inicio de la floración, pero al momento de la infrutescencia el peso de sus frutos las hace descender. Las inflorescencias son solitarias, paniculadas

altamente ramificadas (con raquillas que se encuentran repetidamente bifurcadas en ramas de cero hasta quinto orden, aX 0 - aX 5), (Figura 9).

Figura 9. Inflorescencias de *S. mauritiiformis*. a y b) esquema de raquillas aX 1. c) Fotografía de una inflorescencia. Muestran las diferentes ramificaciones (aX 0 - aX 5).

Las inflorescencias pueden presentar un rango entre 10 y 23 raquillas de primer orden (aX1) por inflorescencias, ($X = 18.4$, $n = 22$); cada una de estas raquillas (aX1), puede presentar entre 2695 – 17'327 flores ($X = 9208.88$, $n = 17$); debido a esto se pueden encontrar en una sola inflorescencia entre 8230 – 142.227 flores ($X = 78022.4286$, $n = 7$), (anexo 1).

Sabal mauritiiformis tiene flores hermafroditas, se presentan en forma individual en el último orden de ramificación (aX5) de las inflorescencias. Las flores miden entre 3,5 – 4,5 mm de largo. tienen 3 pétalos membranosos, que no son constantes cuando se secan; 6 estambres antisépalos, filamentosos erectos; el gineceo mide entre 2,5 a 3,1 mm de largo (figura 10). Son de color crema-amarillo en el momento de la antesis (apertura de los botones florales en el cual quedan expuestos las partes internas de la flor)

Figura 10: A y B) Flores; C) yemas de *S. mauritiiformis*.

Los frutos son esféricos u ovoides, tienen un diámetro de 8.8 a 11 mm. y 8.5 a 11 mm. de alto; de color verde cuando son inmaduros y café cuando alcanzan la madurez. Los frutos tienen una sola semilla la cual es esférica ovalada.

DESARROLLO DE LAS INFLORESCENCIAS.

Se establecieron 5 estadios de desarrollo:

1. Elongación del prófalo: estadio que va desde la aparición del prófalo hasta su total alargamiento, (figura 11 a y b).
2. Salida de raquillas: momento en que aparecen las ramificaciones (fig. 11 c).
3. Exposición de botones: inicio de la salida de las yemas florales (figura 11 d).
4. Antesis: durante este estadio se da la apertura de los botones (figura 11 e).
5. Producción de fruto: desde la iniciación de frutos hasta su maduración (figura. 11 f).

El desarrollo de las inflorescencias inicia con la aparición y elongación del prófalo (aX 0) (estadio 1), su crecimiento es de forma ascendente, y avanza aumentando lentamente en longitud y diámetro; el tiempo en que transcurre esta etapa puede comprender entre 20 y 48 días (Tabla 1). Posteriormente a esto, comienzan a emerger las ramificaciones (raquillas) aX 1, hasta aX 5 (estadio 2), en este evento la inflorescencia puede tardar entre 14 y 31 días; en estos momentos tanto el prófalo como las raquillas son de color verde.

Los botones florales empiezan a salir junto a las raquillas aX5 (estadio 3), al inicio estos son de color verde y luego toman un color amarillo claro. Pueden aumentar de tamaño hasta alcanzar 2 mm. de alto y 1 mm. de diámetro. Desde el momento en que aparecen los botones florales hasta su maduración completa, puede tardar entre 13 y 32 días (Tabla 1).

Figura 11. Esquema de los cinco estados del desarrollo de las inflorescencias a-f.

La antesis se da en sentido acropétala, es decir, los botones que inician su apertura son los que se encuentran en la parte basal de la inflorescencia, siguiendo los que se encuentran en la parte media y por último aquellos que se encuentran en ápice de la misma. La duración de esta etapa (estadio 4) en una inflorescencia, varía entre 9 y 19 días ($X = 13,4783$; $n = 23$). Aproximadamente entre el séptimo y décimo día después de haber iniciado la antesis, la inflorescencia alcanza el mayor porcentaje (16- 20 % del total de la inflorescencia) de yemas florales que entran en antesis (Figura 12).

Finalmente, desde el momento en que aparecen o inician los frutos, hasta su maduración, pueden transcurrir entre 40 y 78 días aproximadamente (estadio 5). Al inicio, los frutos presentan un color amarillo, luego toman un color verde (figura 18 b), y por último se toman café oscuro, lo cual indica su madurez.

De esta manera, el desarrollo de las inflorescencias desde su aparición hasta la formación de frutos maduros en *S. mauritiiformis*, se tarda entre 4 y 6 meses (96-190 días), (tabla 1).

TABLA 1. Duración de los estadios de desarrollo de inflorescencias de *Sabal mauritiiformis*.

Estadio del desarrollo de la inflorescencia.	$X \pm$ Desviación estándar (en días)	Rango (en días)	N (número de inflorescencias)
1. Elongación del prófalo.	31.13 ± 5.90	20 – 48	45
2. Salida de raquillas	16.54 ± 3.64	14 – 31	106
3. Exposición de botones florales	20.83 ± 5.14	13 – 32	106
4. Antesis	$13,478 \pm 2,32$	9 – 19	23
5. Producción de frutos	63.60 ± 7.69	40 – 78	45

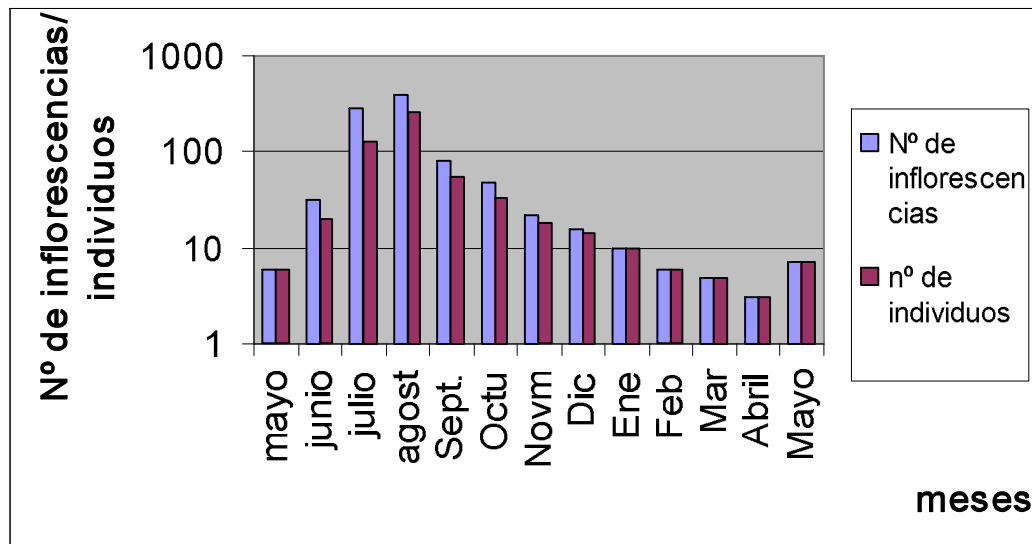
FIGURA 12. Porcentaje relativo diario de antesis de 5 inflorescencias, seleccionadas aleatoriamente. Las inflorescencias 1, 2 y 3 fueron monitoreadas en la finca “La flojera”; y, la 4 y 5 en “Villa Kelly”.

FENOLOGÍA DE LA FLORACIÓN EN LA POBLACIÓN.

A nivel poblacional, la floración de *S. mauritiiformis* para los tres sitios de muestreo, empieza a finales del mes de mayo, extendiéndose hasta el mes de noviembre. Se presenta un pico de floración entre los meses de julio y septiembre (figura 13), período durante el cual cerca del 76 % de los individuos presentan por lo menos una inflorescencia en antesis. Para los meses entre octubre y noviembre menos del 5 % de los individuos se encuentran en antesis, disminuyendo así considerablemente la floración a nivel poblacional. Para el resto de los meses (diciembre- abril), sólo se encuentran esporádicamente individuos en antesis.

Durante el mes de mayo, se pueden encontrar pocos individuos en antesis; sin embargo, en este mes aparece nuevamente el prófalo sobre muchos individuos, el cual comienza a emerger entre las axilas de las hojas; indicando un nuevo ciclo reproductivo para el individuo, que se va ver representado a nivel de la población.

En las fincas El Bleo y La Flojera, en la zona A (alta densidad de individuos de palma amarga); durante los meses de septiembre y octubre, se observó que cerca del 15 y el 35 % de las inflorescencias fueron abortadas en cualquiera etapa de su desarrollo; pero, generalmente durante la exposición de las raquillas. El aborto de flores e inflorescencias, coincidió con la época de corte de hojas, para las dos fincas.



Fuente: Brieva y Núñez 2005

Figura 13. Fenología de la floración a nivel poblacional de *S. mauritiiformis*.

FENOLOGÍA Y BIOLOGÍA FLORAL: PERÍODO FLORAL.

En *Sabal mauritiiformis* empieza a ocurrir la antesis de los botones florales a la 01:00 A.M.; y a las 04:00 el 98 % de los botones florales se encuentran completamente abiertos (figura 14). La dehiscencia de las anteras (exposición del polen), se presenta de manera longitudinalmente; es decir, se da una fisura longitudinal en las tecas de las anteras quedando de esta manera expuestos los granos de polen.

La liberación de los granos polen, se da entre las 06:30 y las 07:30, primero ocurre en aquellas flores expuestas directamente al sol. Aunque, en los días en que se presentaron precipitaciones, se observó que las anteras eran dehiscentes entre las 09:30 y las 10:30, o aún más tarde hasta el momento en que finalizó la precipitación.

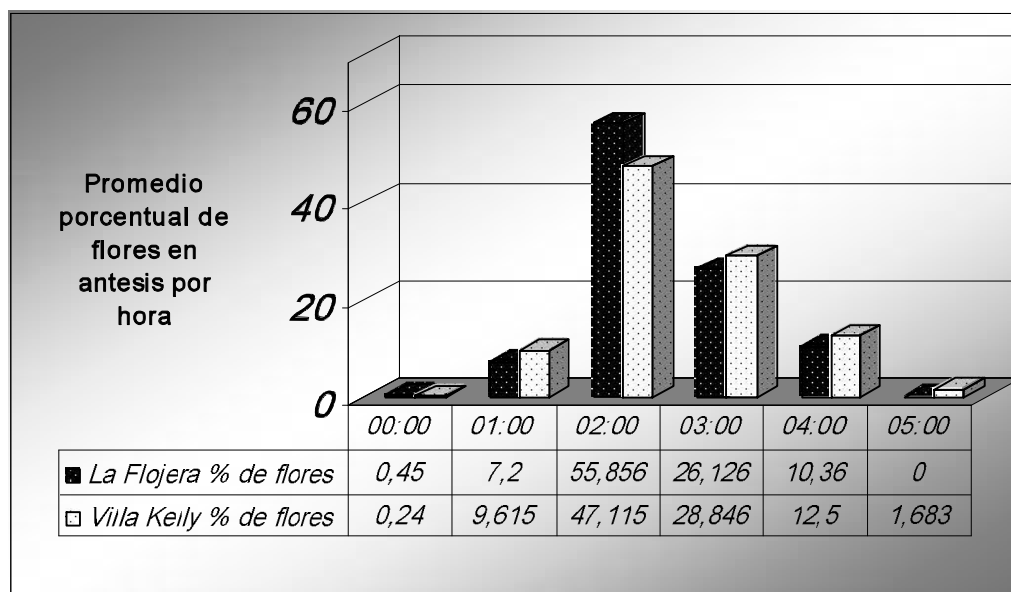


Figura 14. Hora de anthesis de las flores durante un día, para las fincas Villa Kelly y La Flojera.

Al momento de la anthesis floral (apertura de los botones florales), los estigmas son secos y de color blanco-verdoso permaneciendo así las primeras 8 horas, es decir, hasta las 10:00. Después de este tiempo, se observa que la superficie estigmática se encuentra húmeda debido a gotas de secreción (exudados), en estos momentos son de color blanco. La prueba con peróxido de hidrógeno corrobora lo anterior dado que sólo se observó burbujeo pasadas las primeras 8 horas después de la anthesis, es decir, a las 10:00; lo cual indica la presencia de peroxidasas en las células del tubo polínico. Esto evidencia la receptividad de los estigmas desde las 10:00 aproximadamente.

Las anteriores condiciones predominaron durante las primeras 60 horas después de la anthesis, cuando ya la superficie estigmática se seca y toma un color café oscuro; igualmente, al realizar la prueba con peróxido de hidrógeno, cesa la producción de burbujas.

RECEPTIVIDAD ESTIGMATICA Y VIABILIDAD DEL POLEN

Las pruebas de polinización manual ratifican las observaciones morfológicas con respecto a la receptividad estigmática (tabla 2); dado que el porcentaje de frutos formados sobre flores polinizadas durante las primeras 8 horas no sobrepasa el 9,29 %; mientras que después de las 10:00 hasta las 18:00 horas, alcanza el valor máximo, el cual equivale al 50,16 % y comienza a disminuir paralelamente al aumento de la edad de las flores; pero, se mantienen estable hasta las 10:00 A.M. del tercer día. Después de las 56 horas, las flores sólo alcanzan a producir el 2,7 % de los frutos. A las 70 horas, las flores polinizadas no producen ningún fruto (tabla 2 y figura 15).

Tabla 2. Evaluación de la receptividad estigmática por polinizaciones manuales a diferentes horas a partir de la apertura floral.

Hora de polinización	Nº de Flores polinizadas	Nº de Frutos producidos	% de frutos formados
8 (2:00-9:00)	269	25	9.294
16 (10:00-18:00)	305	153	50.164
24 (19:00-5:00)	129	51	39.535
32 (6:00-12:00)	158	56	35.443
40 (17:00-21:00)	240	83	34.583
52 (2:00-10:00)	150	50	33.333
62	362	10	2.762
72	201	0	0
80-100	66	0	0

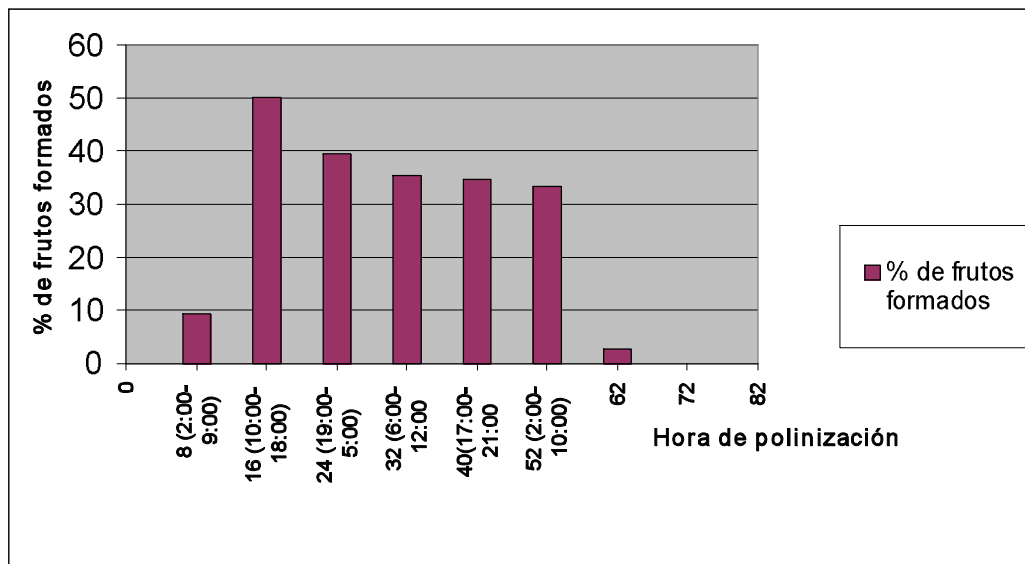


Figura 15: Porcentaje de frutos formados después de polinizaciones manuales a diferentes horas.

Las pruebas preliminares de germinación, permitieron determinar que las concentraciones ideales en las que ocurren mayores porcentajes de granos de polen germinados fueron 25 y 30 % de sacarosa; siendo la del 30% entre estas dos, en la que ocurre mayor germinación de los granos de polen.

La prueba de longevidad de polen realizada de 0 a 80 horas (figura 16 y 17), indica que desde el momento de la dehiscencia de las anteras, el polen es viable; sin embargo, durante el período comprendido entre las 4 y las 12 primeras horas (10:30- 19:30) se da el mayor porcentaje de granos germinados; pasadas estas horas la viabilidad del polen disminuye. El máximo porcentaje de granos de polen germinados se observa a las 4 horas, es decir, a las 10:30 de la mañana (la hora cero para la dehiscencia de las anteras equivale a las 07:30), alcanzando el valor de 76,05% y 34,23 en las soluciones de sacarosa del 30% y 25%, respectivamente. La longevidad de los granos de polen concuerda con la etapa de máxima receptividad estigmática.

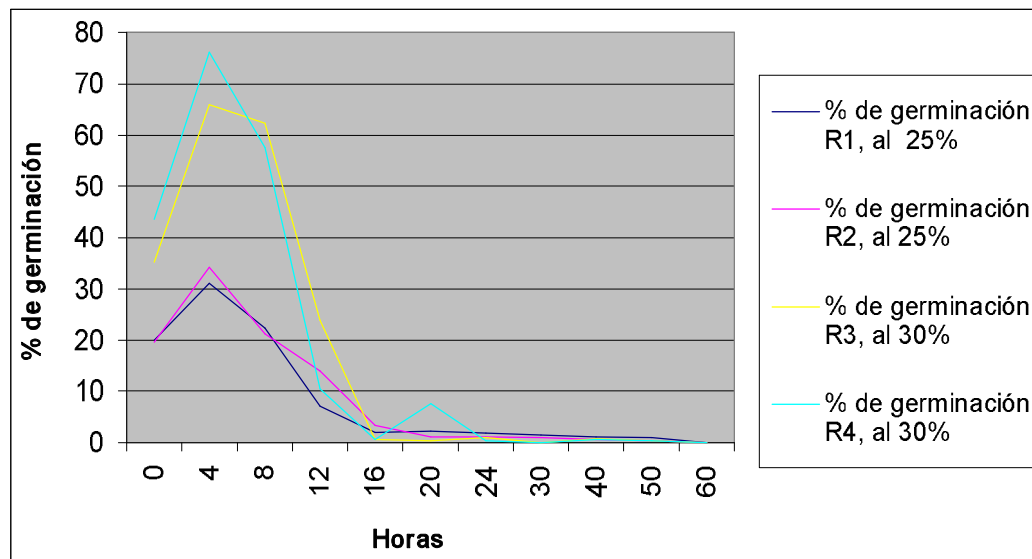
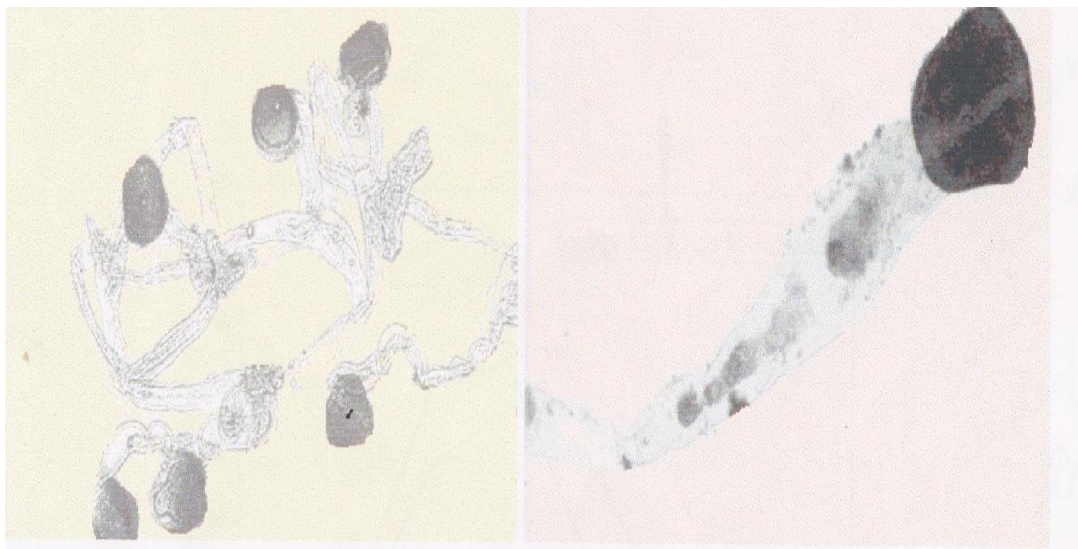


Figura 16: Longevidad de granos de polen en *S. mauritiiformis*. Cada curva representa los resultados de una replica. El porcentaje se refiere a la concentración de sacarosa.



Fuente: Núñez (2000).

Figura 17: Granos de polen de *Wettinia quinaria* germinados en solución de sacarosa.

OFERTA DE NÉCTAR Y EMISIÓN DE PERFUME:

La secreción de néctar y la emisión de perfume se inician en coincidencia con la antesis (Tabla 3). Sin embargo, el aroma inicia con poca intensidad, y este se hace más fuerte sólo al transcurrir las primeras horas de la mañana, cuando se hace perceptible a varios metros de distancia. El aroma floral a las 19:00 horas, deja de ser perceptible al olfato humano.

El néctar en las flores es secretado inicialmente en pequeñas gotas, que se acumulan en el fondo del disco nectarífero, el cual termina cubierto por completo. Al hacer la prueba con el papel Glucomix TM, este cambió de color indicando la presencia de glucosa. El disco nectarífero es verde brillante en el botón floral, se torna blanco verdoso en las flores recién abiertas y presenta un color blanco hasta el tercer día; por último toman color café.

TABLA 3. Cambios experimentados por las flores de *S. mauritiiformis*, durante el período floral. P: presente; S: seco; H: húmedo; +++ = cantidad máxima; ++ = menos del 50%; + = vestigios; - = ausentes.

Día	1	1	1	1	1	2	3	3	3	4
Hora	02:00	04:00	06:30	10:00	14:00	36:00	48:00	57:00	62:00	72:00
Antesis	P	P								
Polen	-	-	+++	+	+	-	-	-	-	-
Néctar	+	+	+++	+++	+++	++	-	-	-	-
Aroma	+	+	+++	+++	+++	-	-	-	-	-
Secreción estigmática	-	-	-	++	+++	++	++	++	+	-
Burbujas por H2O2	-	-	-	++	+++	++	++	+	+	-
Superficie estigmática	S	S	S	H	H	H	H	H	H	S

Al aplicar rojo neutro sobre las flores de *S. mauritiiformis*, se tiñeron los estigmas, las anteras y el polen; además, el disco nectarífero también tomó un color púrpura.

Lo anterior indica que en los estigmas se encuentran glándulas productoras de aroma y de aceites.

SISTEMA Y ÉXITO REPRODUCTIVO

Sabal mauritiiformis posee flores hermafroditas que presentan dicogamia moderadamente proterandra, debido a que existe un corto período en donde la liberación del polen coincide con la exposición de estigmas receptivos; por lo cual la autogamia en condición natural y artificial puede ser factible (tratamiento III. % flores/ frutos formados = 12.2), (tabla 4).

También se puede presentar geitonogamia en dos niveles, puesto que sobre un mismo individuo pueden entrar en antesis dos o más inflorescencias simultáneamente (tratamiento V: % de flores/ frutos formados = 13.37). También, se observó formación de frutos por el intercambio entre flores sobre la misma inflorescencia (tratamiento IV: % de flores/ frutos formados = 20.56), esto se puede dar con facilidad, debido a que estas tienen un largo período de antesis, durante el cual todos los días se da la apertura de nuevos botones florales que pueden donar polen a flores receptivas, sobre la misma inflorescencias.

Sin embargo, el número de frutos formados por xenogamia “polinización cruzada” (tratamiento I), (62,2%) fue significativamente mayor a los frutos resultantes de la prueba de autocompatibilidad (tratamiento III; IV; V), (tabla 4). Además, ocurrió una leve producción de frutos formados por apomixis (tratamiento VI) (2 %).

Al aplicar el índice de autocompatibilidad propuesto por Arroyo y Zapata (1978), citado en Dafni (1992), el valor calculado para *S. mauritiiformis* fue igual a 0,23; por lo cual se considera parcialmente autoincompatible.

$$\text{Frutos por autogamia} = \frac{12,2 + 20,56 + 13,37}{3} = 15,37$$

$$ISI = \frac{15,37}{62,2} = 0,25$$

Adicionalmente, según el índice de autoincompatibilidad propuesto por Dafni (1992); *S. mauritiiformis* presenta un sistema levemente compatible (Autocompatibilidad = 15,37), dado que este valor se encuentra entre el rango >3-30%.

Tabla 4. Evaluación del sistema reproductivo en *Sabal mauritiiformis*.

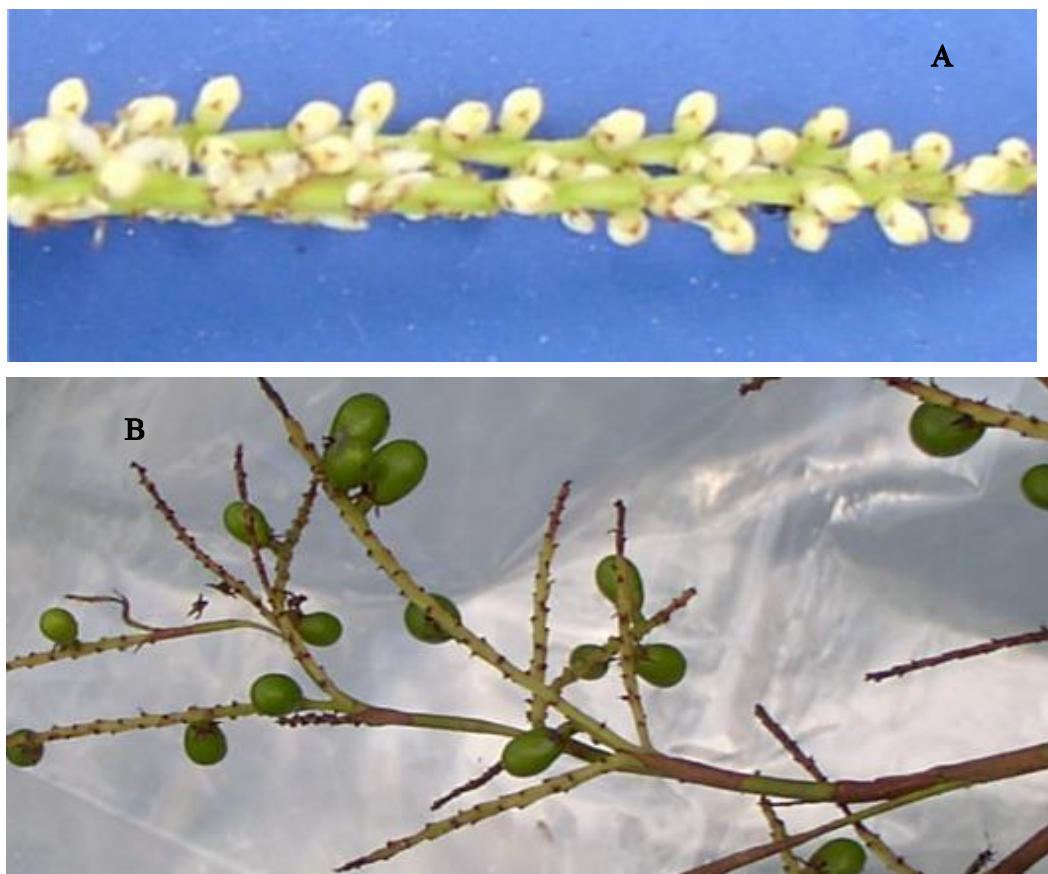
Tratamiento/ Nombre	Nº de Flores tratadas	Nº de frutos producidos	% flores/ frutos producidos	Valor de Z al 5%. significancia Z > 1,96
I. ALOGAMIA	350	218	62,2 %	a
II. POLINIZACIÓN ABIERTA (CONTROL)	446	209	46,8 %	b
III. AUTOCOMPATIB-AUTOGAMIA	189	23	12,2 %	c
IV. AUTOCOMPATIB-GEITONOGAMIA	107	22	20,56 %	c
V. . AUTOCOMPABI-GEITONOGAMIA	172	23	13,37 %	c
VI. APOMIXIS	517	10	2%	d

Nota: Las letras a, b, c y d, indican la categoría estadística a la que pertenecen, de tal manera que los tratamientos en los que no existe diferencia significancia estadística tienen la misma letra, mientras que en los que se presentan diferencias tienen letras diferentes.

En la tabla 4, observamos que existe diferencia estadística significativa entre los tratamientos excepto para los tratamientos III, IV Y V (ensayo de autoincompatibilidad: autogamia y geitonogamia), (anexo 2); por lo que se considera que esta especie es predominantemente Xenogama; y, aunque exista evidencias de apomixis, ésta es muy baja.

ÉXITO MATERNO

En condiciones naturales se observó que sólo el 13,92 % de las flores de una inflorescencia llegará a ser fruto (figura 18). Esto se debe a que más del 71,67 % de las flores son depredadas por larvas de especies como *Caryobruchus* sp. (Bruchidae: Coleoptera), y lepidóptera sp. 1 y sp. 2. Adicionalmente a esto, del 28,3 % de las flores restantes que inicia la formación de frutos, sólo el 48,71 % de estas llegan hasta frutos maduros, debido al alto porcentaje de aborto de frutos inmaduros que alcanza hasta el 51,29 %.



Fotos A y B del autor.

Figura 18: Baja producción de frutos teniendo en cuenta el número de flores iniciales. A) yemas sobre raquilla aX5, B) Frutos formados.

TRANSPORTE DE POLEN POR VIENTO.

De 31 placas porta objetos examinadas, se observó polen en 27 de ellas, para un total de 1.318 granos de polen cuantificados en las diferentes placas. Sin embargo, en las placas en donde se observó menor cantidad de granos de polen fue en las ubicadas a 3.0 metros de la inflorescencias (tabla 5), las cuales presentaron un rango de 0 a 18 granos por placa; mientras que en las placas ubicadas entre 0,5 y 2 metros, se presentó la mayor cantidad de granos de polen. Sin embargo, esto no es una evidencia de que los granos de polen sean transportados por el viento, dado que las placas donde se encontró mayor número de granos de polen estaban ubicadas paralelamente a las inflorescencias.

Adicionalmente, al momento de la dehiscencia de las anteras, los granos de polen forman conglomerados en atención a que son pegajosos; este carácter disminuye la posibilidad de que el polen sea eficientemente transportado por viento.

TABLA 5: Granos de polen observadas en las diferentes placas, para evaluar transporte de polen por viento.

# Total de placas	Placas con polen	Distancia de la inflorescencias (mts)	Total de granos observados	Media	SD
6	5	0,5	205	30	37,48
6	6	1,0	255	42,5	45,51
3	3	1,5	398	132,66	157,54
5	5	2,0	355	59,17	105,63
5	4	2,5	66	13,2	18,54
6	4	3,0	39	6,5	7,48
Totales	27		1'318		

ENTOMOFAUNA ASOCIADA A LAS INFLORECIAS DE *S. mauritiiformis*.

DIVERSIDAD Y RIQUEZA.

La entomofauna asociada a las inflorescencias de *Sabal mauritiiformis* está conformada por 80 morfoespecies pertenecientes a 8 órdenes (figura 19 y tabla 6). En esta diversidad los órdenes Coleoptera e Himenoptera presentan el mayor número de especies alcanzando el 24,6 % cada uno de ellos (20 especies); 23,45% son Diptera (19 especies); 13,6% Hemiptera (11 especies); 8,6 % arcnidae (7 especies); 3 especies pertenecen al orden Lepidóptera y con una especie los siguientes: Homóptera (Flatidae), y Orthóptera (Mantidae). En esta palma, el número de especies constantes es mayor, pero también existen muchas especies visitantes que son esporádicas y poco abundantes.

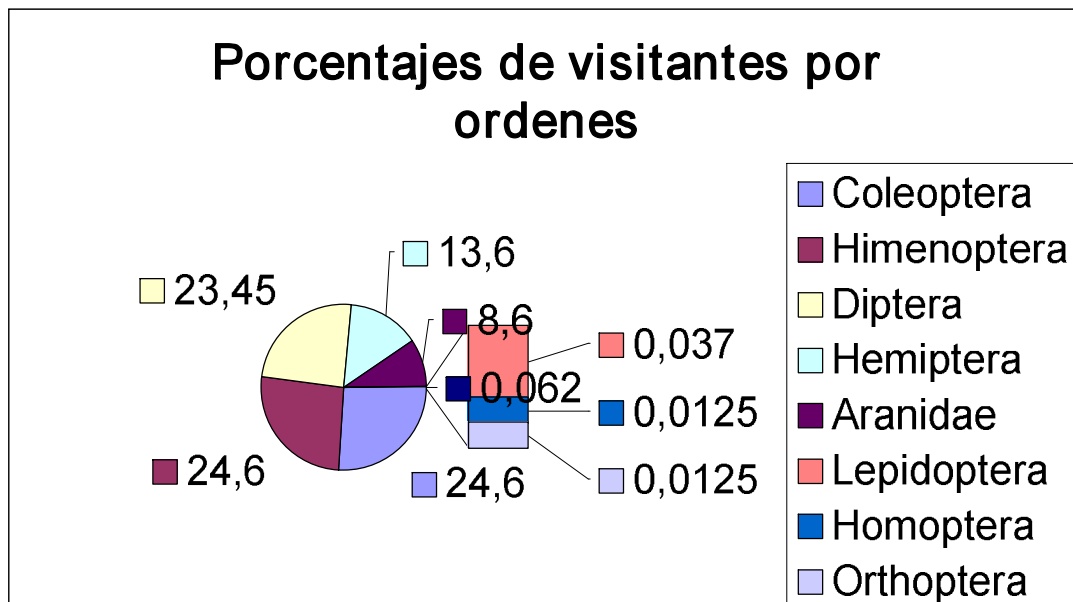


Figura 19. Distribución porcentual de los visitantes por órdenes, de *S. mauritiiformis*.

TABLA 6. Visitantes: comportamiento y aprovechamiento de recompensas, en las inflorescencias de *S. mauritiiformis*.

Orden	Familia	Género/ especie	Frecuencia.	Comportamiento	Hora de actividad
Coleóptera	Nitidulidae	<i>Mystrops</i> sp.	4	CN, AP, SC, OP	D/ N
	Curculionidae	Sp. 1	4	CN	D/ N
		Sp. 2	2	CN	D
		Sp. 3	1	CN	D
	Staphylidae	Sp. 1	3	CN, AP, SC, OP	D/ N
		Sp. 2	3	CN, AP, SC, OP	D/ N
	Bruchidae	<i>Caryobruchus</i> sp.	4	SC, OP, F	D/ N
	ND.	Sp. 1	1	CN, SC	D
		Sp. 2	2	CN	D
		Sp. 3	1	CN	D/ N
		Sp. 4	4	CN, W	D/ N
		Sp. 5	1	CN	D
		Sp. 6	3	CN	D/ N
		Sp. 7	2	CN, AP	D
		Sp. 8	2	CN	D
		Sp. 9	2	CN	D
		Sp. 10	2	CN	D
		Sp. 11	1	CN	D
		Sp. 12	1	AT	D
		Sp. 13	1	CN	D
Himenóptera	Trigonidae	Trigona sp. 1	4	CP, CN	D
		Trigona sp. 2	3	CP, CN	D
		Trigona sp. 3	2	CP, CN	D
		Trigona sp. 4	2	CP	D
		Trigona sp. 5	1	P	D
		Trigona sp. 6	1	P	D
	Braconidae	Sp. 1	2	P	D
		Sp. 2	2	p	D
		Sp. 3	2	CN	D
		Sp. 4	2	CN	D
	Apidae	<i>Apis mellifera</i>	1	CN, P	D
	Formicidae	Sp. 1	3	CN, P	N
		Sp. 2	3	CN, P	N
		Sp. 3	4	CN	D/ N
		Sp. 4	3	CN, P	N

Continuación tabla 6.

Himenóptera	Vespidae	Sp. 1	3	CN, P	D
		Sp. 2	1	CN	D
		Sp. 3	1	CN	D
		Sp. 4	2	CN	D
		Sp. 5	3	CN	D
Diptera	Calliphoridae	Sp. 1	1	CN	D
	Muscilidae	Sp. 1	2	CN	D
		Sp. 2	3	CN	D
	Syrphidae	Sp. 1	4	CN, SC, OP	D
	Drosophilidae	Spp.	3	CN	D
	ND.	Sp. 1	4	CN, SC	D
		Sp. 2	3	CN	D
		Sp. 3	3	CN	D
		Sp. 4	2	CN	D
		Sp. 5	1	CN	D
		Sp. 6	2	CN	D
		Sp. 7	1	CN	D
		Sp. 8	1	CN	D
		Sp. 9	3	CN	N
		Sp. 10	3	CN	N
		Sp. 11	3	CN	N
		Sp. 12	3	CN	N
Hemíptera	ND.	Sp. 1 y 2	2	CN, AP	D
		Sp. 3, Sp. 4	1	F	D
		Sp. 5	1	AT	D
		Sp. 6, sp. 7, sp. 8, sp. 9, sp. 10, y 11	2	F, AT	D
Lepidóptera	ND.	Sp. 1	4	OP	N
		Sp. 2	2	OP, N, AT	N
		Sp. 3	2	CN	D
Orthóptera	Mantidae	Sp. 1	1	Ci	D
Homóptera	Flatidae	Sp. 1	4	OP, F, W	D/ N
Aracnidae	ND.	Sp. 1, sp. 2	4	Ci	D/ N
		Sp. 3, sp. 4, sp. 5, sp. 6, sp. 7	2	Ci	D/ N

1= muy escaso, 2= escaso, 3= frecuente, 4= muy frecuente; CN: consumidor de néctar; CP: colectando polen; AP: alimentándose de polen; AT: alimentándose de tejidos; SC: copulando; P: parasitario; Op: lugar de ovoposición; Ci: cazando otros insectos; F: fitófago; W: caminando sin alimentarse; D: desarrollo de larvas; D: diurnos; N: nocturnos, D/N: presentes todo el tiempo. Si pertenece a dos o más categorías se indican primero las más importantes.

E

Figura 20: Algunos visitantes de *S. mauritiiformis*

Figura 20: Algunos visitantes de *S. mauritiiformis*

A) Curculionidae
sp. 1, B) *Mystrop.* sp. 2, C) *Mystrops* sp. 3; D) Braconidae sp. 1;
E) *Drosophila* sp. 1; F) *Mystrops* sp. 1; G)
Caryobruchus sp. H) *Trigona* sp. 1; I) *Trigona* sp. 2; J) Calliphoridae
sp.; K) Muscidae sp. 1.

COMPORTAMIENTO

Días antes de la antesis de los primeros botones florales, varias especies de insectos llegan en busca de sitios de ovoposición, los cuales posteriormente se convertirán en los sitios donde se desarrollarán las larvas de estos. En este grupo se encuentran Homóptera (Flatidae Sp 1), dos polillas nocturnas (sp 1 y sp 2 Lepidóptera) y la especie *Caryobruchus* sp. (Bruchidae: Coleóptera)(figura 20 G); estas especies ponen sus huevos sobre la base foliar los cuales al eclosionar los primeros estadios se desarrollan alimentándose del tejido interior de las yemas alcanzando altos porcentajes de depredación.

A medida que transcurren los días de antesis en las inflorescencias, aumentan las especies visitantes; entre los que se destacan las abejas del género *Trigona* (Trigonidae), especialmente las especies sp 1 y sp 2 (figura 20 H, I), representadas por muchos individuos sumamente activos al momento de forrajear y transportar granos de polen. Estas abejas son las posibles polinizadoras debido a su comportamiento, dado que al momento de llegar a las inflorescencias, aproximadamente recorren cerca de 300 a 350 flores en un minuto sobre una misma raquilla (aX1); luego volaban hacia otras raquillas sobre la misma inflorescencia antes de volar hacia otros individuos de palma amarga. Ellas caminan sobre las flores colectando polen en sus curbículas, y colocaban de paso gran cantidad de polen sobre la superficie estigmática, al punto en que estos se observaban de color amarillo, característico del polen. Además, se observó como estas abejas desplazaban a la mayoría de los demás insectos.

La actividad de todas las abejas fue diurna y el número de visitas aumentan de acuerdo con los días después de la iniciación de la antesis, lo cual implica un aumento en el número de flores abiertas. También hay que mencionar que el número de visitas aumenta de acuerdo con la hora del día (figura 19). El momento en que se encontró el máximo número de visitantes es entre las 09:30 y 10:30, este momento coincidió con el de máxima receptividad estigmática.

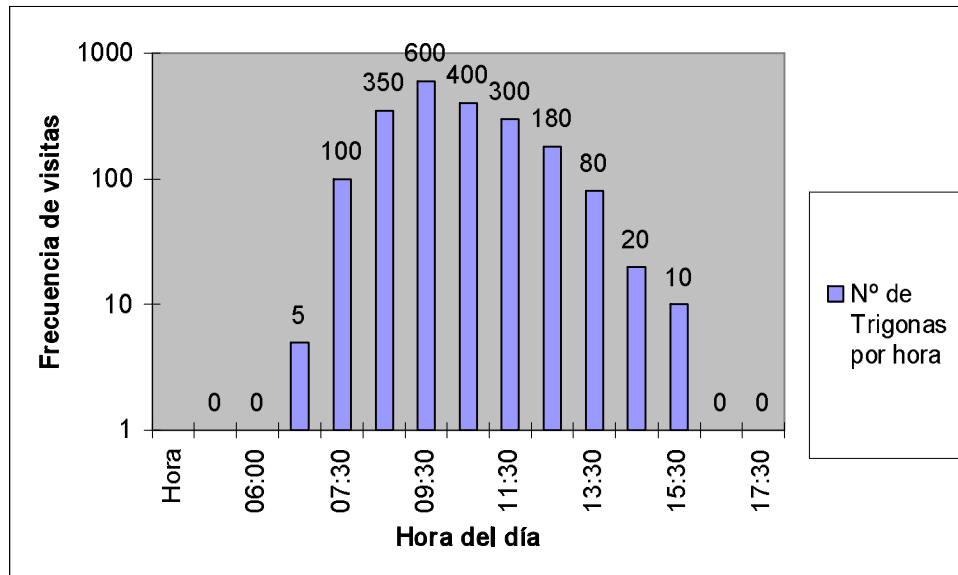


Figura 21: Número de Trigonas sp. 1 forrajeando en un día, sobre las inflorescencias de *S. mauritiiformis*.

El orden Coleóptera fue otro de los órdenes de gran importancia; aunque varias especies de estas fueron ocasionales, algunos fueron observados con frecuencia estando presentes en los tres sitios; y además durante todos los meses de observación. Entre los más importantes en el orden Coleóptera se encontró la especie *Mystrops* sp.1 (Nitidulidae) (figura F), los cuales se observaron en todos los sitios, así como también durante todos los meses de muestreos. Estos tuvieron un comportamiento en el cual, primero llegaban a las anteras a consumir polen, luego subían por el tubo del pistilo hasta la superficie estigmática a succionar el exudado; muy probablemente depositando granos de polen sobre esta superficie.

Los visitantes nocturnos como los Dípteros sp. 9, 10, 11 y 12; y algunos otros coleópteros llegan netamente por néctar. Sin embargo, las especies Formicidae sp. 1, 2, 3, y 4, llegan por varios recursos especialmente néctar y a depredar larvas de otros insectos.

La mayoría de las especies del orden díptera no transportan polen y llegaron a las flores en busca de néctar, dado que el tamaño de estas no excede al de las anteras con lo cual imposibilitó que entren en contacto, igualmente no lo tienen con la superficie estigmática. Sin embargo, la especie Muscidae sp. 1, dado a su tamaño, carga de polen (tabla 7), y a su forrajeo en las inflorescencias, pueden ser consideradas como posibles polinizadores secundarios, debido a que éstas se les observó recorrer varias flores sobre una raquilla durante su estadía, posiblemente depositando polen sobre la superficie estigmática.

Por otro lado, se observaron varias interacciones de depredación en las inflorescencias de *S. mauritiiformis* entre ellas; la larva de la polilla nocturna 1 (Lepidóptera sp. 1) y dos avispas de la familia Braconidae sp.1 y sp. 2 (figura 20 d); y otra, entre éstas últimas y la larva del género *Caryobruchus* sp. (Bruchidae). Como ya se mencionó anteriormente, tanto las especies de polilla como la del coleóptero ambos en estado adulto, ovipositan en las inflorescencias, específicamente sobre la base de los botones florales; luego al eclosionar los huevos, las larvas se alimentan del interior del tejido de las yemas y, por lo tanto, hacen recorridos de yema en yema; y es precisamente en estos recorridos cuando las avispas las capturan.

APROVECHAMIENTO DE RECURSO

Según el comportamiento observado de las morfoespecies de insectos que visitan las inflorescencias de *S. mauritiiformis*, la entomofauna se puede agrupar en 7 grupos:

1. Altamente dependiente:

Son los visitantes que se alimentan exclusivamente del polen o cualquier otro recurso que le ofrece únicamente ésta palma, se aparean y realizan su ciclo de vida o parte de él dentro de las inflorescencias. Pertenecen a este grupo las especies *Mystrops* sp., Curculionidae sp. 1; y *Caryobruchus* sp. (Bruchidae), pertenecientes al orden Coleóptera; además de estos, también se encuentran las especie Flatidae sp. 1 y la morfoespecie sp. 1 del orden Lepidóptera.

2. Colectores de polen:

Consumen y transportan polen en estructuras especializadas (cúrbiculas), este grupo incluye todas las especies Apidae, inclusive las del género *Trigona* spp 1, 2, 3 y 4.

3. Consumidores de néctar:

Llegan a las inflorescencias a consumir néctar; entre éstas todas las especies del orden díptera, las *Trigonas* spp., así como las especies del orden lepidóptera, y algunas especies de la familia Formicidae.

4. Herbívoros:

Visitan las inflorescencias en busca de tejido floral para su alimentación, incluye larvas del orden Lepidóptera sp. 1 y sp. 2; *Caryobruchus* sp. (Bruchidae); algunas especies del orden hemíptera, al igual que el coleóptero sp. 12, el cual se alimenta de tejido floral necrótico.

5. Depredadores:

Usan las inflorescencias como sitio de captura de sus presas; la palma directamente no les ofrece recompensa a los insectos de este grupo; incluye todas las especies del orden Aracnidae, las especies de las familias Formicidae y Mantidae. Otro grupo de especies depredadoras son Braconidae sp.1 y sp. 2, igualmente las especies de Trigonas sp 5 y 6, las cuales depredan exclusivamente las larvas de *Caryobruchus* sp. (Bruchidae) y las especies del orden Lepidóptera sp. 1 y sp. 2.

6. Polinívoros:

Son insectos polinívoros o antófagos, se alimentan del polen de varias especies en floración. Incluyen las especies esporádicas de Curculionidae; los visitantes ocasionales como las especies del orden Hemiptera también hacen parte de este grupo.

7. Saprófagos:

Son visitantes que por lo general llegan en los últimos días de antesis, cuando las flores entran en descomposición y se da la formación de hongos de los cuales también se alimentan, incluyen especies de Drosophilidae, y varias especies del orden Hemiptera.

EFICIENCIA Y CARGA DE POLEN

La determinación de las cargas polínicas demostró que 16 especies son vectores de polen en su cuerpo (Tabla 7 y figura 22). Sin embargo, las abejas del género *Trigona* sp.1 y sp. 2 son las más abundantes y las que presentan mayor número

de individuos con polen en sus cuerpos especialmente sobre las curbículas; además, son las que transportan mayor cantidad de granos de polen. Cada individuo carga con un promedio entre 3361-194'900 de granos de polen, sin presentar otra especie de polen. La especie *Mystrops* sp. 1, también llama la atención, debido a que de los 11 individuos que observamos todos presentaban polen, en un rango entre 3 a 216 de granos por individuo; además estos no eran vectores de otros granos de polen. Además, se debe tener en cuenta a la morfoespecie *Musculidae* sp. 1 (Díptera), puesto que de 13 individuos que fueron examinados todos presentaban polen en sus cuerpos.

TABLA 7. Carga de polen transportado por insectos visitantes de inflorescencias de *S. mauritiiformis*.

ORDEN	MORFO-ESPECIE	Nº de individuos	Con polen	Total granos	SD	Otros Granos de polen
Coleóp-tera	<i>Mystrops</i> sp.	11	11	305	66.29	No
	<i>Curculionidae</i> sp. 1	17	8	65	5,00	Sí
	Sp. 4	14	2	4	1.13	Sí
	Sp. 6	8	4	14	2.25	Sí
	<i>Staphylidae</i> sp. 2	15	12	170	10.84	Sí
	Sp. 9	5	5	220	31.87	Sí
	Sp. 12	1	1	9	-	Sí
	Sp. 13	3	3	128	34.96	Sí
Díptera	<i>Calliphoridae</i> sp.	3	3	167	15.14	Sí
	<i>Musculidae</i> sp. 1	13	13	1'193	162.94	No
	<i>Syrphidis</i> Sp. 1	8	1	2	0.35	Sí
	<i>Drosophilidae</i> sp. 1	5	2	3	1.41	Sí
Himenóp-tera	<i>Trigona</i> sp. 1	7	7	600'167	75.618,58	No
	<i>Trigona</i> sp. 2	1	1	53	-	No
	<i>Trigona</i> sp. 3	1	1	10'187	-	No
	<i>Trigona</i> sp. 4	1	1	117	-	No
	<i>Vespidae</i> sp. 1	2	2	68	-	No
Hemíptera	Sp. 1	3	1	8	-	Sí
Orthóptera	<i>Flatidae</i> sp. 1	2	1	41	-	Sí
Lepidóptera	Sp. 1	2	0	0	-	No

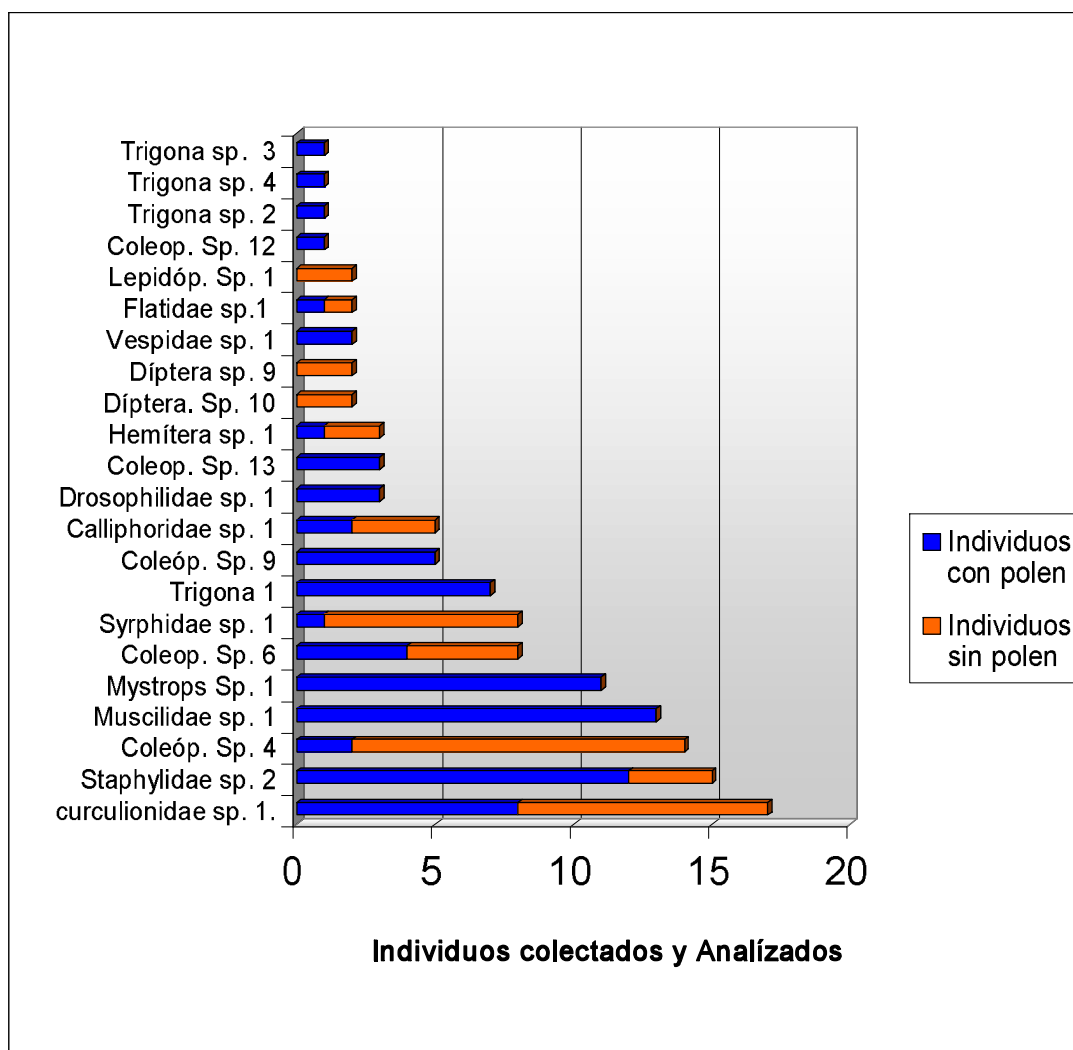


Figura 22: Individuos visitantes de las inflorescencias de *S. mauritiiformis*, colectados y analizados mostrando la carga de polen sobre sus cuerpos.

7. DISCUSIÓN

BIOLOGIA FLORAL Y RASGOS COMPARABLES ENTRE EL GÉNERO SABAL:

La biología reproductiva y la polinización de *S. mauritiiformis* presentan una serie de caracteres comparables a nivel floral, fenológicos y de visitantes, reportados para otras especies del género *Sabal* tabla 8 (Zona, 1987; 1990; Brown, 1976^a; Henderson, 2002). Estos caracteres han sido asociados a plantas polinizadas por abejas (síndrome melitófilia), incluyen: inflorescencias elongadas, las cuales presentan períodos largos de antesis tanto a nivel individual como también poblacional, la antesis sobre las inflorescencias ocurre de manera acropéta. Poseen flores hermafroditas, funcionales durante las horas del día cuando las abejas son más activas; producen aromas fuertes y una gran cantidad de néctar, además sus flores son simétricas con anteras pequeñas que facilitan la accesibilidad a las recompensas tales como polen y néctar (Henderson, 1986; 2002; Zona, 1990; Faegri & Van Der Piel, 1977; Kuchmeister et al., 1997; Proctor et al., 1996; Listabarth, 1992; 2001; Silberbauer-Gottsberger, 1990).

Sin embargo, existen algunas diferencias como se observa en el carácter de la separación temporal de las fases masculinas y femeninas (dicogamia temporal: protoginia y protándria); debido a que *S. palmetto* y *S. minor* han sido reportadas como especies protoginias; mientras que *S. etonia* y *S. mauritiiformis* parecen ser protándras. Esta disimilitud, parece representar una diferencia interespecífica que posiblemente sea un mecanismo de aislamiento entre las especies del género *Sabal* (Henderson, 2002).

Además, también existe diferencia en la dirección de antesis a nivel de la inflorescencia, dado que en *Sabal palmetto* (Brown, 1982) y *S. minor* (Henderson, 2002) es más o menos aleatoria con tendencia basipétal; mientras que para *S. etonia* (Zona, 1987) y *S. mauritiiformis* la antesis ocurre en sentido acropétala.

TABLA 8. Comparación de caracteres florales entre diferentes especies del género *Sabal*.

CARACTER	<i>S. palmetto</i> (Brown 1982, 1976*)	<i>S. etonia</i> (Zona 1987)	<i>S. minor</i> (Ramp 1989)	<i>S. mauritiiformis</i> . (estudio actual)
Período de floración	Esporádica mente todo el año.	Mayo- julio	Abril- agosto	Esporádica- mente todo el año.
Antesis floral	04:30- 05:00	02:40	06:00	02:00- 04:00
Producción de aromas	05:00	05:00	06:00	05:00
Producción de néctar	05:00	07:20	06:00	05:00
Antesis estaminada	07:30	07:20	10:00	06:30
Antesis pistilada	05:00	07:00	06:00	10:00
Dicogamia	Protógina	Protandra	Protógina	Protandra
Maduración de flores sobre las inflorescenci as	± Aleatoria tendiendo a basípeta	Acropéta	± Aleatoria tendiendo a basípeta	Acropéta
Polinización anemofilia	No	No	¿	Ocasional
Polinizador	Apis mellifera Abeja Halictidae Avispas	Megachilidae Halictidae	Avispa Ampelopsis arborea	Trigonidae
Visitantes	Coleóptera, Díptera, himenóptera Homóptera, Lepidóptera, Thysanóptera, Orthóptera	Coleóptera, Díptera, himenóptera, Homóptera, Lepidóptera, Thysanóptera, Orthóptera	Coleóptera, Díptera, himenóptera, Homóptera, Lepidóptera, Thysanóptera, Orthóptera	Coleóptera, Díptera, himenóptera Homóptera, Lepidóptera, Thysanóptera, Orthóptera, Arácnida

Fuente: Brieva y Núñez 2005

Estas dos diferencias pueden explicar los distintos polinizadores principales para estas especies. Para las dos primeras especies, entre sus principales polinizadores se encuentran las avispas, las cuales son conocidas como forrajeras de inflorescencias basípetas y protóginas; mientras que para *S. étonia* y *S. mauritiiformis* los principales polinizadores son abejas, las cuales lo hacen sobre inflorescencias acropétas y protandras.

PATRÓN FENOLÓGICO:

En el Departamento de Sucre- Costa Caribe Colombiana, la palma amarga inicia la floración a nivel poblacional después de iniciar las primeras lluvias a finales del mes de Mayo hasta el mes de Noviembre, durante este período se presentan los meses de mayor precipitación en la región. Sin embargo, entre los meses de Diciembre y Abril (época más seca de la región), sólo algunos individuos podrían estar en antesis; extendiéndose de manera esporádica la floración durante todo el año, lo cual corrobora los datos fenológicos de la especie según Zona (1990).

Presentar individuos en floración en las dos épocas climáticas (época lluviosa y seca) podría probablemente aumentar la diversidad de la entomofauna que interactúa con las flores e inflorescencias de esta palma.

En contraste, según Zona (1990) la mayoría de las especies del género *Sabal* presentan estacionalidad, floreciendo por períodos de 6 meses o poco menos; así por ejemplo *S. minor* florece desde Abril hasta Agosto con un pico en Junio; *S. bermuda* de Junio a Julio. Sin embargo, para otras especies la floración a nivel poblacional puede extenderse esporádicamente todo el año, como se presenta en *S. palmetto* (específicamente en el sur de Florida y Bahamas), *S. pumo*, de igual manera en *S. mauritiiformis* (Zona, 1987; 1990; Henderson, 2002; Brown, 1976a).

El patrón fenológico que presenta *S. mauritiiformis*, en el cuál las inflorescencias presentan períodos largos de antesis (entre 9 y 19 días), con una floración a nivel individual que se extiende por varios meses (entre 4 a 6), ha sido llamado “floración de estados continuos” (Frankie et al., 1974; Gentry, 1974); sin embargo, se puede presentar en algunos meses del año una disminución de inflorescencias en antesis, reduciéndose la intensidad y los períodos de floración a nivel poblacional.

El presentar inflorescencias en distintos grados de desarrollo sobre un mismo tallo, le permite a la palma extender su período de floración (Fisher & Moore, 1977); presentando flores e infrutescencias durante todo el año, lo cual se convierte en una ventaja dado que esto ayuda a mantener los polinizadores y dispersores (para evitar el riesgo de fallos en la reproducción por carencia de los mismos) y por lo tanto incrementar las oportunidades de reproducción en los individuos de la población (Carel et al., 1993; Martén & Quesada, 2001; Rathcke & Lacey, 1985; Bawa, 1983) y evitar los efectos por competencia por polinizadores (Waser, 1983).

SISTEMA REPRODUCTIVO.

Los datos del sistema reproductivo indican que esta especie puede presentar un sistema reproductivo tipo mixto, con polinización cruzada (xenogamia) como predominante (62,2 %); además parece ser parcialmente autocompatible (se presenta tanto autogamia como geitonogamia, ésta última en dos niveles: entre flores sobre la misma inflorescencia y, entre flores de distintas inflorescencias, presentes en el mismo individuo). Por otro lado, la evidencia de que ocurra la apomixis es muy baja (2 %), y por lo tanto se descarta.

Un sistema reproductivo con estas características, en el cual existen evidencias de autogamia y geitonogamia; ha sido reportado para *S. minor* (Ramp, 1989). Sin

embargo, estos resultados contrastan con los publicados por Brown (1976 a) para *S. palmetto* dado que esta especie no es autocompatible.

En otras especies con inflorescencias andromonoica también ha sido registrado un sistema reproductivo con estas características, como en *Acrocomia aculeata* Scariot et al. (1991); *Wettinia quinaria*, Núñez (2000); y *Geonoma irena*, Borchsenius (1997).

Las especies autocompatibles pueden aumentar sus niveles de endogamia, a menos que desarrollen mecanismos florales que la eviten. Para el caso de *S. mauritiiformis*, se presenta una separación temporal de las fases masculina y femenina (protandria). Este mecanismo floral puede evitar la autogamia debido a que promueve la transferencia de polen xenógamo; reduciendo el aborto de frutos e incrementando de esta manera la producción de frutos, debido a que evita la interferencia de polen-estigma (Ramírez & Berry, 1997).

Presentar diferentes mecanismos para promover la xenogamia (polinización cruzada), le permite conservar las ventajas de la reproducción sexual como son el flujo y la reparación del material genético; y consecuentemente, la posibilidad de aumentar la diversidad genética a nivel de las poblaciones (Elastrand & Elam, 1993; Ollerton, 1999).

SISTEMAS DE POLINIZACIÓN

En esta especie se examinaron tres alternativas de polinización: polinización por el viento, otra mediada por insectos y la polinización artificial. A su vez, factores morfológicos, sexuales y ecológicos permitieron seleccionar los agentes polinizadores.

a) POLINIZACIÓN ANEMÓFILA:

La presencia de granos de polen en las trampas instaladas cerca de las inflorescencias sugiere que en ocasiones podría ocurrir anemófila, especialmente cuando se presentan grupos de palmas muy cercanas. Sin embargo, la presencia de polen pegajoso (formando conglomerados) reduce la distancia que puedan recorrer los granos de polen al ser transportados por el viento; lo anterior se evidenció, en la disminución de granos de las trampas ubicadas más lejos de la inflorescencia (de 2,5 a 3. metros); indicando esto que el transporte de polen por el viento no es eficiente.

Sabal mauritiiformis presenta hábitos y caracteres morfológicos que han sido asociados como adaptaciones que facilitan la polinización por viento; entre los cuales se presentan flores hermafroditas, protandras, con sépalos y pétalos reducidos. En la inflorescencia, el prófilo es moderadamente erecto o vertical, lo cual podría jugar un papel positivo como ventaja aerodinámica. Así como también, el hecho de habitar en ambientes abiertos hace que la polinización anemófila en esta especie sea probable (Uhl & Moore, 1977; Silberbauer- Gottsberger, 1990).

La presencia de polen pegajoso también ha sido observada en *S. palmetto* (Brown, 1976 a) y *S. etonia* (Zona, 1987); ésta es la característica en la que los autores se basaron para descartar la anemofilia en esas dos especies. De igual manera, en el presente estudio debido a ésta misma característica, consideramos que el transporte de polen por viento no es un sistema de polinización eficiente en *S. mauritiiformis*.

Dado el papel sólo ocasional o poco probable del viento en la polinización de esta palma, la entomófila es el principal sistema de polinización.

b) POLINIZACIÓN ENTOMÓFILA

Además de llevar polen en sus cuerpos, los visitantes deben cumplir ciertas características para considerarlos como verdaderos polinizadores:

1. Los visitantes deben transportar polen en sus cuerpos. Esto permite descartar a la mayoría de las morfoespecies del orden Díptera, excepto la morfoespecie *Musculidae* sp. 1. También se descartan a las morfoespecies 1, 2, 3, 4, 5, 7 del orden coleóptera, como también *Curculionidae* sp. 2 y sp. 3; y *Caryobruchus* sp. Las polillas nocturnas, sp. 1 y sp. 2 (Lepidóptera); las especies de la familia Formicidae y las especies del orden Hemíptera; igualmente la especie *Mantidae* sp. 1. También entran en este grupo todas las especies de Arácnidos dado que estas en su búsqueda de proteína animal no tienen contacto con las anteras.
2. El polen transportado debe estar viable y ser depositado sobre los estigmas cuando estos aún estén receptivos. Esto permite descartar a las especies *Staphylidae* sp. 1 y sp. 2 (Coleóptera), quienes son más activos en las horas de la madrugada, por lo que no tienen contacto con estigmas receptivos; también se puede descartar la especie *Curculionidae* sp. 1, Coleóptera sp. 15, por no tener contacto con los estigmas. También, pueden entrar en este grupo la especie *Flatidae* sp. 1.
3. La abundancia de los visitantes debe ser adecuada para llegar a todas las flores, debido a que las inflorescencias de *S. mauritiiformis* presentan entre 8230 y 142.227 flores. Para poder polinizar adecuadamente toda esta cantidad de flores, los polinizadores deben ser abundantes y tener un comportamiento eficiente que le permita recorrer la mayor cantidad de flores, en el menor tiempo posible (Proctor et al., 1996).

En consecuencia, se deben tener en cuenta los factores como fidelidad, constancia en el transporte de polen sobre sus cuerpos, alta abundancia de individuos, carga de polen alta, tamaños adecuados para el contacto directo con los estigmas durante las visitas a las flores. Por ello, se determina que los principales polinizadores de *S. mauritiiformis* son las especies de *Trigonas* sp. 1 y sp. 2. Igualmente, su comportamiento de forrajeo nos indica que estas especies cumplen un papel crucial e importante en la polinización, debido a que estas llegan en las primeras horas del día a las flores recién abiertas, recolectan polen y más tarde cuando los estigmas son receptivos pasan depositando gran cantidad de polen sobre estos, cubriéndolos con polen de manera que llegan a notarse completamente amarillos.

Por otro lado, la especie *Mystrops* sp. 1 (Nitidulidae), es un vector de polen que presenta un alto grado de fidelidad, puesto que sólo transporta granos de polen de *S. mauritiiformis*, además presenta un comportamiento que le permite depositar polen sobre los estigma receptivos, esto permite que también deban ser considerado como posible polinizador secundario de esta palma.

La especie Musciliidae sp. 1 del orden Diptera, también puede ser considerada como posible polinizador secundario, debido a que presenta polen en varias parte de su cuerpo. En atención a su tamaño, puede entrar en contacto con las anteras, así también con los estigmas. Su comportamiento de forrajeo le permite recorrer varias flores por minuto. Sin embargo, la especie Musciliidae sp. 1 no estuvo presente en todos los sitios muestreados, de tal manera que parece ser una especie generalista y que está accediendo a los recursos de la palma sólo por oferta. Además, son pocos los individuos que visitan una inflorescencia, de manera que no podrían polinizar todas sus flores.

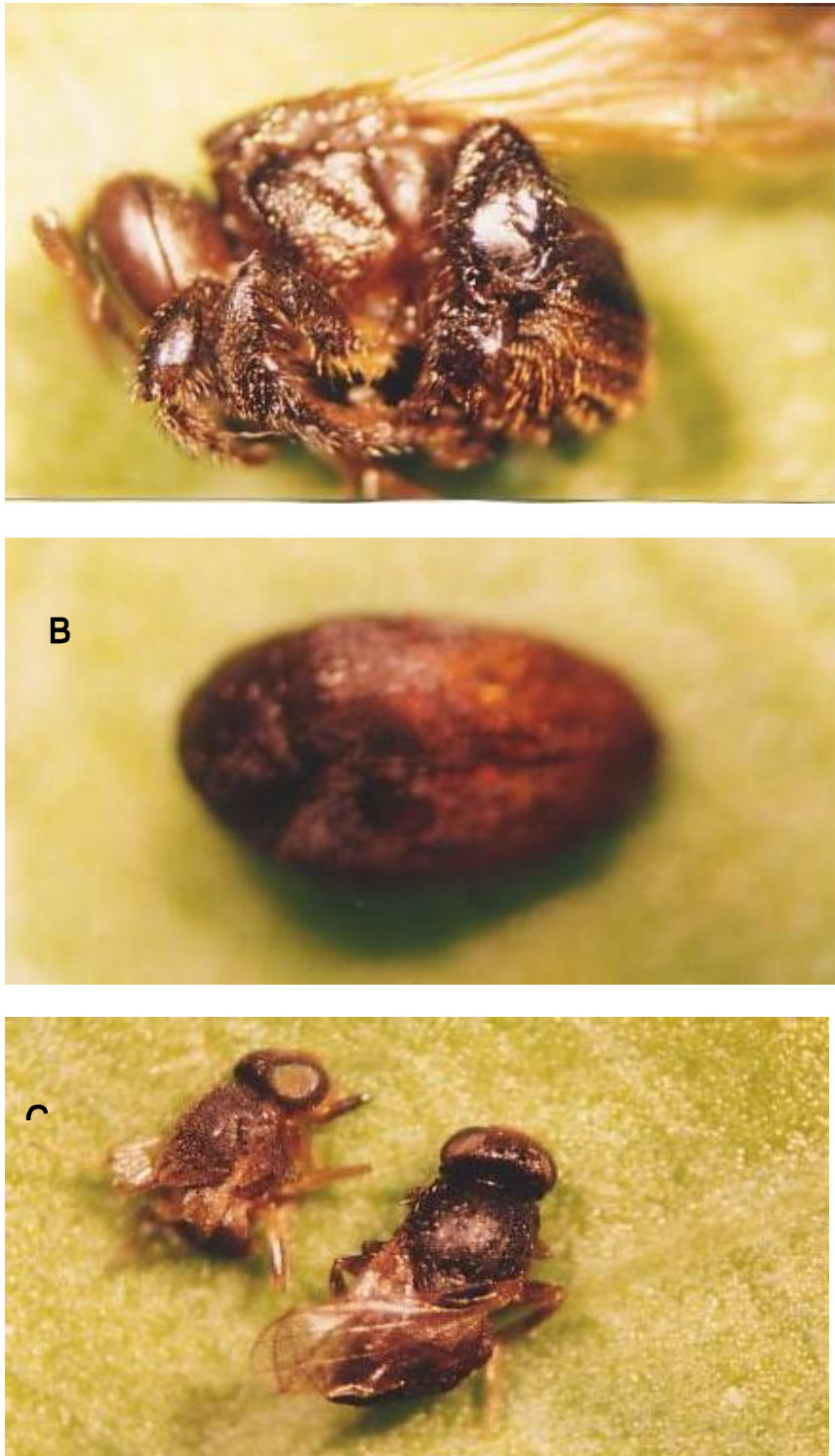


FIGURA 23. Polinizador y polinizadores secundarios de *S. mauritiiformis*.
A) *Trigona* sp. 1; B) *Mystrops* sp. 1; C) *Muscilidae* sp. 1.

Tanto los polinizadores principales como los secundarios tienen la posibilidad de incrementar la tasa de visitas debido a la dilatada longevidad en la función femenina que presenta *S. mauritiiformis* (receptividad estigmática, alrededor de 50 horas), haciendo más efectiva su visita (Ramírez & Brito, 1992); y, por lo tanto, aumentar la probabilidad de producción de frutos y semillas (Ramírez & Berry, 1997).

El alto porcentaje de frutos formados a través de la polinización natural (tratamiento II = 46,8 %), indica una polinización entomofila eficiente, que junto a un sistema reproductivo flexible (polinización cruzada, geitonogamia y autogamia), como el presentado por *S. mauritiiformis*, sugiere que a nivel poblacional se esté dando un Fitness reproductivo. Esto se evidencia, en efecto, por su amplia distribución y abundancia de esta especie por toda la costa norte de Suramérica (Colombia, Venezuela y Trinidad), Panamá, Costa Rica, Belice, Guatemala y el sur de México.

ÉXITO REPRODUCTIVO.

Una gran exhibición floral como la que ofrece la palma amarga durante el pico de floración, puede atraer muchos visitantes, con el consecuente incremento de donación de polen a otros individuos, y, por lo tanto, del ajuste masculino “male fitness” del individuo donante. Pero a su vez, esto puede generar un alto nivel de geitonogamia (y consecuentemente polinización inefectiva, debido a que *S. mauritiiformis* es compatible), si los visitantes se mueven intensamente a nivel de la inflorescencia (Stephenson, 1981; D' Ambrosio & Medan, 1993), tal como lo hacen las Trigonas en esta palma.

A pesar de la gran cantidad de flores que presenta esta palma, su nivel de fructificación natural es relativamente bajo (13,92 %), comparado con el reportado

para las 187 especies con flores hermafroditas (22,1 %) estudiadas por Sutherland & Delph (1984).

Un “exceso” semejante en la producción de flores como el que presenta *S. mauritiiformis* (86,08%); ocurre también en muchas plantas hermafroditas (Charlesworth, 1989) y aún mayor (94 %) como en el caso de *Colletia paradoxa* (Rhamnaceae) (D’ Ambrosio & Medan, 1993).

El éxito reproductivo de esta palma, también puede estar siendo afectado por el aborto frecuente de las estructuras reproductivas tales como inflorescencias en desarrollo, botones florales, flores y frutos inmaduros.

CAUSAS DE LA RELATIVA BAJA RELACIÓN FRUTOS/FLORES.

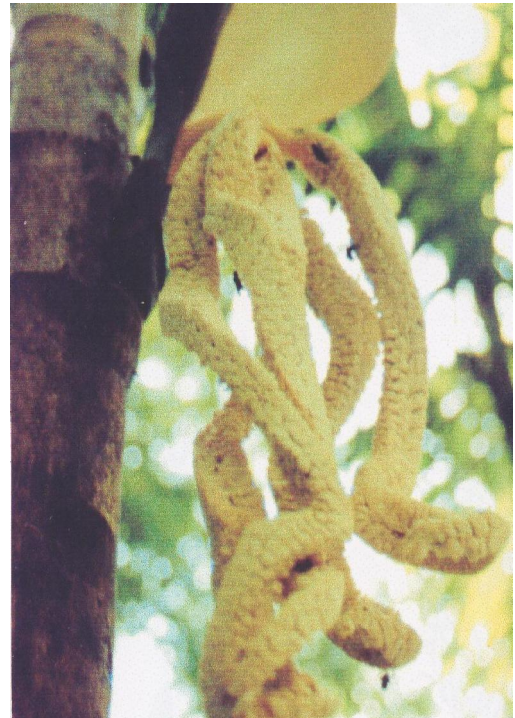
HERBIVORIA FLORAL:

La relativa baja relación fruto/flor que se presenta en la palma amarga, puede ser explicada en parte por la extremadamente alta herbivoría floral; esto se debe a que más del 72% de las flores son depredadas por las larvas de dos especies del orden Lepidóptero; junto a las larvas del Coleóptero *Caryobruchus* sp. aunque esta última también se alimenta de frutos inmaduros.

La importancia de la depredación floral en la reducción de los niveles de producción de frutos ha sido observada también para otras especies de palma, como *Sabal palmetto* (Brown, 1976 b) y *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Cunningham, 1995), (una lista más amplia se encuentra en Henderson, 2002).

Las inflorescencias y las flores de las palmas en general, frecuentemente son depredadas por los insectos visitantes y sus larvas, los cuales pueden vivir su ciclo de vida completo o parcial sobre ellas. Esta relación probablemente ha evolucionado desde etapas tempranas de la diferenciación de la familia Arecaceae (Silbebauer – Gottsberger, 1990).

En este mismo sentido, según Henderson (2002) existe una tendencia evolutiva, en la cual se presenta una correlación entre la autopolinización (tanto autogamia como geitonogamia) y bajos niveles de herbivoría floral en las inflorescencias elongadas (figura 24 a), y polinizadas por abejas/ avispas/ moscas. Y por otro lado, entre la polinización cruzada y altos niveles de depredación floral de las inflorescencias condensadas (figura 24 b), y polinizadas por coleópteros.



Fuente: Núñez 2000

Figura 24. Inflorescencias elongadas y condensadas. a) Inflorescencias elongada de *S. mauritiiformis*; b) Inflorescencia condensada de *Wettinia quinaria*.

La herbivoría floral presente en la palma amarga contrasta con la anterior tendencia evolutiva, debido a que esta palma presenta inflorescencias elongadas polinizadas principalmente por las abejas; más aún así, se presenta una alta herbivoría. Sin embargo, ésta herbivoría está asociada a especies del orden Lepidóptera, y a Coleópteros que no participan en su polinización.

Lo anterior se puede explicar teniendo en cuenta que en los ambientes tropicales (como en los que habita esta especie) los niveles de herbivoría son generalmente elevados (Coley & Aide, 1991; citado por Cunningham, 1991).

OTRAS CAUSAS QUE EXPLICAN LA RELATIVA BAJA RELACIÓN FRUTOS / FLORES.

Se han propuesto varias hipótesis para explicar las bajas relaciones fruto/flor, aquellas pertinentes a la etapa de iniciación de frutos incluye entre otras a la limitación por insuficiente polinización efectiva, falta de polinizadores y/o transferencia de polen autoincompatible (Bawa & Webb, 1984); así también aquellas que explican el aborto de fruto inmaduros durante su desarrollo, las cuales pueden ser: enfermedad, depredación, limitación por recursos (Stephenson, 1981), carga genética y elección materna (Charlesworth, 1989).

Una de las desventajas que presentan las palmas polinizadas por abejas/ avispas/ moscas, es que estos insectos se mueven intensamente a nivel intrainflorescencia, generando autopolinizaciones. En *S. mauritiiformis*, esto puede resultar en altos porcentajes de aborto de frutos inmaduros debido a que ésta palma es incompatible. Sin embargo, en este estudio no se consideraron directamente ni la autoincompatibilidad tardía ni el aborto de frutos por elección materna debido a la dificultad de su evaluación.

Se han reportado palmas que presentan estas características, en las cuales la autogamia y la geitonogamia puede ser facilitada por abejas y avispas, las cuales, además, podrían facilitar el aborto de frutos inmaduros, por hacer polinizaciones ineficientes con polen autoincompatible; entre estas tenemos: *Sabal minor* (Ramp, 1989), *Geonoma interrupta* (Listabarth, 1993), *G. iiena* (Borchsenius, 1997).

Por otra parte, frutos verdes sobre la inflorescencia presentan signos externos de infección fúngica, tal como tejido necrótico “manchas”, de manera que las enfermedades también deben ser consideradas como uno de los factores que afectan la fructificación en esta palma.

APROVECHAMIENTO DE FOLLAJE (CORTE DE HOJAS)

Según Stephenson (1981), el factor que más comúnmente afecta la fructificación es la limitación de recurso materno. La herbivoría foliar (como puede verse la actividad del corte de hojas), frecuentemente aunque no siempre, limita la producción de semillas en una planta, debido a que las plantas dañadas tienen pocos recurso para la producción de estructuras reproductivas, de igual manera para la maduración de frutos; conllevando el aborto de tales estructuras (Strauss, 1991). Adicionalmente, en ocasiones la competencia por nutrientes, agua y luz entre plantas sometidas a daños por herbivoría, hace que éstas tengan menos recursos disponibles para el desarrollo normal de la temporada de floración y fructificación (Lehtila & Strauss, 1997).

De esta manera, el tipo e intensidad inadecuada en el corte de la hoja que sufren los individuos reproductivos (figura 25), puede ser una de las principales causas del impedimento en formación de yemas florales, producción de flores masculinas inviábiles, aborto de inflorescencias, yemas y flores.

Figura 25: corte y usos de las hojas de *S. mauritiiformis*.

8. CONCLUSIONES

- La floración de la palma amarga a nivel poblacional, en el municipio de Sincelejo empieza a finales del mes de Mayo hasta el mes de Noviembre; aunque se pueden observar en el resto del año algunos individuos en floración.
- La palma amarga presenta un sistema sexual, tipo mixto, pero predomina la polinización cruzada (xenogamia); también es parcialmente incompatible.
- *Sabal mauritiiformis* comparte muchos caracteres morfológicos y ecológicos con otras especies del género *Sabal*, los cuales han sido asociados con sistema de polinización entomófila, específicamente melitófila. La anemófila es poco probable, por lo que se considera como posible forma de polinización ocasional.
- Alrededor de 80 especies de insectos y otros artrópodos visitan a la palma *Sabal mauritiiformis* entre los cuales se encuentran los órdenes Himenóptera (Apidae, Trigonidae, Braconidae, Vespidae, Formicidae); Coleóptera (Nitidulidae, Curculionidae y Staphylidae), Díptera (Drosophilidae, Muscidae, Syrphidae, Calliphoridae); Lepidóptera, Hemíptera, Orthóptera, Homóptera y Aracnidae.
- Debido al comportamiento, carga de polen sobre sus cuerpos, abundancia relativa y frecuencia de visitas, dos especies del género *Trigona* Spp.; fueron consideradas los principales polinizadores. Mientras que las especies *Mystrops* sp. (Nitidulidae: Coleóptera) y *Muscilidae* sp. (Díptera) fueron consideradas como polinizadores secundarios.

- La falta de recurso materno (debido al tipo e intensidad inadecuada en el corte de la hoja), al igual que la depredación de yemas, flores y frutos, son factores que podrían estar ejerciendo una influencia negativa sobre el éxito reproductivo (Fitnes) de la palma amarga.

9. RECOMENDACIONES

La palma amarga (*Sabal mauritiiformis*) según el listado del Instituto Alexander Von Humboldt, se encuentra como una especie en estado vulnerable; por lo que las recomendaciones que se detallan a continuación, son propuestas teniendo en cuenta la información que aportará sobre la historia natural de la especie. Esta información finalmente permitirá proponer un plan de manejo y conservación para la especie, de manera que se siga utilizando el recurso y garantizando su sostenibilidad.

- Se recomienda continuar con los estudios fenológicos (vegetativo y reproductivo) a nivel poblacional, para acumular información que permita determinar el patrón fenológico de esta especie.
- Estudiar la influencia de la temperatura y la intensidad lumínica sobre la apertura floral, y en la dehiscencia de las anteras (liberación de los granos de polen)
- Determinar el efecto de diferentes intensidades de aprovechamiento de hojas, en crecimiento, reproducción y recuperación. Caracterizar el proceso de aprovechamiento y comercialización de la hoja de la palma amarga.
- Caracterizar la estructura, distribución espacial y dinámica poblacional de la palma amarga, para determinar el impacto antrópico sobre las poblaciones de esta palma.
- Realizar pruebas de germinación y tratamientos pregerminativos, que posteriormente nos garantice semillas y tratamientos viables para planes de reforestación.

BIBLIOGRAFIA

BARRETT, S., L. Harder & A. Worley. 1997. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. Pp. 57- 77 In M. Silvertown, M. Franco & J. Harper (eds). Plant life histories. Cambridge. University press.

BAWA, K., S., Bullock, P. S Asthon & S. Nohd. 1990. Reproductive ecology of tropical forest plant. In: Reproductive ecology of tropical forest plants. Bawa K. & Asthon (editors). Parthenon group. 3-12 pp.

BAWA, K., S., Bullock, D. Perry, R. Coville & M. Grayum. 1985. Reproductive Biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. Amer. J. Bot. 72: 346-356.

BAWA, K., S. And C. J. Webb. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: Implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. Am. J. Bot. 71: 736-751.

BAWA, K., S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. Pp. 394-410. In C.E. Jones and R. J. Little (eds). Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold co., New York.

BERNAL, R. & G. Galeano. Las palmas de Colombia. P. 413. Editores Rancel Ch., J. Aguirre & G. Andrade. En libro de resúmenes Octavo congreso Latinoamericano y segundo congreso colombiano de Botánica. Instituto de ciencias Naturales Universidad Nacional 2002.

BERNAL, R. & F. Ervik. 1996. Floral biology and pollination of the pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation Staphylinid beetles. Biotropica 28: 682- 696.

- BORCHSENIUS, F. 1997. Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* Var. *sodiroi* (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution* 208: 187-196.
- BRIGGS, D. & S.M. Walters. 1997. *Plant Variation and Evolution*. Cambridge University Press. 3 edition. Cambridge. 512 pp.
- BRONSTEIN, J. 1995. The plant- pollinator landscape. Pp 256- 288. L. Hansson, L. Fahrig & G. Merriam (eds). In *Mosaic landscapes and ecological processes*. Chapman & hall. London.
- BROWN, K. E. 1982. Observations on the natural history of the cabbage palm, *Sabal palmetto*. *Principes* 26: 44- 48.
- BROWN, K. E. 1976a. Ecological studies of the cabbage palm. *Principes* 20: 3 - 10.
- BROWN, K. E. 1976b. Ecological studies of the cabbage palm, *Sabal palmetto*. II Dispersal, predation and escape of seeds. *Principes* 20: 49- 56.
- CAREL, P., J. Terborgh & Wright. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- CHARLESWORTH, D. 1989. Why do plants produce so many more ovules than seeds?. *Nature* 338: 21-22.
- CUERVO, D. A., Barbosa, C & De la Ossa J. 1986. Aspectos ecológicos y etológicos de primates con énfasis en *Alouatta seniculus* (Cebidae), de la región de Colosó, Serranía de San Jacinto (Sucre), Costa Norte Colombiana. *Caldasia*, Vol XIV: 709-741. Nos 68-70.

CUNNINGHAM, S. A. 1995. Ecological constrains on fruti initiation by *Ca'ypticgyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollination Bats. Am. Jour. of Bot. 82(12): 1527-1536.

DAFNI, A. 1992. Pollination Ecology. A practtical approach. Oxford University Press, Oxford 250p.

D' AMBROGIO, A. & D. Medan. 1993. Comportamiento reproductivo de *Colietia paracxa* (Rhamnaceae). Darwiniana. 32(1-4): 1-14.

DRANSFIELD, J. 1978. Growth forms of rain forest Palm. In P.B. Tomlins and M. Zimmermann: Tropical trees as living Systems. Cambridge University Press. Cambridge. Pp 247-268.

ELLSTRAND, N. C. & D. R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 24: 217-242.

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

FISHER, J. H. & E. Moore. 1977. Multiple inflorescences in palms (Arecaceae): their development and significance. Bot. Jahrb. Syst. 98: 573-611.

FRANKIE, G. W., H.G. Baker, and P. A. Opler. 1974. Comparitive phonological studies of trees in a tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. J. Ecol. 62:881-913.

GALEANO, G. 1992. Patrones de distribución de las palmas de Colombia. Bull. Inst. Fr. Études andines. 21 (2): 599-607.

- GALEANO, G. 1991. Las palmas de la región del Araracuara (Palms in the Araracuara region). Tropembos – Colombia. Bogotá. 181 pp.
- GALEANO, G., & R. Bernal. 1987. Palms del departamento de Antioquia. Región Occidental. Universidad nacional de Colombia. 221 Pp.
- GENTY, P., A. Garzón, F. Lucchini & G. Delvare. 1986. Polinización entomófila de la palma africana en América Tropical. Oléagineux, 41: 99-112.
- GENTRY, A. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica 6: 64-68.
- GOMEZ, J., M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. Revista Chilena de Historia Natural 75: 105-116.
- HANDEL, S. 1983. Pollination Ecology, Plant Population Structure, and Gene Flow. In Pollination Biology. Academic Press. 337 p.
- HENDERSON, A. 2002. Evolution and Ecology of Palms. New York Bot. Gard. New York.
- HENDERSON, A. G. Galeano & R. Bernal. 1995. Field Guide to the palms of the Americas. Princeton University press, Princeton. 352 pp.
- HENDERSON, A. 1986. A Review of pollination studies in the palmae. Bot. Rev. 52: 221- 256.
- IGAC. 1977. Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá. Colombia.

- KEARNS, C. A. & D. W. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologist. University Press of Colorado, Colorado. 583pp.
- KEVAN, P. & G. Beaker. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Ann. Rev. Entomol. 28: 407-453.
- LEHTILA, K. & Strauss, S. Y. 1997. Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. Oecologia 111: 396- 403.
- LISTABARTH, C. 2001. Palm pollination by bees, beetles and flies: Why pollinator taxonomy does no matter. The case of *Hyocspathe elegans* (Arecaceae, Areceae, Euterpeinae. Plant Species Biology. 16:165-181.
- LISTABARTH, C. 1993. Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis*, and *G. interrupta*. Botanica Acta 106: 496- 506.
- LISTABARTH, C. 1992. A survey of pollination strategies in the Bactridinae (Palmae). Bull. Inst. Fr. études andines. 21: 699-714.
- MARTÉN, S. & Quesada, M. 2001. Phenology, sexual expression, and reproductive success of the rare neotropical palm *Geonoma epetioiata*. Biotropica. 33(4): 596-605.
- NÚÑEZ, L. A. 2002. Aprovechamiento y uso de *Elaeis oleifera*, *Attalea butyracea*, *Bactris guineensis* y *Sabal mauritiiformis* palmas promisorias para usos agroindustriales en la Costa Caribe Colombiana. P 315. Editores Rangel Ch., J. Aguirre & G. Andrade. En libro de resúmenes Octavo congreso Latinoamericano y segundo congreso colombiano de Botánica. Instituto de ciencias Naturales Universidad Nacional.

NUÑEZ, L. A. 2000a. Ecología de la polinización de *Attalea allenii* y *Wettinia quinaria* (Palmae) en la Costa del Pacífico Chocó Colombia. p 47-48. Editores Rangel Ch., A. Rudas, J. Aguirre. En libro de resúmenes primer congreso colombiano de Botánica. Instituto de ciencias Naturales Universidad Nacional.

NUÑEZ, L. A. 2000b. Biología Reproductiva y Polinización de *Attalea allenii* y *Wettinia quinaria* (Palmae) en la Costa Pacífica Colombiana. Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.

OLLERTON, J. 1999. La evolución de las relaciones polinizadores- planta en los artrópodos. Bol. S.E.A. 26: 741-758.

ORJUELA, M. A., S. Rodríguez & G. Galeano. 2002. Efecto del corte de hojas en la palma *Geonoma orbignyana*. P.190. Editores Rangel Ch., J. Aguirre & G. Andrade. En libro de resúmenes Octavo congreso Latinoamericano y segundo congreso colombiano de Botánica. Instituto de ciencias Naturales Universidad Nacional.

PASCUAL, M. & J. M. Cano. 1988. Estimación de la carga polinica en escarabaeidos antófilos (Coleóptera, Scarabaeoidea). Elitrón 2: 25:29.

PAT- CARSUCRE, 2002. Plan de Acción Triannual. Corporación Autónoma Regional de Sucre.

POST, E. & N. Stenseth. 1999. Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. Ecology 80: 1322-1339.

PROCTOR, M., P. Yeo & A. Lack. 1996. The Natural History of Pollination. Timber Press. Portland.

- RAMÍREZ, N. & P. E. Berry. 1997. Effect of sexual systems and dichogamy on levels of abortion and biomass allocation in plant reproductive structures. *Can. J. Bot.* 75: 457-461.
- RAMÍREZ, N. & Y. Brito. 1992. Pollination biology in a palm swamp community in the Venezuelan Central plains. *Bot. J. Linn. Soc.* 110: 277-302.
- RAMP, P.F. 1989. Natural history of *Sabal minor*: demography, population genetics and reproductive ecology. Ph. D. Dissertation, Tulane University, New Orleans, LA, USA. Citado en: HENDERSON, A. 2002. *Evolution and Ecology of Palms*. New York Bot. Gard. New York.
- RATHCKE, B. & E. Lacey. 1985. Phenology patterns of terrestrial plant. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- RICHARDS, A. J. 1986. *Plant Breeding Systems*. George Allen & UNWIN. London 530pp.
- SCARIOT, A., E. Lleras & J. Hay. 1991. Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*. 2: 12-22.
- SILBERBAUER – GOTTSBERGER, I. 1990. Pollination and Evolution in Palms. *Phyton, Horn, Austria*. 30: 213-233.
- STEPHENSON, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- STRAUSS S.Y. 1991. Direct, indirect and cumulative effects of three native herbivores on a shared host plant. *Ecology* 72: 543-558.

SUTHERLAND, S. & L. D. Delph. 1984. on the importance of male fitness in plants: patterns of fruit- set. Ecology 65: 1093-1104.

TOLEDO, L., M. Martínez, N. Anten & D. Ackerly. 2002. Plan de manejo y conservación de la palma Xate (*Chamaedorea elegans* y *C. oblongata*) basado en un modelo matricial con intensidades de cosecha y períodos de descansos. P263. Editores Rangel Ch., J. Aguirre & G. Andrade. En libro de resúmenes Octavo congreso Latinoamericano y segundo congreso colombiano de Botánica. Instituto de ciencias Naturales Universidad Nacional.

TOMLINSON, P. B. 1990. The structural Biology of Palms. Oxford Science Publications. Clarendon Press, Oxford.

ULH, N. W. & Dransfield J. 1987. Genera Palmarum. A classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Allen Press, Lawrence, Kansas.

UHL, N. & H. Moore 1977. Correlations of inflorescences, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. Biotropica 9: 170-190.

WASER, N. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: A review of evidence. Pp 277-293. In, C. Jones & R. Little (eds). Handbook of experimental pollination biology. Von Nostrand Reinhold Co, New York.

YAROSLAVA, N. & P. Zambrana. 2002. Estudio comparativo de la densidad y estructura poblacional, en poblaciones naturales de *Attalea phalerata* (Palmae) sometidas a diferente intensidad de extracción. P 211. Editores Rangel Ch., J. Aguirre & G. Andrade. En libro de resúmenes Octavo congreso Latinoamericano y segundo congreso colombiano de Botánica. Instituto de ciencias Naturales Universidad Nacional.

ZONA, S. 1990. A monograph of SABAL (Arecaceae: Coryphoideae). *Aliso* 12(4) 583-666.

ZONA, S. 1987. Phenology and pollination biology of *Sabal etonia* (Palmae) in Southeastern Florida. *Principes* 31 (4): 177-182.

ANEXOS

ANEXO 1: ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA PARA DIFERENTES CARACTERES DE *Sabal mauritiiformis*

Nº de flores por inflorescencias		<i>flor x raquilas</i>	
Media	78022,4286	Media	9208,88235
Mediana	93500	Mediana	8260
Desviación estándar	54224,9126	Desviación estándar	4977,50498
Rango	133997	Rango	14632
Mínimo	8230	Mínimo	2695
Máximo	142227	Máximo	17327
Suma	546157	Suma	156551
Cuenta (N)	7	Cuenta	17

Duración etapa de elongación		<i>Duración etapa de exposición de raquilas</i>	
Media	31,13333	Media	16,5416667
Mediana	30	Mediana	15,5
Desviación estándar	5,903004	Desviación estándar	3,63872929
Rango	28	Rango	19
Mínimo	20	Mínimo	12
Máximo	48	Máximo	31
Suma	1401	Suma	1588
Cuenta	45	Cuenta	96

<i>Duración de la etapa exposición de botones</i>		Duración de antesis	
Media	20,8303571	Media	13,4783
Mediana	21	Mediana	13
Desviación estándar	5,1392999	Desviación estándar	2,3134
Rango	19	Rango	10
Mínimo	12	Mínimo	9
Máximo	31	Máximo	19
Suma	2333	Suma	310
Cuenta	112	Cuenta	23

<u>Duración etapa producción de frutos</u>		<u>altura en metros</u>	
Media	63,6	Media	9,12674
Desviación estándar	7,6912	Desviación estándar	3,93322
Mínimo	40	Mínimo	1,4
Máximo	78	Máximo	16,4
Suma	2862	Cuenta	92
Cuenta	45		

ANEXO 2: PRUEBA DE HIPÓTESIS ESTADÍSTICA PARA COMPARACIÓN DE PROPORCIONES CON UN NIVEL DE SIGNIFICANCIA AL 5 %.

Para determinar diferencias entre los distintos tratamientos del sistema reproductivo; se rechaza la hipótesis nula (H_0) si el valor Z calculado $> Z_{\alpha}$ (Z_{α} , de la tabla normal estándar; $Z_{0,05} = 1,96$) (**= muy significativo, *= significativo; NS= no significativo).

Tratamientos	Valor calculado	Significancia
I vs II	4.62	**
I vs III	11.92	***
I vs IV	9.14	***
I vs V	11.20	***
I vs VI	22.05	***
II vs III	8.28	***
II vs IV	4.95	***
II vs V	7.70	***
II vs VI	16.59	***
III vs IV	1.92	NS
III vs V	0.33	NS
III vs VI	5.70	***
IV vs V	1.56	NS
IV vs VI	7.93	***
V vs VI	6.05	***

GLOSARIO DE TÉRMINOS

ACRÓPETA: Dícese de lo que se desarrolla desde la base hacia el ápice. En las inflorescencias cuando la apertura de los botones florales empieza desde la base de la inflorescencia y finaliza en el ápice.

ALOGAMIA: Fenómeno que tiene efecto cuando el polen llega al estigma procedente de otra flor, tanto si ésta pertenece al mismo pie como si corresponde a otro ejemplar de la misma especie; es conocida como polinización cruzada.

ANDROMONOICA: Vegetales en los que sobre un individuo se presentan flores hermafroditas y flores unisexuales masculinas y femeninas.

ANEMOFILIA: Sistema de polinización donde el polen es transportado por el viento.

APOMIXIS: Fenómeno a favor del cual se produce un embrión sin fecundación previa.

AUTOGAMIA: Fenómeno que consiste en la polinización de una flor por medio de su propio polen; como es lógico, sólo las flores hermafroditas pueden ser autógamas; es contrario a la alogamia (ver geitonogamia).

AUTOINCOMPATIBILIDAD: Estado de una planta que teniendo las gámetas bien conformadas y viables, no pueden ser fecundadas por su propio polen a causa de alguna acción inhibidora ejercida en general por los tejidos del estilo.

BASÍPETA: Dícese de todo órgano vegetal que se desarrolla se realiza a partir desde el ápice dirigiéndose hasta la base. En las inflorescencias cuando la

apertura de los botones florales empieza desde el ápice de la inflorescencia y se dirige hacia el ápice de la misma.

ENTOMOFILIA: Sistema de polinización en el que intervienen los insectos.

GEITONOGAMIA: Aplicase a la planta o a la polinización alógama cuando el polen procede de una flor del mismo individuo.

PROFILO: En una inflorescencia la primera de las ramificaciones que aparece; también se conoce como bráctea, y tiene un gran interés en la Interpretación de las inflorescencias.

PROTERANDRA: Aplicase a la planta, a la flor, etc., dicógama en la que los estambres alcanzan la madurez y el polen está completamente formado antes de que el estigma sea apto para recibirlo, porque el gineceo no ha llegado a su perfección.

PROTÓGINA: Aplicase a la planta, a la flor, etc., dicógama en la que el gineceo alcanzan la madurez y la superficie estigmática es receptiva antes de que los estambres alcanzan la madurez y el polen este completamente formado.

MELITOFILIA: Un tipo de polinización entomófila especializado en el que intervienen las abejas y avispas.

RAQUILA: Eje de cualquier inflorescencia, pueden ser de diferentes ordenes (primarios, secundarios, etc.) en el último se exponen las flores.