

Fenología vegetativa y reproductiva de la palma *Aiphanes graminifolia* (Arecaceae: Arecoideae)

Ruddy Alexandra Jiménez Martín

Trabajo de grado para obtener el título de bióloga

Director

Andrés Felipe Castaño G.

Dr. en Biología Vegetal

Codirector

Rodrigo Bernal G.

Dr. en Botánica

Universidad industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2018

Agradecimientos

A The International Palm Society (IPS), al Grupo de Estudios en Biodiversidad (GeBio) por la financiación de este proyecto.

A la Fundación San Cipriano y la doctora Luisa Jaramillo por permitirnos conocer la Reserva La Meseta y llevar a cabo el presente estudio.

Al señor Francisco Bautista por ser el mejor guía que pude tener. Gracias por hacer más agradable el camino hacia mis palmas.

A la señora Rosa, Oscar y Daniel por acogerme en su hogar.

A Felipe Castaño, por ser un excelente maestro y amigo. Gracias por tanta dedicación, disciplina y palabras de aliento.

A el profe Rodrigo Bernal, por compartir su conocimiento y sus valiosos comentarios.

A mis padres, hermanos y abuelita por su amor y esfuerzo por brindarme siempre lo mejor.

A David Rueda, Claudia Bautista, Karen Granados e Iván Royero, por su apoyo incondicional y nuestros momentos inolvidables.

A mis negritos: Yura y Juanchito, por ponerle tanta alegría a mi vida universitaria.

A Omar León y Sergio Bolívar, por ser mi libro de R para dummies.

A Jeisson Gómez (el querido), por la edición de las fotografías.

Tabla de contenido

Introducción	11
1. Objetivo.....	13
1.1 Objetivo general.....	13
1.2 Objetivos específicos	13
2. Marco teórico.....	14
2.1 La familia Arecaceae	14
2.2. La subfamilia Arecoideae	16
2.3. La tribu Cocoseae y la subtribu Bactridinae	16
2.4. El género <i>Aiphanes</i> y la especie <i>A. graminifolia</i>	17
2.5. Fenología en Arecaceae	19
3. Materiales y métodos	21
3.1. Área de estudio	21
3.2. Toma de datos	23
3.3. Fenología vegetativa	24
3.4. Fenología reproductiva	25
3.5. Morfología y desarrollo reproductivo	25
3.6. Análisis estadístico.....	26
4. Resultados.....	26
4.1 Fenología vegetativa	26
4.2. Fenología reproductiva	28
4.3. Morfología y desarrollo reproductivo	30
5. Discusión.....	33
5.1 Fenología vegetativa	33
5.2. Fenología reproductiva	36
5.3. Morfología y desarrollo reproductivo	38
6. Conclusiones	39
Referencias bibliográficas.....	40
Apéndices.....	56

Lista de tablas

Tabla 1. Altura, número de nudos totales y edad de los doce tallos más largos de la población .	27
Tabla 2. Análisis de correlación para las variables vegetativas.....	28
Tabla 3. Análisis de correlación entre las fenofases y las variables climáticas	29

Lista de figuras

Figura 1. Ubicación de la población de <i>A. graminifolia</i> en la Reserva La Meseta, municipio de Suaita, Santander.....	22
Figura 2. Aspecto general del interior del bosque en la Reserva La Meseta, San José de Suaita, Santander.....	23
Figura 3. Morfología vegetativa en <i>A. graminifolia</i> I. a. Región basal de varios tallos que parten de un rizoma subterráneo de un individuo de <i>A. graminifolia</i> ; b. Tallo de <i>A. graminifolia</i> marcado con una lámina de aluminio con su respectivo número de identificación.....	24
Figura 4. Morfología vegetativa en <i>A. graminifolia</i> II.....	27
Figura 5. Número de tallos observados en cada una de las fases reproductivas durante los meses de muestreo. a. Proporción de tallos en floración; b. Proporción de tallos en fructificación	29
Figura 6. La inflorescencia en <i>A. graminifolia</i>	31
Figura 7. Morfología y desarrollo reproductivo en <i>A. graminifolia</i>	32
Figura 8. Morfología floral en <i>A. graminifolia</i>	33

Lista de apéndices

Apéndice A. Valores promedio de la precipitación (mm) en los últimos 10 años desde marzo hasta diciembre, obtenidos de la estación Suaita.	56
Apéndice B. Valores promedio de la temperatura media mensual de los últimos 10 años desde marzo hasta diciembre, obtenidos de la estación La Laja.	56
Apéndice C. Valores obtenidos para las variables de fenología vegetativa.	56
Apéndice D. Valores promedio y error estándar de las variables de fenología vegetativa y reproductiva.	58
Apéndice E. Número de inflorescencias observadas en cada tallo durante los nueve meses de muestreo.	58
Apéndice F. Número de rebrotes registrados mensualmente en cada uno de los individuos 60	60
Apéndice G. Número total de rebrotes aéreos registrados en algunos tallos de la población.	60

RESUMEN

TITULO: FENOLOGÍA VEGETATIVA Y REPRODUCTIVA DE LA PALMA *AIPHANES GRAMINIFOLIA* (ARECACEAE: ARECOIDEAE)*

AUTOR: RUDDY ALEXANDRA JIMÉNEZ MARTIN**

PALABRAS CLAVES: AIPHANES, ARECACEAE, CONSERVACIÓN, FENOLOGÍA, MONOECIA, PROTANDRIA.

DESCRIPCIÓN:

La familia Arecaceae es un grupo diverso de monocotiledóneas con diferentes patrones de crecimiento y expresión sexual. La fenología vegetal se enfoca en la producción de hojas y de estructuras reproductivas a través del tiempo; fundamental para desarrollar programas de conservación y propagación en plantas amenazadas. Durante 9 meses se estudió la fenología vegetativa y reproductiva de *Aiphanes graminifolia*, una palma en peligro crítico, endémica de Santander. Para cada fenofase, se registró el número de individuos que la presentó y la duración aproximada. A nivel vegetativo, se estimó la edad a partir de la producción de hojas, así como la producción de rebrotes. Para la fenología reproductiva, se determinó la sincronía de la población en cada fase. Se registraron los cambios morfológicos desde la emergencia de la inflorescencia hasta la abscisión de los frutos. Se evaluó la correlación entre las variables vegetativas, y de las fenofases reproductivas con la temperatura y precipitación. Vegetativamente, cada tallo produjo una hoja cada 3 meses, sin haber correlación entre las variables vegetativas. No se detectó sincronía en la floración-fructificación; ni correlación con la temperatura ni la precipitación, aunque se registró una correlación negativa entre la temperatura y la producción de frutos maduros. El desarrollo completo de la inflorescencia y la producción de frutos requiere de 6 meses. La antesis masculina tuvo lugar antes de la apertura de las flores femeninas (protandria). Mientras el 94% de la población produjo rebrotes terrestres, solo el 38% desarrolló inflorescencias. La asincronía en las fenofases parece estar asociada al comportamiento del clima en la región, con periodos lluviosos ligeramente marcados. Aunque la xenogamia obligada estaría incrementando la variabilidad genética, ésta solo se presentó en una baja proporción de individuos. La producción de rebrotes sería una estrategia preponderante de reproducción de la especie, importante para el diseño de planes de conservación.

*Trabajo de grado

** Facultad de ciencias. Escuela de Biología. Director: Andrés Felipe Castaño G, Doctor en biología vegetal.

ABSTRACT

TITLE: VEGETATIVE AND REPRODUCTIVE PHENOLOGY OF THE PALM AIPHANES GRAMINIFOLIA (ARECACEAE: ARECOIDEAE)*

AUTHOR: RUDDY ALEXANDRA JIMÉNEZ MARTÍN**

KEYWORDS: AIPHANES, ARECACEAE, CONSERVATION, PHENOLOGY, MONOECY, PROTANDRY.

DESCRIPTION:

The Arecaceae family is a diverse group of monocotyledons with different growth and sexual expression patterns. Plant phenology is based on the production of leaves and reproductive structures through time; fundamental to undertake conservation and propagation programs in threatened plants. During 9 months the vegetative and reproductive phenology of *Aiphanes graminifolia*, a critically endangered endemic palm, was studied. The number of individuals that presented each pheno-phase, as well as its approximate duration was recorded. At a vegetative level, both the production of suckers and age were estimated, the latter from the production of leaves. Regarding the reproductive phenology, the synchrony of the population in each phase was determined. All morphological changes since the emergence of the inflorescence until fruit abscission were registered. Both, the correlation between the vegetative variables and between the reproductive pheno-phases and the macro-climatic variables were evaluated. Vegetatively, each stem produced one new leaf every 3 months, although a correlation between the vegetative variables was not found. No synchrony was detected neither in flowering nor in fruiting; and no correlation between them and temperature and precipitation was recorded. However, there was a negative correlation between temperature and the production of ripe fruits. The complete development of the inflorescence and the production of fruits require about 6 months. Male anthesis took place before the opening of the female flowers (protandry). While 94% of the population produced ground suckers, only 38% developed inflorescences. The asynchrony in the pheno-phases seems to be associated with the behavior of the climate in the region, with rainy periods only slightly marked. Although obliged xenogamy would increase the genetic variability, it only occurred in a low proportion of individuals. Sucker production could be a preponderant reproductive strategy in the species, important for future conservation plans.

* Bachelor Thesis

** Facultad de ciencias. Escuela de Biología. Director: Andrés Felipe Castaño G, Doctor en biología vegetal.

Introducción

La familia de las palmas (Arecaceae) constituye un componente característico de los ecosistemas tropicales (Henderson, Galeano y Bernal, 1995; Henderson, 2002; Dransfield et al., 2008). Colombia presenta alrededor de 288 especies de palmas, siendo el segundo país con la mayor riqueza en América y el tercero a nivel mundial (Henderson et al., 1995; Galeano y Bernal, 2010; Bernal, Gradstein y Celis., 2015). En el país, 47 especies de palmas son endémicas y más del 50% se encuentra en alguna categoría de amenaza (Galeano y Bernal, 2005). Las principales causas de su estado de amenaza son la transformación y destrucción del hábitat, sus tamaños poblacionales pequeños y el hábitat restringido. Actualmente, seis especies de palmas se encuentran en peligro crítico de extinción en nuestro país (Bernal et al., 2015), y aunque existe un plan de evaluación y conservación de palmas (Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, 2015), es difícil su implementación si no se conoce el estado actual de las poblaciones de palmas y la mayoría se encuentra en áreas no protegidas (Bernal y Galeano, 2006).

Según los más recientes estimativos, 50 especies de palmas se distribuyen naturalmente en el departamento de Santander (Galeano y Bernal, 2010; Bernal et al., 2015), 23 de las cuales se encuentran en alguna categoría de amenaza (de estas 7 vulnerables, 7 casi amenazadas, 7 en peligro y 2 en peligro crítico.). Sin embargo, no se conocen estudios que permitan comprender con precisión la diversidad, distribución, ecología, biología reproductiva o fenología de las palmas amenazadas del departamento.

Aiphanes graminifolia Galeano y R. Bernal, es una especie categorizada como *En Peligro Crítico* (CR, Galeano y Bernal, 2005; Bernal et al., 2015), de la que sólo se conoce una pequeña

población localizada en el departamento de Santander (Galeano y Bernal, 2002). Razón por la cual, trabajar en la conservación de esta especie requerirá tener un conocimiento completo de su fenología, biología reproductiva y dinámica poblacional. Lograr la propagación sexual mediante sus semillas dependerá del conocimiento de la fenología reproductiva de la palma, sus ciclos de floración y fructificación. Extraer los rebrotes para realizar su propagación vegetativa requiere conocer la fenología vegetativa, incluyendo datos como la producción de nuevos rebrotes y la tasa de producción de hojas. El presente proyecto pretende aportar información importante sobre la fenología vegetativa y reproductiva de la especie, y así contribuir con su conservación.

1. Objetivo

1.1 Objetivo general

Describir las fases fenológicas de *A. graminifolia* y su asociación con la temperatura y precipitación.

1.2 Objetivos específicos

- Describir las características morfológicas asociadas a la fenología vegetativa de *A.graminifolia*.
- Describir las características morfológicas asociadas a la fenología reproductiva de *A.graminifolia*.
- Determinar la duración de cada fase fenológica.
- Relacionar las fases fenológicas con la temperatura y precipitación.

2. Marco teórico

2.1 La familia Arecaceae

Areceae está representada por alrededor de 181 géneros y aproximadamente 2,600 especies (Baker y Dransfield, 2016) distribuidas en las zonas tropicales y subtropicales del mundo (Eiserhardt, Svenning, Kissling y Balslev, 2011). Aunque ocupan diversos hábitats a diferentes altitudes (especialmente en Suramérica), tienen una fuerte relación con ambientes húmedos (Tomlinson, 1990; 2006). De acuerdo con varios estudios, la monofilia de la familia Arecaceae está bien soportada (Chase, Stevenson, Wilkin y Rudall, 1995; Chase et al., 2000; Asmussen y Chase, 2001; Baker et al., 2009); y a su vez está dividida en cinco subfamilias: Calamoideae, Nypoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae y Arecoideae. La presencia de un hábito simpodial, hojas con vainas, venación paralela y un plan floral trímero se consideran caracteres apomórficos exhibidos por las palmas y las monocotiledóneas en general (Dransfield, Ferguson y Uhl, 1990). A pesar de ser una de las familias de plantas tropicales mejor conocidas taxonómicamente, el conocimiento sobre aspectos ecológicos y fisiológicos es poco, comparado con otros grupos de plantas (Tomlinson, 1990; 2006). Las palmas proveen a varias poblaciones humanas de materia prima como frutos, hojas y tallos utilizados en la elaboración de alimento, construcciones o artesanías, sobre todo para las comunidades rurales en África, Asia y Suramérica (Balick y Beck, 1990; Johnson, 2011; Bernal y Galeano, 2013).

Además de la forma tradicional o distintiva de una palma, con uno o varios tallos y una gran corona de hojas, apariencia que permite su fácil identificación en el bosque, esta familia presenta gran variedad de hábitos, exhibiendo palmas con tallos trepadores o lianescentes y subterráneos

(Henderson, 2002). Sin embargo, a diferencia de la mayoría de las angiospermas, presentan un desarrollo mediado sólo por crecimiento primario, es decir, todos los tejidos son el resultado directo de los meristemas apicales continuamente activos (Tomlinson, 1990; 2006). El hábito de las palmas se encuentra limitado por su incapacidad de experimentar periodos de latencia, ya que sus tejidos primarios deben permanecer activos, condición que restringe su distribución a los trópicos y subtrópicos (Tomlinson, 2006; Tomlinson y Huggett, 2012).

Las palmas han sido consideradas un grupo muy importante para comprender la evolución de la gran diversidad de los sistemas sexuales en las angiospermas (Nadot, Alapetite, Baker, Tregear y Barfod, 2016). La mayoría de las palmas son monoicas, encontrándose en menor proporción especies dioicas o hermafroditas a diferencia de la mayoría de angiospermas (Henderson, 2002; Nadot et al., 2016). Se caracterizan por presentar una estructura reproductiva conocida como inflorescencia, donde se encuentran cientos de flores unisexuales o bisexuales (Tomlinson, 1990; Dransfield et al., 2008). La aparición de las inflorescencias se relaciona directamente con las hojas, emergiendo siempre entre, encima o debajo de las mismas. Generalmente se produce una inflorescencia por cada hoja, aunque existen excepciones (Tomlinson, 1990; Dransfield et al., 2008). En este grupo de plantas, se puede observar la reducción de flores hermafroditas a flores unisexuales, resultado de la pérdida del gineceo en flores masculinas o del androceo en flores femeninas (Dransfield et al., 1990). El plan floral básico de las palmas, se reconoce por la presencia de tres sépalos, tres pétalos, tres carpelos y seis estambres (Uhl y Dransfield, 1984; Uhl, 1988). En la mayoría de especies monoicas, se observan agrupaciones de una flor femenina y dos flores masculinas, llamadas triadas (Moore y Uhl 1982; Nadot et al., 2016). De igual manera, los frutos de las palmas son muy variados en forma, tamaño y color, yendo desde frutos

pequeños y globosos con 0,5 cm hasta 10 cm de diámetro (Moore, 1973). Los frutos representan un componente esencial en la dieta de varias especies animales (Henderson, 2002).

2.2. La subfamilia Arecoideae

Uno de los principales grupos que conforman la familia Arecaceae, son las palmas asignadas a la subfamilia Arecoideae. Esta subfamilia es la más diversa, con aproximadamente 1300 especies, que corresponden a más del 50% de las especies de la familia (Baker et al., 2011). Según estudios recientes, se considera un grupo monofilético, conformado por 14 tribus (Lewis and Doyle, 2002; Asmussen et al., 2006; Dransfield et al., 2008; Baker et al., 2009; Baker et al., 2011). Distribuidas usualmente en bosques húmedos, la mayoría de especies se encuentran en Asia, aproximadamente 400 especies son neotropicales. Estas palmas presentan un tamaño variado, siendo solitarias o cespitosas y sus hojas son siempre pinnadas (Henderson, 2002). Morfológicamente, el carácter que define a la subfamilia Arecoideae y que la diferencia de las demás subfamilias es la presencia de flores unisexuales organizadas en triadas (Baker et al., 2011): una flor femenina acompañada de dos flores masculinas en posición lateral (Uhl, 1976).

2.3. La tribu Cocoseae y la subtribu Bactridinae

Dentro de la subfamilia Arecoideae se encuentra la tribu Cocoseae, distribuida ampliamente en América y algunas especies en África y Madagascar (Henderson, 2002). Conformada por las subtribus Attaleinae, Bactridinae y Elaeidinae, este grupo de palmas se caracteriza principalmente por la presencia de un endocarpo leñoso con tres poros germinativos (Dransfield et al., 2008). La monofilia de Cocoseae está bien soportada por varios estudios (Lewis y Doyle, 2002; Asmussen et al., 2006; Dransfield et al., 2008; Baker et al., 2009; Baker et al., 2011). La subtribu Bactridinae está compuesta por cinco géneros neotropicales (*Acrocomia*, *Aiphanes*, *Astrocaryum*, *Bactris*, *Desmoncus*), distribuidos principalmente en Suramérica. Todas las

especies presentan espinas y son iteróparas o pleonantas. A excepción de *Aiphanes*, los demás géneros son protóginos y polinizados por escarabajos (Henderson, 2002, Eiserhardt et al., 2011).

2.4. El género *Aiphanes* y la especie *A. graminifolia*

Aiphanes es un género neotropical que agrupa aproximadamente 30 especies, distribuidas principalmente en los Andes (Borchsenius y Bernal, 1996; Dransfield et al., 2008; Palmweb.org, 2016). En Colombia se encuentran 22 especies de este género, de las cuales 7 se encuentran amenazadas (Bernal et al., 2015; Palmweb.org, 2016). *Aiphanes* se caracteriza por agrupar especies de moderado tamaño, tanto solitarias como cespitosas (Henderson et al., 1995; Borchsenius y Bernal, 1996; Borchsenius, Borgtoft y Balslev, 1998; Galeano y Bernal, 2010). La presencia de espinas emergentes en el tallo, hojas y pedúnculo; y las pinnas praemorsas en el ápice son rasgos característicos de *Aiphanes* (Henderson et al., 1995; Borchsenius y Bernal, 1996; Dransfield et al., 2008). Las espinas pueden llegar a medir hasta 25 cm de largo (Borchsenius y Bernal, 1996). Es un género de palmas monoicas, con varias fases de floración durante su ciclo de vida, es decir, pleonantas (Henderson et al., 1995; Borchsenius y Bernal, 1996; Borchsenius et al., 1998). Con frecuencia sólo se produce una inflorescencia por nodo; aun así, en algunas especies se han encontrado hasta tres (Borchsenius y Bernal, 1996; Borchsenius et al., 1998). Las inflorescencias son bisexuales, interfoliares y erectas exhibiendo triadas de flores unisexuales, dos de las cuales son estaminadas y una pistilada; las flores estaminadas son subsésiles o pediceladas (Borchsenius y Bernal, 1996). Se ha observado que las flores estaminadas cambian de tamaño y color justo antes de la antesis; lo que aparentemente está correlacionado con el síndrome de polinización de la especie (Borchsenius y Bernal, 1996). Por otra parte, las flores pistiladas se desarrollan de forma incompleta cuando se produce la inflorescencia, pero continúan su desarrollo mientras ocurre la antesis de las flores estaminadas

(Borchsenius y Bernal, 1996). Ambos tipos de flores conservan el plan floral básico de las arecáceas (Borchsenius y Bernal, 1996; Borchsenius et al., 1998). Los frutos de *Aiphanes* son drupas con un endocarpo grueso, son de color rojo en la mayoría de especies, aunque hay excepciones (Borchsenius y Bernal, 1996; Borchsenius et al., 1998; Galeano y Bernal, 2010).

En relación a la biología reproductiva de *Aiphanes*, las inflorescencias presentan un tipo de dicogamia llamada protandria, donde primero maduran las flores masculinas y con cierta separación temporal maduran las flores femeninas (Borchsenius y Bernal, 1996; Henderson, 2002). Se considera que esta condición en especies monoicas es una forma de favorecer la xenogamia en las poblaciones (Borchsenius, 1993; Borchsenius y Bernal, 1996), aunque también se han sugerido otros factores relacionados con la dicogamia como la distribución de los recursos entre ambos sexos (Bertin, 1993; Bertin y Newman, 1993). El género presenta diferentes mecanismos de polinización debido a la variación de tamaño y color de las flores (Listabarth, 1992; Borchsenius y Bernal, 1996). Así mismo, estudios previos han asociado la polinización por abejas a especies de dosel y la polinización por moscas en especies de sotobosque (Henderson, 1986; Listabarth, 1992; Borchsenius y Bernal, 1996; Henderson, 2002). Se desconoce el tiempo que toma la maduración de los frutos (Borchsenius y Bernal, 1996).

Aiphanes graminifolia pertenece al grupo de palmas endémicas y en peligro crítico de extinción presentes en Colombia (Galeano y Bernal, 2005; Bernal et al., 2015). Dentro de este grupo se encuentran entre otras *A. graminifolia* y *A. killipii*, ambas especies categorizadas como En Peligro Crítico (CR), y *A. lindeniana* En Peligro (EN) (Galeano y Bernal, 2005; Bernal y Borchsenius, 2010); especies distribuidas naturalmente en el departamento de Santander. *A.*

graminifolia es una palma espinosa, cespitosa, con 2-15 tallos de aproximadamente 5 metros de alto y 2-3 cm de diámetro. Las inflorescencias son interfoliarias con pocas espinas hacia la punta, flores moradas y frutos esféricos pequeños. Sólo se ha observado en una localidad a unos 1700 metros de altitud (Galeano y Bernal, 2002, 2010). Hay que destacar que esta especie presenta un mecanismo de reproducción vegetativa por medio de rebrotes aéreos, los cuales se enraízan en el suelo, se desprenden y forman un nuevo individuo (com. pers. Rodrigo Bernal).

2.5. Fenología en Arecaceae

La fenología vegetal estudia la temporalidad de eventos cíclicos en las plantas como la germinación, expansión de las hojas, floración, fructificación, entre otros (Fenner, 1998; Henderson, 2002; Mantovani, Ruschel, Sedrez Dos Reis, Puchalski y Nodari, 2003). Actualmente, la mayoría de estudios fenológicos en plantas se están realizando en el continente europeo y asiático (Morellato, Camargo y Gressler, 2013). América presenta el menor número de investigaciones en pro del conocimiento fenológico de su vegetación (Fournier y Charpantier, 1975; Morellato, Camargo y Gressler, 2013). Sin embargo, en la última década el número de investigaciones sobre fenología publicadas en Suramérica ha incrementado considerablemente; siendo la fenología reproductiva el principal interés en la mayoría de los estudios (Morellato et al., 2013). Tener una adecuada comprensión de la evolución, ecología e interacción de las plantas tropicales con sus polinizadores y dispersores dependerá del conocimiento fenológico de estas especies (Newstrom, Frankie y Baker, 1994). La fenología en palmas, se enfoca principalmente en la producción de hojas (fenología vegetativa) y las estructuras reproductivas (fenología reproductiva) a través del tiempo (Bernal y Galeano, 2013). Estimar la producción de hojas en palmas es fácil, debido a que cada hoja caída deja una cicatriz anular en el tallo (nudo). La tasa de producción de hojas (fenología vegetativa) es muy importante en las palmas, ya que a partir

de ella se puede estimar la edad de los individuos y también porque en la mayoría de las palmas las inflorescencias son axilares y dejan cicatrices en el tallo, evidenciándose los ciclos reproductivos (Bernal y Galeano, 2013).

Los estudios relacionados con la fenología en la familia de las palmas son escasos comparados con otras familias de plantas. Sin embargo, las contribuciones de De Steven, Windsor, Putz y León (1987), Ibarra (1992), Henderson et al. (2000), Otero y Oyama (2001), Martén y Quesada (2001), Berry y Gorchov (2004), Castro, Galetti y Morellato (2007), Inkrot, Sattler, Geyer y Morawetz (2007), Barfod, Hagen y Borchsenius (2011), Fava, Da Silva y Sigrist (2011), Kidyoo y McKey (2012), Lara, Diez, Restrepo, Núñez y Moreno (2017), entre otras, han aportado al conocimiento de la fenología reproductiva y vegetativa de algunas especies de *Arecaceae*. Los datos obtenidos hasta la fecha, han permitido inferir que a nivel de comunidad, las palmas no florecen o fructifican en una estación específica, pudiendo observarse estas fases tanto en temporadas secas como húmedas (Henderson, 2002). Por otra parte, a nivel de género, existe una relación entre la sincronía y duración de la floración con el síndrome de polinización (Henderson, 2002). Finalmente, a nivel de especie, no se encuentra un patrón similar de floración en diferentes lugares o la especie se encuentra floreciendo durante todo el año (Henderson, 2002).

Aunque en Colombia sólo algunas especies de palmas han sido objeto de estudio con el propósito de realizar la descripción fenológica de su desarrollo reproductivo o vegetativo, en los últimos años se ha logrado avanzar significativamente en estos aspectos. De esta manera, se han adelantado estudios relacionados con la fenología vegetativa (Forero, Hormaza y Romero., 2012; Olivares y Galeano, 2013); fenología reproductiva (Collazos y Mejía, 1988; Bernal y Ervik,

1996; Siefke y Bernal, 2004; Núñez y Rojas, 2008; Rojas y Stiles, 2009; Cifuentes, Moreno y Arango., 2010; Vasquez y Esteban, 2011; Forero et al., 2012; Álvarez, 2012; Núñez y Carreño, 2013; Cifuentes, Moreno y Arango., 2013; Toro, 2014; Moreno y Romero, 2015; Tunaroza, 2015; Lara et al., 2017); y con la ecología de la polinización (por ejemplo Collazos y Mejía, 1988; Bernal y Ervik, 1996; Siefke y Bernal, 2004; Núñez y Rojas, 2008; Núñez y Carreño, 2013; Núñez, 2014; Guerrero, 2015; Tunaroza, 2015; Lara et al., 2017). En cuanto a las especies del género *Aiphanes*, no se conoce ningún estudio acerca de su fenología en Colombia. El poco conocimiento que se tiene de la fenología del género se debe a los trabajos de Listabarth (1992) y Borchsenius (1993), quienes se enfocaron en la biología reproductiva y la polinización de cuatro especies en el Ecuador y la Amazonia peruana, respectivamente. Los resultados de dichos estudios permitieron evidenciar que aunque estas especies de *Aiphanes* presentan un patrón fenológico similar, existen diferencias en el tiempo de desarrollo de las inflorescencias, coloración de las flores, cantidad de polen producido y duración de cada fase reproductiva.

3. Materiales y métodos

3.1. Área de estudio

El área de estudio se localiza en la Reserva La Meseta, vereda Neftali, corregimiento San José de Suaita, Municipio Suaita, Santander, Colombia ($6^{\circ}10'19.66''E$, $73^{\circ}24'59.25''S$) (Figura 1). El bosque corresponde a una selva subandina (Cuatrecasas, 1958) de aproximadamente 615 hectáreas, entre 1550 y 2050 m de altitud. Presenta una temperatura promedio de 20°C y una precipitación anual de 2100 mm, con picos de lluvia entre abril-mayo y octubre-noviembre (Linares y Rivera, 2015). Se considera uno de los últimos bosques de este tipo que aún se preservan en Colombia (Valencia, 2014).

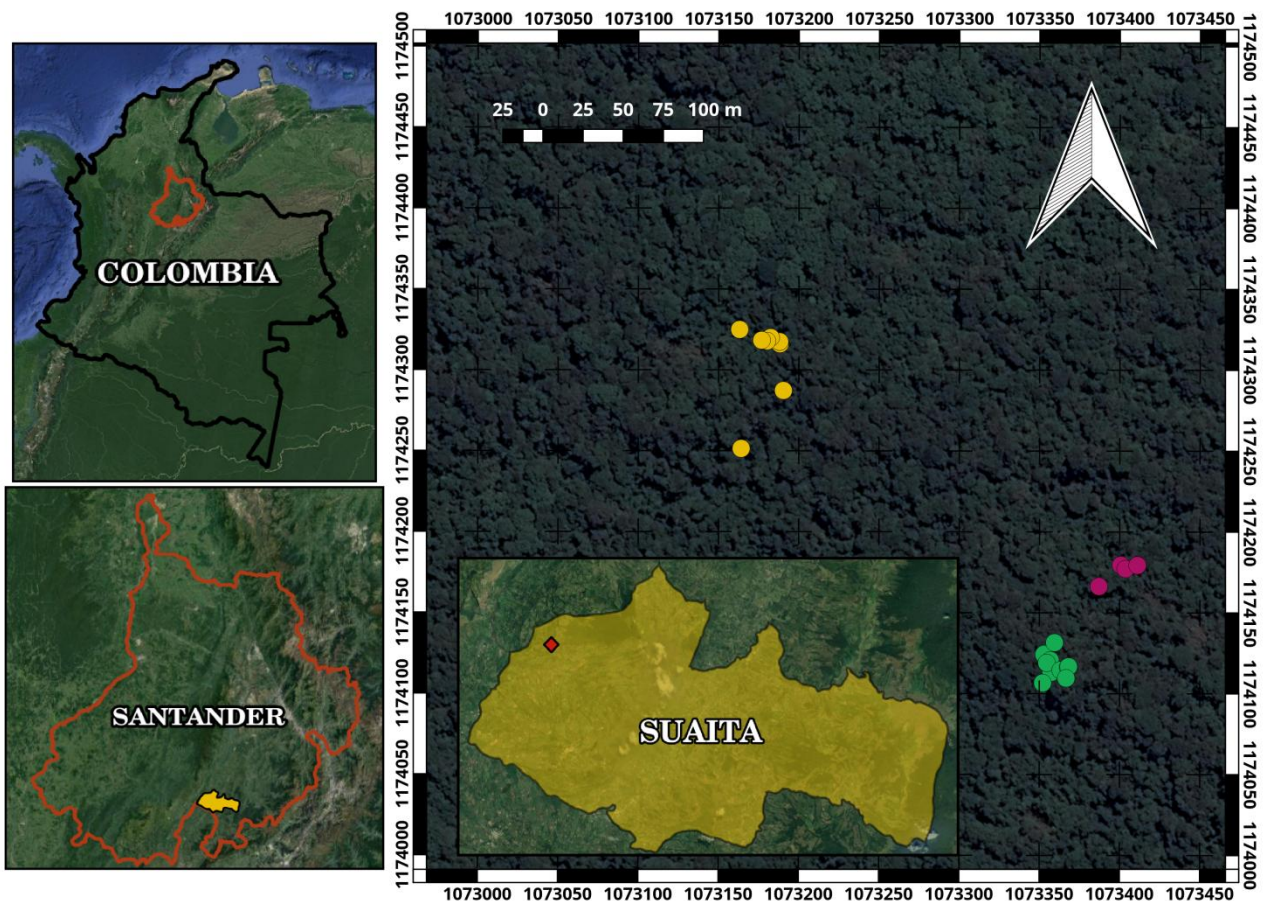


Figura 1 Ubicación de la población de *A. graminifolia* en la Reserva La Meseta, municipio de Suaita, Santander. Los puntos indican la posición de cada individuo. (Proyección empleada: Magna-sirgas).

Durante más de 60 años, este bosque fue la principal fuente de madera empleada por los habitantes del corregimiento para la fabricación de vigas, casas y otras edificaciones, además de su uso como carbón vegetal. Pero desde hace más de 20 años, el bosque lleva un proceso de recuperación donde se ha controlado la tala indiscriminada y el uso inadecuado de las tierras. Actualmente, la Reserva La Meseta cuenta con 277 ha de bosque primario, exhibiendo especies vegetales de gran porte y 338 ha de bosque secundario. Este bosque representa el hábitat de una

gran diversidad de flora y fauna, albergando varias especies endémicas. Estudios previos, reportan una alta diversidad florística, resaltando la presencia de varias familias de monocotiledóneas, entre las cuales se destacan *Arecaceae*, *Bromeliaceae*, *Orchidaceae* y *Poaceae* (Valencia, 2014; Linares y Rivera, 2015). Grandes árboles de las familias *Lauraceae*, *Sapotaceae* y *Euphorbiaceae* conforman el dosel, mientras el sotobosque exhibe especies de *Araceae*, *Melastomataceae* y *Rubiaceae* (Galeano y Bernal, 2002) (Figura 2).



Figura 2 a-b Aspecto general del interior del bosque en la Reserva La Meseta, San José de Suaita, Santander.

3.2. Toma de datos

Los datos fenológicos se registraron durante 9 meses, desde marzo hasta diciembre del 2017, realizando una salida de 5 días consecutivos cada mes. Debido a la forma de crecimiento cespitoso de *A. graminifolia*, se tomó como un individuo al conjunto de tallos que provenían del mismo rizoma (Figura 3a). Así, un único individuo consta de varios tallos, los cuales se numeraron y marcaron con etiquetas de aluminio de 5x5 cm para su identificación durante el

monitoreo de cada fase (Figura 3b). En total, se encontró que la población de la especie constaba únicamente de 18 individuos en el área de estudio. Se obtuvieron especímenes completos y se depositaron en la colección del herbario de la Universidad Industrial de Santander (UIS), bajo la serie de numeración de Alexandra Jiménez.

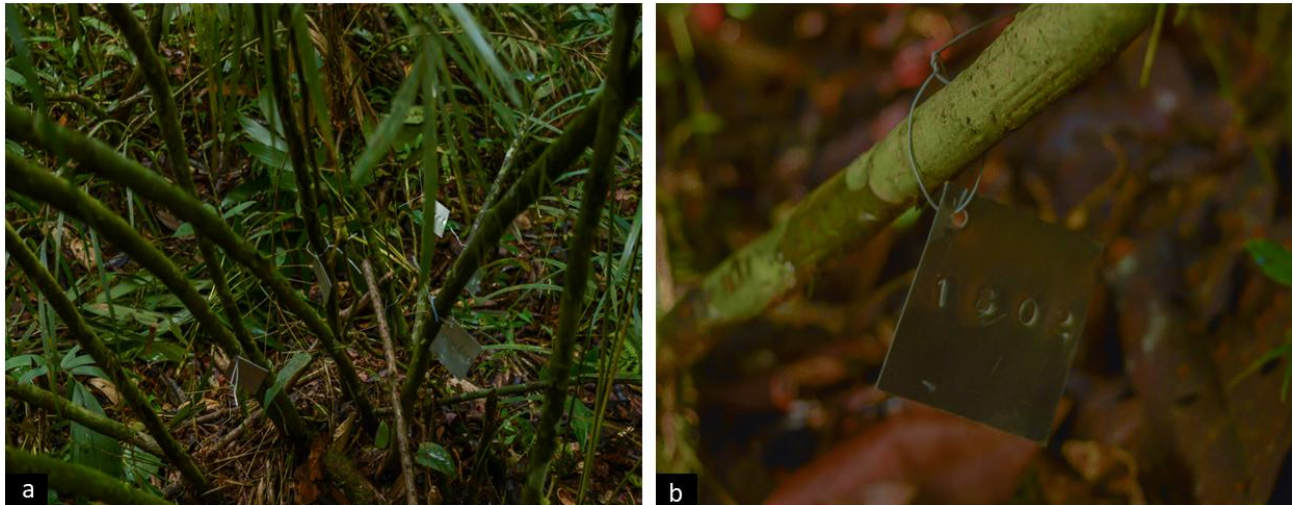


Figura 3 Morfología vegetativa en *A. graminifolia* I. a. Región basal de varios tallos que parten del rizoma subterráneo; b. Tallo de *A. graminifolia* marcado con una lámina de aluminio con su respectivo número de identificación.

3.3. Fenología vegetativa

Se midió la altura y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada tallo con el fin de estimar la tasa de crecimiento y la edad promedio al alcanzar la madurez. Para conocer el promedio de producción de hojas, se marcó la hoja más joven y mensualmente se contó el número de hojas nuevas. Utilizando la relación entre la producción de hojas y el número de nudos totales de cada tallo, se estimó la edad de cada tallo. Para tal fin, fueron seleccionados los 12 tallos más largos, en cada uno de los cuales se contó el número de nudos. Además, se tomó registro del número de rebrotes del rizoma nuevos para cada individuo, marcando el rebrote más joven por individuo desde la primera observación. Para evaluar una posible relación entre las variables vegetativas

registradas, se realizó un análisis de correlación, empleando el test no paramétrico de Spearman (ρ); se empleó este test porque los datos no presentaron normalidad.

3.4. Fenología reproductiva

Para la caracterización de la fenología reproductiva, cada mes se registraron todos los individuos que presentaban alguna fase reproductiva: yema de la inflorescencia, inflorescencia cerrada, inflorescencia abierta, botones florales, antesis, frutos inmaduros y frutos maduros. Para cada fase, se registró el número de individuos que la presentó y la duración aproximada. Mensualmente se determinó la proporción de individuos muestreados que se encontraban en la misma fase fenológica. Para los eventos de floración y fructificación se consideró una alta sincronía cuando más del 60% de los individuos estuvieron en la misma fase, baja sincronía cuando entre el 20% y el 60% estuvieron en la misma fase y sin sincronía o asíncrono cuando menos del 20% estuvieron en la misma fase (Bencke y Morellato, 2002). Además, con el fin de evidenciar una posible relación entre las fenofases reproductivas registradas con la temperatura o precipitación, se realizó un análisis de correlación empleando el test no paramétrico de Spearman (ρ); las fenofases reproductivas corresponden al número de inflorescencias y/o infrutescencias por tallo, se empleó este test porque los datos no presentaron normalidad.

3.5. Morfología y desarrollo reproductivo

Durante el tiempo de muestreo, se marcaron 12 inflorescencias, a partir de las cuales se registró y caracterizó: longitud del perfilo, bráctea pedúncular, pedúnculo y raquis, número de raquilas por inflorescencia, número de flores por raquila, disposición de las flores en las raquilas, morfología de las flores masculinas y femeninas. Adicionalmente, cada mes mediante observaciones diarias se registraron los cambios morfológicos desde la emergencia de la inflorescencia hasta la caída de los frutos (Apéndice E).

3.6. Análisis estadístico

Para los análisis de correlación entre las fases fenológicas y las variables climáticas (temperatura y precipitación), se utilizó el promedio de los últimos 10 años de precipitación total y temperatura media. Los datos de precipitación total para cada mes se obtuvieron de la estación pluviométrica Suaita (código: 2140), ubicada a 1660 m de altitud (Apéndice A). Los datos de temperatura media fueron tomados de la estación climatológica La Laja (código: 3550) ubicada en el municipio de Guadalupe a 1400 m de altitud. Debido a la diferencia de casi 300 metros de altitud entre La Laja y el área de estudio, se tuvo en cuenta el modelo de cambio de rango que asume una disminución de 0.55°C por cada 100 metros en el aumento de la altitud. Por lo tanto, se sustrajeron 1.65°C a cada valor de temperatura media obtenida en esta estación (Apéndice B). Todos los datos fueron analizados utilizando el software R studio versión 3.0.1 (Team, 2015).

4. Resultados

4.1 Fenología vegetativa

En total se censaron 63 tallos pertenecientes a los 18 individuos previamente seleccionados (Apéndice C). El tallo registró una altura promedio de 2.4 m (± 20.6), y un DAP de aproximadamente 1.9 cm (± 0.04) (Apéndice D). En promedio, cada tallo presentó 5 hojas desplegadas y produjo 1 hoja nueva cada tres meses, o 3 hojas nuevas durante los 9 meses de muestreo. La variación en la producción de hojas osciló entre 2 y 3 hojas durante el periodo evaluado (Figura 4a; Apéndice C). En cuanto a la edad, se obtuvo que el tallo más joven (con 56 nudos), tuvo aproximadamente 14 años; mientras el tallo que presentó el mayor número de nudos (183) tuvo una edad de casi 46 años (Figura 4b) (Tabla 1).

Asimismo, el 94% (17) de los individuos en promedio produjo 3 rebrotes del rizoma en el mismo lapso de tiempo (9 meses), aunque este valor mostró alta variación entre diferentes individuos (Figura 4c) (Apéndice F). Por otra parte, se constató la presencia de entre 1 y 6 rebrotes aéreos, asociados a 10 tallos diferentes (Apéndice G) (Figura 4d); siempre a una altura mayor a un metro de la longitud total de cada tallo. Según los resultados obtenidos, no existe correlación entre las variables vegetativas mencionadas anteriormente (Tabla 2).



Figura 4 Morfología vegetativa en *A. graminifolia* II. a. Primordio foliar sin desplegar; b. Cicatrices foliares formando nudos con espinas asociadas; c. Rebrotos; d. Rebrotos aéreos.

Tabla 1. *Altura (m), número de nudos totales y edad de los doce tallos más largos de la población, a partir de la producción de hojas en nueve meses (3 hojas).*

Tallos más largos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Altura (m)	3.80	3.70	4.34	3.10	4.50	4.20	4.90	4.90	6.66	6.0	5.30	6.0
Número de nudos	61	56	75	67	102	91	144	136	183	160	143	182
Edad (años)	15.25	14	18.75	16.75	25.5	22.75	36	34	45.75	40	35.75	45.5

Tabla 2. Análisis de correlación para las variables vegetativas. El primer valor de cada celda corresponde al coeficiente de correlación (ρ), el segundo al valor P .

Variables vegetativas	número de hojas desplegadas	producción de hojas	altura del tallo
Producción de hojas	0.0788-0.5456		
Altura del tallo	0.0644-0.6158	0.0101-0.9379	
DAP del tallo	-0.0758-0.5648	0.1427-0.2764	0.2384-0.0665

4.2. Fenología reproductiva

Durante los 9 meses de muestreo, la población de *A. graminifolia* atravesó las fases de floración y fructificación continuamente, aunque solo se observaron en el 39% (7) de los individuos (Apéndice E). Los tallos que florecieron, produjeron en promedio 2 inflorescencias. No obstante, los tallos pueden portar simultáneamente inflorescencias en botón, en antesis y/o infrutescencias. Por consiguiente, 6 tallos de diferentes individuos tuvieron de 1 a 3 inflorescencias y/o infrutescencias. Sin embargo, nunca la antesis masculina y la antesis femenina se observaron en un mismo individuo simultáneamente; por el contrario, si se registraron al mismo tiempo en individuos diferentes.

En julio se observó el mayor número de tallos (4) e individuos (3) en floración, representando respectivamente el 6.3% y 16.6% de la población total (Figura 5a). Para el evento de fructificación, los porcentajes fueron iguales pero el mayor número fue registrado entre septiembre y octubre (Figura 5b). El número de individuos y tallos que se encontraron en floración o fructificación durante el mismo mes fue menor al 20% del total, permitiendo inferir la asincronía en la fenología reproductiva de la población estudiada. De acuerdo con los resultados obtenidos en el análisis de correlación de Spearman (Tabla 3), las fenofases correspondientes a floración y fructificación no mostraron correlación con las variables de temperatura y

precipitación. Sin embargo, se encontró una correlación negativa significativa entre frutos maduros y temperatura (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de correlación entre las fenofases (floración, fructificación) y las variables climáticas (temperatura, precipitación). Número superior: coeficiente de correlación de Spearman (ρ); número inferior: valor de P.

Fenofase	Temperatura	Precipitación
Floración	0.1682	0.1121
	0.6421	0.7576
Frutos inmaduros	0.0063	0.2860
Frutos maduros	-0.7941	0.4314
	0.0060	0.2131

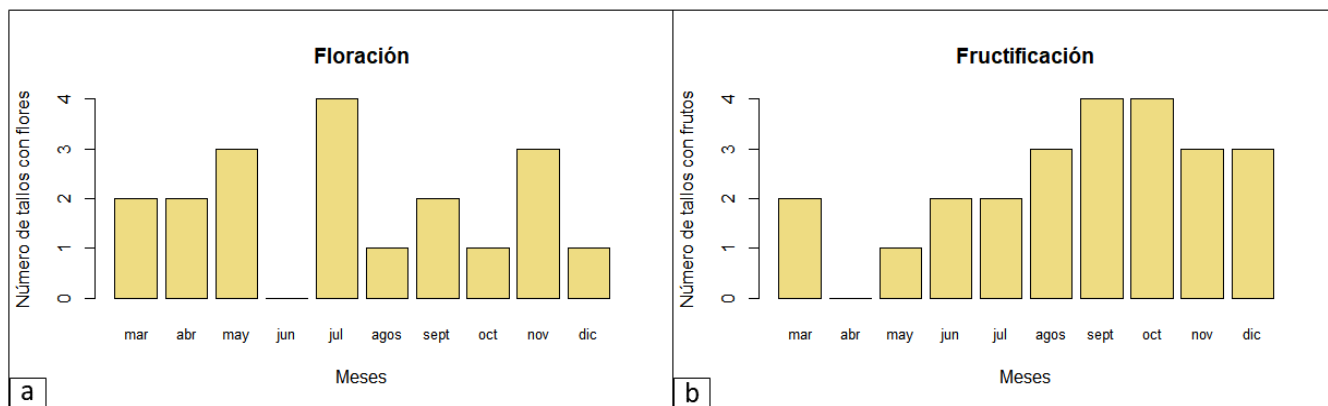


Figura 5 Número de tallos observados en cada una de las fases reproductivas durante los meses de muestreo. a. Proporción de tallos en floración; b. Proporción de tallos en fructificación. $n = 63$.

4.3. Morfología y desarrollo reproductivo

La inflorescencia se caracterizó por la presencia de un profilo de hasta 12.6 cm. Adicionalmente, la bráctea pedúncular, que presentó color verde hasta la anthesis masculina, para luego tomar un color café, alcanzó los 39.2 cm de largo (Apéndice D). El pedúnculo midió en promedio 35 cm, mientras el raquis tiene una longitud de 15 cm aproximadamente. Siendo simplemente ramificada, la inflorescencia presentó hasta 9 raquillas dispuestas en todos los planos del raquis; de las cuales las apicales alcanzaron 9 cm, mientras las basales fueron ligeramente más largas con alrededor de 13 cm (Apéndice D). Cada individuo produjo inflorescencias con raquillas de color morado o inflorescencias con raquillas de color verde en sus diferentes tallos. Las raquillas moradas portan botones florales del mismo color, a diferencia de las raquillas verdes con botones florales amarillos. La diferencia en coloración de las raquillas se observó en individuos distintos (Figura 6)

En general las flores estuvieron dispuestas en triadas en la parte basal y distal de las raquillas, las cuales a su vez están organizadas en espiral. No obstante, en algunas raquillas se observó la ausencia de flores pistiladas en la región distal, en donde las flores estaminadas se organizaron en diadas y monadas. En cada inflorescencia, se contaron entre 76 a 150 flores estaminadas en anthesis (en promedio 100, $n= 5$). Con respecto a las flores pistiladas se observaron entre 15 a 36 (en promedio 24, $n= 3$) en cada inflorescencia (Figura 8).

Las flores estaminadas son sésiles, de aproximadamente 3 mm de diámetro, con sépalos connados, membranosos de hasta 1 mm de largo, corola valvada, pétalos carnosos reflexos de

color crema o morado claro basalmente, tornándose más oscuro hacia el ápice, ligeramente fusionados hacia la base. El androceo se compone de 6 estambres de filamentos blancos, carnosos de unos 2 mm de largo, con anteras bilobuladas amarillas. Hacia el centro, las flores estaminadas se caracterizan por la presencia de un pistilodio notorio color crema (Figura 7c-8b). Las flores pistiladas son sésiles, de 4 mm de diámetro, con el cáliz mucho más corto que la corola, la cual está compuesta de tres pétalos connados basalmente, carnosos, color crema en la cara abaxial y adaxial, reflexos en anthesis (Figura 7d-a). Gineceo trilobulado color crema aproximadamente 2 mm, acompañado de 4-6 estaminodios más cortos, aplanados, blancos. Los frutos son globosos, de 3 a 4 mm de diámetro, pericarpo de color verde, amarillo al madurar. Endocarpo leñoso café. Con respecto a la producción de frutos, se encontraron entre 34 a 89 frutos por infrutescencia (en promedio 57, n= 4).



Figura 6 La inflorescencia en *A. graminifolia*; a. rauculas verdes con botones florales amarillos; b. rauculas y botones florales morados.

Desde la aparición o emergencia del primordio de la inflorescencia hasta su total elongación y despliegue pueden transcurrir de 32 a 99 días (47 en promedio). Inicialmente cada inflorescencia es erecta (Figura 7a) y se va inclinando paulatinamente hasta volverse péndula en fruto. Durante la siguiente fase, la bráctea pedúncular se abre gracias a la presión ejercida por el despliegue de la inflorescencia, exponiendo las raquillas y los botones florales, lo cual puede tomar entre 27-29 días (Figura 7b). En este punto, aunque la inflorescencia permanece erecta y con los botones florales expuestos, se requieren alrededor de 15 días más para el inicio de la antesis masculina. Durante ésta última, que puede durar 32 - 36 días, dos a tres flores estaminadas abren diariamente, pero se presenta un pico en el que se observan casi todas las flores abiertas (Figura 7c). Se estima que la duración aproximada de la pausa que tiene lugar entre el final de la antesis masculina y el comienzo de la antesis femenina es de entre 10-15 días. La duración total de la antesis femenina no pudo ser calculada; no obstante, se constató que en conjunto, la pausa y la antesis femenina ocurren en promedio durante 30 días (Figura 6d). Desde que se forman los frutos inmaduros hasta su maduración-abscisión y la senescencia de la inflorescencia transcurren en promedio 2 meses (Figura 6 e-g).



Figura 7 Morfología y desarrollo reproductivo en *A. graminifolia*. a. Primordio de la inflorescencia; b. Aspecto de la inflorescencia y los botones florales tras la apertura de la bráctea

pedúncular; c. Detalle de una flor estaminada en antesis; d. Detalle de la flor pistilada en antesis; e. Frutos inmaduros; f. Frutos maduros; g. Infrutescencia senescente.

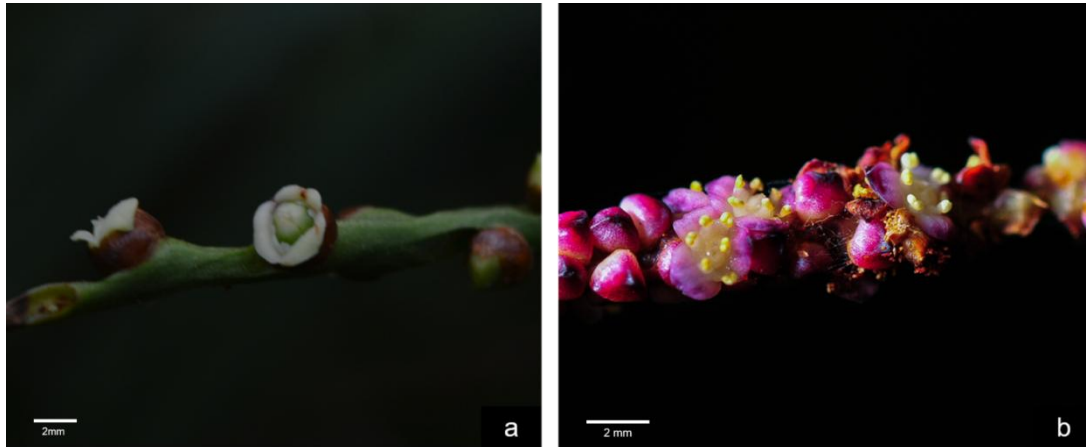


Figura 8 Morfología floral en *A. graminifolia*. a. Detalle de las flores pistiladas, nótese la presencia del gineceo trilobulado, rodeado por los estaminodios blancos; b. Flores estaminadas dispuestas apretadamente hacia el ápice de la raquilla.

5. Discusión

5.1 Fenología vegetativa

La amplia variación en el número de hojas desplegadas o la producción anual de hojas en las palmas, se ha relacionado en varias ocasiones con otras variables como la altura o el diámetro del tallo. Según Henderson (2002), el número de hojas desplegadas podría variar dependiendo del hábitat, el diámetro del tallo o la producción anual de hojas de la palma. Varios autores han reportado una correlación positiva entre el diámetro y el número de hojas desplegadas o producidas (Dalrymple y Fisher, 1994; Henderson, 2002; Olivares y Galeano, 2013). Más aun, se ha encontrado una correlación significativa entre el número de hojas desplegadas y la producción anual de hojas, donde tallos con más hojas en su corona producen más hojas anualmente; aun así, pueden observarse tallos con muchas hojas desplegadas y una baja producción de hojas (De

Steven et al., 1987; Henderson, 2002). Por el contrario, en *A. graminifolia* no se encontró ninguna correlación entre las variables analizadas (Tabla 2). La tasa de producción de hojas a lo largo del periodo evaluado fue continua en todos los tallos independientemente del diámetro, la altura o el número de hojas desplegadas; lo que coincide con lo reportado para otros géneros de palmas, incluso de la tribu Bactridinae (Scariot, Llera y Hay., 1991; Oliveira, De Couturier y Beserra., 2003). Así mismo, la producción de hojas no parece guardar relación alguna con las variables climáticas, como si ha podido registrarse en otros géneros de palmas (De Steven et al., 1987). Lo anterior podría deberse al comportamiento del clima en la región, con periodos de lluvias solo ligeramente marcados (Apéndice A). Ante este escenario, la producción de hojas podría depender del efecto que tienen las condiciones microclimáticas como la luz captada (dependiendo del área foliar) o la disposición de las hojas, así como las condiciones edáficas o competencia por los recursos con otras especies de palmas o árboles (Rich, Holbrook y Luttinger., 1995; Svenning, 2001).

Al igual que otras especies de sotobosque, *A. graminifolia* está siendo afectada por la herbivoría, lo que se evidenció en la mayoría de las hojas de varios individuos. De modo que, la continua producción de hojas observada en la población podría ser una estrategia para atenuar el impacto en la mortalidad de la población (Fenner, 1998). Además, otros factores que incrementan la mortalidad de las poblaciones de palmas son la caída de árboles o invasión de lianas (Svenning, 2001). Sin embargo, muchas especies son resistentes al tener tallos flexibles o múltiples tallos (Svenning, 2001), como es el caso de *A. graminifolia*. Durante el muestreo, 3 tallos murieron por la caída de grandes troncos resultado de fuertes lluvias, pero debido al hábito cespitoso de la especie, con rebrotes tanto terrestres como aéreos se evitó la muerte de los individuos. De esta manera se demuestra la importancia de los rebrotes para incrementar la probabilidad de

supervivencia de la palma al permitir que se reproduzca vegetativamente (Borchsenius y Bernal, 1996). El crecimiento clonal mediante rebrotes terrestres, es muy común en especies de palmas de sotobosque, en las cuales la propagación es principalmente vegetativa, permitiendo la expansión de poblaciones locales y favoreciendo ciertos genotipos (Mendoza y Franco, 1998). Aun así, no se producen individuos por recombinación genética, lo cual disminuye la variabilidad genética de la población (Mendoza y Franco, 1998). A pesar de las ventajas adaptativas que le confieren a una especie de sotobosque la producción de tallos clonales, otros estudios han evidenciado que no actúa como la principal estrategia de propagación en varias especies de palmas (Mendoza y Franco, 1998; Souza, Martin y Bernacci., 2003; Arango, Duque y Muñoz., 2009). Para Svenning (2000), y a diferencia de lo esperado, los tallos clonales representan una estrategia de crecimiento y no de propagación o dispersión, donde se garantice e incremente la reproducción sexual de los individuos.

A nivel de género, el desarrollo de rebrotes aéreos sólo se ha reportado en *A. graminifolia*, siendo un sistema vegetativo poco común que puede tener utilidad en la propagación de especies de palmas de interés económico (Al-Mana, Ed-Hamady, Bacha y Abdelrahman, 1996). Así mismo, fue en el individuo más longevo que se observaron la mayor cantidad de este tipo de rebrotes. Aun así, no parece que exista una relación entre la producción de rebrotes aéreos y la edad del individuo, ya que también se observaron en individuos jóvenes. Lo anterior tendría implicaciones importantes, sobre todo en lo relacionado con la propagación y conservación de la especie.

5.2. Fenología reproductiva

Generalmente los estudios sobre fenología reproductiva en palmas analizan la sincronía de la floración y fructificación a nivel poblacional, mostrando que en algunas especies se presenta una alta sincronía (Castro et al., 2007). No obstante, también se ha observado que varias especies de palmas exhiben una floración asincrónica, en la que los individuos se van alternando en el tiempo para florecer (Núñez y Rojas, 2008; Rojas y Stiles, 2009; Cifuentes et al., 2013), lo que se ve reflejado en la producción constante de inflorescencias en la población. En cuanto a la producción de frutos, algunos estudios han encontrado que ésta fenofase resultó altamente sincrónica (Castro y Morellato, 2007; Cifuentes et al., 2013), especialmente en especies dioicas donde las inflorescencias femeninas solo aparecen en un periodo del año (De Steven et al., 1987). Al igual que otras especies del mismo género, *A. graminifolia* desarrolla sus estructuras reproductivas continuamente, de forma asincrónica a nivel poblacional. Lo anterior tiene como consecuencia la producción de flores y frutos a lo largo del año por diferentes individuos y/o tallos en la población. Dicho comportamiento fenológico, podría guardar relación con la estabilidad o poca variación en las condiciones ambientales del área de distribución (Borchsenius, 1993; Borchsenius y Bernal, 1996). Sin embargo, aunque la oferta de frutos fue continua, la producción observada fue muy baja así como se ha reportado en la mayoría de especies de *Aiphanes* de sotobosque, donde muchas flores pistiladas o frutos no logran desarrollarse completamente (Borchsenius y Bernal, 1996).

Así como en la mayoría de especies protandras, la xenogamia obligada podría considerarse el mecanismo de reproducción sexual empleado por *A. graminifolia*, al no coincidir antesis masculina y antesis femenina en el mismo individuo. Borchsenius (1993), encontró que *A.*

chiribogensis y *A. erinacea* también producen sus frutos como resultado de fecundación cruzada. Aun así, el mismo autor reporta la excepción de *A. eggersii*, donde el 10% de los individuos mostró antesis masculina y antesis femenina simultánea, favoreciendo la geitonogamia.

El presente estudio dejó en evidencia la baja proporción de individuos que florecen mensualmente y la poca variación o remplazo de los tallos que florecieron, ya que siempre los mismos tallos desarrollaron estructuras reproductivas. Por lo tanto, se podría considerar que para la mayoría de los individuos de la población de la especie, la reproducción vegetativa es fundamental como estrategia de propagación. Según De Steven et al (1987), especies que poco florecen dependen principalmente de la reproducción vegetativa, este es el caso de *Bactris major*, una especie con tallos múltiples o clonales. De acuerdo con lo anterior, podría considerarse adecuada la propagación vegetativa de *A. graminifolia* con fines de conservación; además, mediante un control de la polinización se podrían obtener frutos mediante fecundación cruzada, con el fin de propagar la especie aumentando su variabilidad genética.

Diversos estudios reiteran la relación entre las fenofases reproductivas con las variables climáticas, mostrando que la floración o producción de frutos surge como respuesta a ciertos niveles de precipitación o temperatura (Ibarra, 1992; Castro et al., 2007; Rojas y Stiles, 2009; Cifuentes et al, 2013). Así mismo, se ha encontrado que la floración ocurre en periodos de baja precipitación a diferencia del desarrollo de los frutos (Collazos y Mejía, 1988; Bernal y Ervik, 1996; Castro et al., 2007; Núñez y Rojas, 2008). La mayoría de estos resultados corresponden a estudios realizados en regiones donde la temperatura y precipitación varían notablemente. En este sentido, la falta de correlación encontrada entre las fenofases de *A. graminifolia* y la temperatura o precipitación podría explicarse por la homogeneidad de las condiciones climáticas

observada durante el estudio y por el pequeño número de individuos analizados, lo que conlleva un poder estadístico bajo comparado con estudios que utilizaron tamaños de muestras superiores. Sin embargo, algunos estudios también obtuvieron correlaciones negativas entre frutos maduros con temperatura y precipitación (Toro, 2014; Lara et al., 2017). Estos resultados indican que otros factores estarían incidiendo sobre la fenología reproductiva de esta especie. Variables microclimáticas, fisiológicas o incluso genéticas probablemente tienen un mayor efecto en la fenología de las palmas (Fenner, 1998; Williams y Meave, 2002).

5.3. Morfología y desarrollo reproductivo

La producción simultánea de varias inflorescencias en diferentes tallos ha sido observada en varias especies de palmas, incluyendo algunas especies del género *Aiphanes* (Borchsenius, 1993; Borchsenius y Bernal, 1996). La duración desde la aparición del primordio de la inflorescencia hasta la producción de los frutos varía entre las pocas especies de *Aiphanes* estudiadas hasta la fecha, siendo *A. chiribogensis* (Borchsenius, 1993) y *A. graminifolia* las especies con la floración de mayor duración, abriendo pocas flores diariamente. Pese a esta variación temporal, *A. graminifolia* presentó rasgos similares observados en especies del mismo género como la protandria, morfología y coloración de las flores, su disposición en las raquillas organizadas en triadas hacia la parte proximal y distal de las raquillas, con diadas y flores estaminadas solitarias hacia el ápice. Además, hubo un cambio de coloración en las flores estaminadas antes de iniciar su antesis, patrón observado en varias especies de *Aiphanes* (Borchsenius y Bernal, 1996). Por el contrario, aparentemente no se ha reportado la presencia de inflorescencias que muestren una coloración diferente (verdes y moradas) como las observadas en *A. graminifolia*. Esta variación fenotípica podría estar regulada genéticamente, o ser una consecuencia de los efectos directos de la intensidad de la luz captada en cada individuo de la población, o de la actividad de los

polinizadores (Beerling, y Perrins, 1993; Spaethe, Schmidt, Hickelsberger y Chittka., 2001; Wu, Streisfield, Nutter y Cross., 2013).

6. Conclusiones

La tasa de producción de hojas nuevas no está correlacionada con la altura, el diámetro ni el número de hojas desplegadas en cada tallo.

La fenología reproductiva de *A. graminifolia* es asincrónica ya que menos del 20% de la población floreció y fructificó mensualmente.

La fenología reproductiva no está correlacionada con la temperatura ni con la precipitación, lo que podría deberse a la poca variación en la temperatura y la precipitación a lo largo del año.

Desde la aparición del primordio de la inflorescencia hasta la producción de los frutos y su maduración transcurren entre cinco y seis meses.

A nivel de la reproducción sexual, la especie favorece la xenogamia vía protandria; sin embargo, la reproducción vegetativa a través de rebrotes mostró ser más eficiente para su propagación.

Tanto el desarrollo de inflorescencias discoloras como de rebrotes aéreos son procesos que merecen mayor atención para entender los patrones de reproducción de la especie y de las palmas en general.

Referencias bibliográficas

- Al-Mana, F. A., Ed-Hamady, M. A., Bacha, M. A., y Abdelrahman, A. O. (1996). Improving root development on ground and aerial date palm offshoots. *Principes*, 40(4), 179-181.
- Álvarez, B. L. G. (2012). *Fenología reproductiva de la palma Oenocarpus bataua (Arecaceae) en un bosque premontano* (Tesis Doctoral). Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Arango, D. A., Duque, Á. J., y Muñoz, E. (2010). Dinámica poblacional de la palma *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 58(1), 465-481.
- Asmussen, C. B. y Chase, M. W. (2001). Coding and noncoding plastid DNA in palm systematics. *American Journal of Botany*, 88(6), 1103-1117.
- Asmussen, C. B., Dransfield, J., Deickmann, V., Barfod, A. S., Pintaud, J. C. y Baker, W. J. (2006). A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151(1), 15-38.
- Baker, W. J., Savolainen, V., Asmussen, C. B., Chase, M. W., Dransfield, J., Forest, F., Harley, M. M., Uhl, N. W. y Wilkinson, M. (2009). Complete generic-level phylogenetic analyses of palms (Arecaceae) with comparisons of supertree and supermatrix approaches. *Systematic Biology*, 58(2), 240-256.

- Baker, W. J., Norup, M. V., Clarkson, J. J., Couvreur, T. L., Dowe, J. L., Lewis, C. E., Pintaud, J. C., Savolainen, V., Wilmot, T. y Chase, M. W. (2011). Phylogenetic relationships among arecoid palms (Arecaceae: Arecoideae). *Annals of Botany*, 108(8), 1417-1432.
- Baker, W. J. y Dransfield, J. (2016). Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2), 207-233.
- Balick, M. J y Beck, H. T. (1990). *Useful palms of the world: a synoptic bibliography. Biology and Resource Management Series*. New York: Columbia University Press.
- Barfod, A. S., Hagen, M. y Borchsenius, F. (2011). Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*, 108(8), 1503-1516.
- Beerling, D. J. y Perrins, J. M. (1993). *Impatiens glandulifera* Royle (*Impatiens roylei* Walp.). *Journal of Ecology*, 81(2), 367-382.
- Bencke, C. y Morellato, P. (2002). Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(3), 269-275.
- Bernal R. y Ervik, F. (1996). Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemanii* in Colombia: an adaptation to Staphylinid beetles. *Biotropica*, 28(4), 682-696.

- Bernal R. y Galeano, G. (2006). Endangerment of colombian palms (Arecaceae): change over 18 years. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151(1), 151-163.
- Bernal, R. y Borchsenius, F. (2010). Taxonomic novelties in *Aiphanes* (palmae) from Colombia and Venezuela. *Caldasia*, 32(1), 117-127.
- Bernal, R. y Galeano, G. (2013). *Cosechar sin destruir-Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas*. Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Bernal, R., Gradstein S. R., y Celis M. (2015). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Recuperado de <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>.
- Berry, E. J. y Gorchov, D. L. (2004). Reproductive biology of the dioecious understory palm *Chamaedorea radicalis* in a mexican cloud forest: pollination vector, flowering phenology and female fecundity. *Journal of Tropical Ecology*, 20(4), 369-376.
- Bertin, R. I. (1993). Incidence of monoecy and dichogamy in relation to self-fertilization in angiosperms. *American Journal of Botany*, 80(5), 557-560.

- Bertin, R. I. y Newman, C. M. (1993). Dichogamy in angiosperms. *The Botanical Review*, 59(2), 112-152.
- Borchsenius, F. (1993). Flowering biology and insect visitation of three Ecuadorean *Aiphanes* species. *Principes*, 37(3), 139-150.
- Borchsenius, F. y Bernal, R. (1996). *Aiphanes* (Palmae). *Flora Neotropica*, 70, 1-94.
- Borchsenius, F., Borgtoft, H. y Balslev, H. (1998). Manual to the palms of Ecuador. *AAU Reports*, 37, 1-217.
- Castro, E., Galetti, M. y Morellato, L. (2007). Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil, *Australian Journal of Botany*, 55(7), 725-735.
- Chase, M. W., Soltis, D. E., Soltis, P. S., P.J., R., Fay, M. F., Hahn, W. J., Sullivan, S., Joseph, J., Molvray, M., Kores, P. J., Givnish, T. J., Sytsma, K. J. y Pires, J. C. (2000). Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. En Wilson, K. L. y Morrison, D. A., (Eds.), *Systematics and evolution of monocots*. Collingwood (pp. 3-16). Victoria: CSIRO.
- Chase, M. W., Stevenson, D. W., Wilkin, P. y Rudall, P. J. (1995). Monocot systematics: a combined analysis. En Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F. y Humphries, C. J., (eds.),

Monocotyledons: systematics and evolution (pp. 685-730). Kew, UK, Richmond, Surrey: Royal Botanic Gardens.

Cifuentes, L., Moreno, F. y Arango, D. A. (2010). Fenología reproductiva y productividad de *Oenocarpus bataua* (Mart.) en bosques inundables del Chocó Biogeográfico. *Biota Neotropica*, 10(4), 101-109.

Cifuentes, L., Moreno, F. y Arango, D. A. (2013). Comportamiento fenológico de *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó biogeográfico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(2), 591-599.

Collazos, M. E. y Mejía, M. (1988). Fenología y poscosecha de mil pesos *Jessenia bataua* (Mart) Burret. *Acta Agronómica*, 38(1), 53-63.

Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la academia colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales*, 10, 221-268.

Dalrymple, N. K. y Fisher, J. B. (1994). The relationship between the number of expanded and developing leaves in shoot apices of palms. *American Journal of Botany*, 81(12), 1576-1581.

Dransfield, J., Uhl, N. W., Asmussen, C. B., Baker, W. J., Harley, M. M. y Lewis, C. E. (2008). *Genera Palmarum, the evolution and classification of palms* (2^a Ed.). Kew, UK: Kew Publishing, Royal Botanic Gardens.

- Dransfield, J., Ferguson, I. K. y Uhl, N. W. (1990). The coryphoid palms: patterns of variation and evolution. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 77(4), 802-815.
- Eiserhardt, W. L., Svenning, J. C., Kissling, W. D., y Balslev, H. (2011). Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany*, 108(8), 1391-1416.
- Eiserhardt, W. L., Pintaud, J. C., Asmussen-Lange, C., Hahn, W. J., Bernal, R., Balslev, H. y Borchsenius, F. (2011). Phylogeny and divergence times of Bactridinae (Arecaceae, Palmae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Taxon*, 60(2), 485-498.
- Fava, W. S., Da Silva, C. W. y Sigrist, M. R. (2011). *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. *Flora-Morphology, distribution, functional Ecology of Plants*, 206(6), 575-584.
- Fenner, M. (1998). The phenology of growth and reproduction in plants. Perspectives in Plant Ecology, *Evolution and Systematics*, 1(1), 78-91.
- Forero, D. C., Hormaza, P. y Romero, H. M. (2012). Phenological growth stages of african oil palm (*Elaeis guineensis*). *Annals of Applied Biology*, 160(1), 56-65.

- Fournier, L. A y Charpantier, C. (1975). El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba*, 25(1), 45-48.
- Galeano, G. y Bernal, R. (2002). New species and new records of Colombian palms. *Caldasia*, 24(2), 277-292.
- Galeano, G. y Bernal, R.(2005) *Palmas*. En Calderón, E., Galeano, G y García, N. (Eds.), Libro rojo de plantas de Colombia. Volumen 2: Palmas, frailejones y zamias (pp.54-224). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt-Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.
- Galeano, G. y Bernal, R. (2010). *Palmas de Colombia: guía de campo*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.
- Galeano, G., Bernal, R., Isaza, C., Navarro, J., García, N., Vallejo, M. I. y Torres, C. (2010). Evaluación de la sostenibilidad del manejo de palmas. *Ecología en Bolivia*, 45(3), 85-101.
- Govaerts, R y Dransfield, J. (2005). *World checklist of palms*. Kew, UK: Royal Botanic Gardens.
- Guerrero, O. N. (2015). *Comparación de visitantes florales y polinizadores de tres especies de palmas del género Syagrus (Arecaceae) endémicas y alopátricas de Colombia*. (Tesis de Pregrado). Universidad de la Salle, Bogotá.

- Henderson, A. (2002). *Evolution and ecology of palms*. New York: New York Botanical Garden Press.
- Henderson, A., Fischer, B., Scariot, A., Manoel, A., Whitaker, P. y Pardini, R. (2000). Flowering phenology of a palm community in a central Amazon forest. *Brittonia*, 52(2), 149-159.
- Henderson, A., Galeano, G., y Bernal, R. (1995). Field guide to the palms of the Americas. Princeton: Princeton University Press.
- Henderson, A. (1986). A review of pollination studies in the Palmae. *The Botanical Review*, 52(3), 221-259.
- Ibarra, M. G. (1992). Fenología de las palmas de una selva cálida húmeda de México. *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines*, 21(2), 669-683.
- Inkrot, D., Sattler, D., Geyer, C. y Morawetz, W. (2007). Flowering and fruiting phenology of *Normanbya normanbyi* (W. Hill) L. H. Bailey (Arecaceae), a palm endemic to the lowland tropical rainforest of north-eastern Australia. *Austral Ecology*, 32(1), 21-28.
- Johnson, D. (2011). *Non wood forest products. Tropical Palms*. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.

- Kidyoo, A. M. y McKey, D. (2012). Flowering phenology and mimicry of the rattan *Calamus castaneus* (Arecaceae) in southern Thailand. *Botany*, 90(9), 856-865.
- Lara, C. E., Díez, M. C., Restrepo, Z., Núñez, L. A. y Moreno, F. (2017). Flowering phenology and flower visitors of the macana palm *Wettinia kalbreyeri* (Arecaceae) in an andean montane forest. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(1), 106-112.
- Lewis, C. E. y Doyle, J. J. (2002). A phylogenetic analysis of tribe Areceae (Arecaceae) using two low-copy nuclear genes. *Plant Systematics and Evolution*, 236(1), 1-17.
- Linares, E. L. y Rivera, D. O. (2015). La Meseta: área de conservación San José de Suaita, Suaita, Santander. Mini-guías de Campo del Instituto de Ciencias Naturales No. 21. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.
- Listabarth, C. (1992). A survey of pollination strategies in the Bactridinae (Palmae). *Bulletin de L'Institut Francais d'Etudes Andines*, 21(2), 699-714.
- Mantovani, M., Ruschel, A. R., Sedrez Dos Reis, M; Puchalski, A. y Nodari, R. O. (2003). Fenología reproductiva de espécies arbóreas em uma formacao secundária da floresta atlântica. *Revista Árvore*, 27(4), 451-458.
- Martén, S. y Quesada, M. (2001). Phenology, sexual expression, and reproductive success of the rare neotropical palm *Geonoma epetiolata*. *Biotropica*, 33(4), 596-605.

- Mendoza, A. y Franco, M. (1998). Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *American Journal of Botany*, 85(4), 521-521.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. (2015). Plan de conservación, manejo y uso sostenible de las palmas de Colombia. Textos: Galeano, G., Bernal R., Figueroa, Y. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Moore, H. E. (1973). The major groups of palms and their distribution. *Gentes Herbarum*, 11(2), 27-141.
- Moore, H. E. y Uhl, N. W. (1982). Major trends of evolution in palms. *The Botanical Review*, 48(1), 1-69.
- Morellato, L. P. C., Camargo, M. G. G. y Gressler, E. (2013). A review of plant phenology in *South and Central America*. En McEwan, R. W. y McCarthy, B. C (Eds.), *Phenology: An Integrative Environmental Science* (pp. 91-113). Netherlands: Springer.
- Moreno, L. y Romero, H. (2015). Phenology of the reproductive development of *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortes. *Agronomía Colombiana*, 33(1), 36-42.

- Nadot, S., Alapetite, E., Baker, W. J., Tregear, J. W. y Barfod, A. S. (2016). The palm family (Arecaceae): a microcosm of sexual system evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2), 376-388.
- Nazareno, A. y Dos Reis, M. (2012). Linking phenology to mating system: exploring the reproductive biology of the threatened palm species *Butia eriospatha*. *Journal of Heredity*, 103(6), 842-852.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W. y Baker, H. G. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26(2), 141-159.
- Núñez, L. A. y Rojas R. R. (2008). Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma mil pesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia*, 30(1), 101-125.
- Núñez L. A. y Carreño, J. (2013). *Biología reproductiva de Mauritia flexuosa en Casanare, Orinoquia colombiana* En Lasso, C. A., A. Rial y González, V (Eds.), Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y pesqueros Continentales de Colombia VII: Morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela) (pp. 119-150). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

- Núñez, L. A. (2014). *Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica* (Tesis Doctoral). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Olivares, I. y Galeano, G. (2013). Leaf and inflorescence production of the wine palm (*Attalea butyracea*) in the dry Magdalena River Valley, Colombia. *Caldasia*, 35(1), 37-48.
- Oliveira, M.S.P., De Couturier, G. y Beserra, P. (2003). Biología da polinização da palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 17(3), 343–353.
- Otero, A. A. y Oyama, K. (2001). Reproductive phenology, seed-set and pollination in *Chamaedorea alternans*, an understory dioecious palm in a rain forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 17(5), 745-754.
- Palmweb. (2016). *Palmweb: Palms of the World Online*. Kew, UK: Royal Botanic Gardens. Recuperado de <http://palmweb.org/>
- Ratsirarson, J. y Silander, J. (1996). Reproductive biology of the threatened Madagascar triangle palm: *Neodypsis decaryi* Jumelle. *Biotropica*, 28(4), 737-745.
- Rich, P. M., Holbrook, N. M. y Luttinger, N. (1995). Leaf development and crown geometry of two Iriarteoid palms. *American Journal of Botany*, 82(3), 328-336.

- Rojas, R. R. y Stiles, F. G. (2009). Analysis of a supra-annual cycle: reproductive phenology of the palm *Oenocarpus bataua* in a forest of the Colombian Andes. *Journal of Tropical Ecology*, 25(1), 41-51.
- Scariot, A.O., Lleras, E. y Hay, J.D. (1991). Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*, 23(1), 12-22.
- Siefke, R. y Bernal, R. (2004). Floral biology and insect visitors of the understory palm *Synechanthus warscewiczianus* at the Pacific coast of Colombia. *Palms*, 48(1), 33-41.
- Souza, A. F., Martins, F. R., y Bernacci, L. C. (2003). Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany*, 81(2), 101-112.
- De Steven, D., Windsor, D., Putz, F. y Leon, B. (1987). Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*, 19(4), 342-356.
- Svenning, J. C. (2000). Growth strategies of clonal palms (Arecaceae) in a neotropical rainforest, Yasuni, Ecuador. *Australian Journal of Botany*, 48(2), 167-178.

- Svenning, J. C. (2001). On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*, 67(1), 1-53.
- Tomlinson, P. (1990). *The structural biology of palms*. New York: Oxford University Press.
- Tomlinson, P. (2006). The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151(1), 5-14.
- Tomlinson, P. y Huggett, B. (2012). Cell longevity and sustained primary growth in palm stems. *American journal of botany*, 99(12), 1891-1902.
- Spaethe, J., Schmidt, A., Hickelsberger, A., y Chittka, L. L. (2001). *Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision*. En Thomson, J. D. y Chittka, L. L. (Eds.), *Cognitive ecology of pollination: animal behavior and floral evolution*. (pp.106-126). England: Cambridge University Press.
- Team, R. (2015). *RStudio: integrated development for R*. Boston: RStudio, Inc., MA.
- Toro, V. E. (2014). *Fenología y producción de frutos de Mauritia flexuosa L. f. en cananguchales del sur de la Amazonia Colombia* (Tesis Doctoral) Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

- Tunaroza, B. N. (2015). *Biología reproductiva y ecología de la polinización de dos especies de Geonoma (Arecaceae) en la Amazonia colombiana* (Tesis de Pregrado). Universidad de la Salle, Bogotá.
- Uhl, N. W. (1988). *Floral organogenesis in palms*. En Leins, P., Tucker, S. C., y Endress, P. K (Eds.), *Aspects of floral development* (pp. 25-44). Berlin, Stuttgart: J. Cramer.
- Uhl, N. W. y Dransfield, J. (1984). *Development of the inflorescence, androecium and gynoecium with reference to palms*. En White, R. A., y Dickison, W. C (Eds.), *Contemporary problems in plant anatomy* (pp. 397-449). New York: Academic Press.
- Uhl, N. W. (1976). *Developmental studies in Ptychosperma (Palmae). The inflorescence and the flower cluster*. *American Journal of Botany*, 63(1), 82-96.
- Valencia, D. J. (2014). *Las orquídeas de san José de Suaita (Santander, Colombia)*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, facultad de ciencias, instituto de ciencias naturales.
- Vásquez, L. y Esteban, C. (2011). *Fenología reproductiva y demografía de la palma *Wettinia kalbreyeri* (Burret) R. Bernal en un bosque altoandino de Colombia* (Tesis Doctoral). Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

Williams-Linera, G. y J. Meave. 2002. *Patrones fenológicos*. En Guariguata, M. y G. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 407-431). Libro universitario regional de Costa Rica.

Wu, C. A., Streisfeld, M. A., Nutter, L. I. y Cross, K. A. (2013). The genetic basis of a rare flower color polymorphism in *Mimulus lewisii* provides insight into the repeatability of evolution. *PloS one*, 8(12). Recuperado de <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081173>.

Apéndices

Apéndice A. Valores promedio de la precipitación (mm) en los últimos 10 años desde marzo hasta diciembre, obtenidos de la estación Suaita.

Mes	marzo	abril	Mayo	junio	julio	Agosto	septiembre	octubre	noviembre	diciembre
precipitación total	209	271	273	224	228	220	248	277	204	124

Apéndice B. Valores promedio de la temperatura media mensual de los últimos 10 años desde Marzo hasta Diciembre, obtenidos de la estación La Laja.

Mes	marzo	abril	Mayo	junio	julio	agosto	septiembre	octubre	noviembre	diciembre
temperatura media	19	19	19	19	19	17	19	19	19	17

Apéndice C. Valores obtenidos para las variables de fenología vegetativa: altura, diámetro a la altura del pecho (DAP), número y producción de hojas. La variable producción de hojas se registró mensualmente. NA corresponde a tallos muertos.

Individuo/tallo	altura (cm)	DAP(cm)	Número hojas	producción hojas
1/1	90	2.2	6	2
1/2	380	2.2	5	3
2/1	70	1.9	4	3
2/2	130	2.2	5	3
2/3	230	2.2	5	2
3/1	370	1.9	5	3
3/2	340	2.2	4	3
3/3	70	2.5	4	3
3/4	160	2.5	5	3
3/5	120	2.5	4	3
4/1	70	2.2	2	3
4/2	100	1.9	4	3
4/3	320	NA	2	NA
4/4	434	NA	4	NA
5/1	216	1.9	5	3
6/1	162	1.3	7	3
7/1	140	1.5	6	3
7/2	310	2.2	1	3
8/1	450	2.2	8	3

8/2	185	1.5	1	2
8/3	143	1.5	4	2
8/4	186	2.2	5	2
9/1	54	1.9	4	3
10/1	420	1.9	5	2
10/2	84	1.5	5	2
11/1	125	1.3	6	2
11/2	316	1.9	7	3
11/3	490	1.9	4	2
11/4	180	1.5	6	3
11/5	490	2.2	6	3
11/6	666	2.2	4	3
11/7	390	1.5	5	3
11/8	600	1.9	6	3
11/9	530	1.9	3	3
11/10	65	1.9	5	3
12/1	246	1.5	6	3
12/2	50	1.3	5	3
13/1	600	2.2	3	3
13/2	430	1.9	5	2
13/3	420	1.9	7	3
13/4	166	1.9	4	2
13/5	87	2.2	6	3
13/6	80	1.5	5	3
14/1	260	1.9	7	2
14/2	106	1.9	10	3
14/3	110	1.9	6	3
15/1	180	1.9	5	3
15/2	244	1.9	3	3
15/3	234	1.9	3	2
15/4	247	2.2	7	3
15/5	150	1.9	6	2
15/6	137	1.9	4	3
16/1	370	2.2	6	3
16/2	540	2.5	4	3
16/3	193	1.5	4	4
16/4	53	1.5	2	3
17/1	20	1.9	6	3
17/2	200	1.9	3	2
17/3	8	NA	4	2
17/4	90	1.5	4	3

17/5	315	1.5	6	3
18/1	140	1.9	4	3
18/2	348	1.9	7	3

Apéndice D. Valores promedio y error estándar de las variables de fenología vegetativa y reproductiva de una población de *Aiphanes graminifolia* en Suaita, Santander, Colombia.

Variable	Media	error estándar
altura	2.4	20.6441
DAP	1.9	0.03934289
número de hojas	4.8	0.2055797
producción de hojas	2.6	0.06572322
Perfil	11.4	1.159815
bráctea pedúncular	35.9	3.321261
Pedúnculo	32.0	3.293704
Raquis	13.9	1.164229
número de raquillas	7.8	1.32645
longitud raquilla apical	8.3	0.4487471
longitud raquilla basal	12.3	0.5059422

Apéndice E Número de inflorescencias observadas en cada tallo durante los nueve meses de muestreo.

Individuo/tallo	Número de inflorescencias
1/1	0
½	0
2/1	0
2/2	3
2/3	1
3/1	1
3/2	0
3/3	0
¾	0
3/5	0
4/1	0
4/2	0
4/3	0
4/4	0
5/1	0
6/1	0

7/1	0
7/2	0
8/1	0
8/2	0
8/3	0
8/4	0
9/1	0
10/1	0
10/2	0
11/1	0
11/2	0
11/3	0
11/4	0
11/5	1
11/6	0
11/7	1
11/8	0
11/9	1
11/10	0
12/1	0
12/2	0
13/1	0
13/2	0
13/3	0
13/4	0
13/5	0
13/6	0
14/1	1
14/2	0
14/3	0
15/1	1
15/2	1
15/3	0
15/4	2
15/5	0
15/6	0
16/1	2
16/2	0
16/3	0
16/4	0
17/1	0

17/2	0
17/3	0
17/4	0
17/5	0
18/1	0
18/2	2

Apéndice F. Número de rebrotes registrados mensualmente en cada uno de los individuos, teniendo en cuenta los rebrotes del mes anterior.

individuo	Marzo	mayo	junio	Julio	septiembre	octubre	noviembre	diciembre
1	0	0	0	0	0	0	0	0
2	8	10	11	9	8	8	9	9
3	4	4	4	4	4	5	4	5
4	3	4	4	4	3	3	3	4
5	3	3	3	3	3	2	3	3
6	3	3	3	3	3	3	3	3
7	2	2	2	2	2	3	3	3
8	2	2	2	2	2	2	2	2
9	2	2	2	2	2	2	2	2
10	2	2	2	3	3	2	2	3
11	3	3	4	4	4	5	4	5
12	1	1	1	1	0	0	0	1
13	0	0	0	1	0	0	0	0
14	1	1	2	2	2	2	2	2
15	1	1	1	1	1	0	0	1
16	3	4	4	3	4	4	4	4
17	0	0	0	0	2	2	2	2
18	0	0	0	5	4	5	5	5

Apéndice G. Número total de rebrotes aéreos registrados en algunos tallos de la población.

individuo/tallo	número de rebrotes aéreos	Altura a la que se produjo el rebrote (m)
5/1	4	1.86
7/2	2	1.45
8/2	2	1.60
10/2	6	0.55
11/3	2	4.0

11/4	5	1.30
11/5	2	4.70
11/8	1	5.60
12/1	1	1.85
18/1	4	1.05
