

Catálogo y morfología de las especies de la tribu Cocoseae (Arecaceae: Arecoideae) en el  
Departamento de Santander, Colombia.

Eder Zaíd Cárcamo López

Trabajo de Grado para Optar el título de Biólogo

Director

Andrés Felipe Castaño G.

Dr. en biología vegetal

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2019

**Dedicatoria**

*Dedicado a mi madre Virginia López Rubio, desde el principio ha creído en mí, me ha prestado su apoyo absoluto e incondicional en las decisiones que he encaminado y que me han forjado como persona y ahora como profesional.*

### **Agradecimientos**

En primer lugar, a mi madre Virginia y a mis hermanos Eder Yesid y Zaida, por su acompañamiento y apoyo incondicional. A mi abuela Delia, mamá Alcira y papá Arnoldo por enseñarme de la vida y sus andares, nunca los olvidaré. A mis tías y tíos que han sido para mí padres y madres.

Agradecimientos sinceros al profesor Andrés Felipe Castaño por presentarme esta oportunidad, por sus múltiples enseñanzas y porque en este camino siempre estuvo dispuesto ante mis dudas.

A Yuliany Guillin, porque en este camino nunca estuve solo gracias a su inmejorable ser.

**Tabla de Contenido**

1. Objetivos.....	17
1.1 Objetivo General.....	17
1.2 Objetivos Específicos.....	17
2. Marco teórico.....	18
2.1 Familia Arecaceae.....	18
2.2 Subfamilia Arecoideae.....	20
2.3 Tribu Cocoseae.....	20
2.4 Subtribu Attaleinae.....	21
2.5 Subtribu Bactridinae.....	22
2.6 Subtribu Elaeidinae.....	22
3. Materiales y métodos.....	23
3.1 Área de estudio.....	23
3.2 Colección y herborización.....	26
3.3 Análisis y caracterización morfológica.....	27
4. Resultados.....	28
4.1 Riqueza de especies.....	28
4.1.1 Distribución y hábitat.....	29
4.2 Taxonomía.....	30
4.2.1 Clave para identificar los géneros.....	30
4.2.2 <i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Mart.....	31
4.2.3 Género <i>Aiphanes</i> Willd.....	33
4.2.4 Género <i>Astrocaryum</i> G. Mey.....	49
4.2.5 Género <i>Bactris</i> Jacq. ex Scop.....	54
4.2.6 <i>Desmoncus myriacanthos</i> Dugand.....	63
4.2.7 Género <i>Attalea</i> Kunth.....	65
4.2.8 <i>Cocos nucifera</i> L.....	72
4.2.9 <i>Elaeis oleífera</i> (Kunth) Cortés.....	72

5.	Discusión .....	73
5.1	Riqueza de especies .....	73
5.2	Distribución y hábitat .....	75
5.3	Morfología y selección de caracteres diagnósticos .....	77
5.3.1	Subtribu Attaleinae.....	79
5.3.1.1	Género <i>Attalea</i> Kunth .....	79
5.3.1.2	Género <i>Cocos</i> L. ....	80
5.3.2	Subtribu Bactridinae.....	80
5.3.2.1	<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Mart.....	80
5.3.2.2	Género <i>Aiphanes</i> Willd.....	80
5.3.2.3	Género <i>Astrocaryum</i> G. Mey.....	82
5.3.2.4	Género <i>Bactris</i> Jacq. ex Scop. ....	83
5.3.2.5	<i>Desmoncus myriacanthos</i> Dugand.....	84
5.3.3	Subtribu Elaeidinae .....	85
5.3.3.1	<i>Elaeis oleifera</i> (Kunth) Cortés .....	85
6.	Conclusiones.....	85
	Referencias bibliográficas .....	86

**Lista de Tablas**

Tabla 1. *Localidades visitadas durante el muestreo*.....25

Tabla 2. *Riqueza de especies de la tribu Cocoseae en el departamento de Santander*.....28

### Lista de Figuras

Figura 1. Mapa altitudinal del departamento de Santander con las localidades muestreadas..	26
Figura 2. <i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Mart.....	33
Figura 3. <i>Aiphanes concinna</i> H.E. Moore: Morfología <i>in situ</i> .....	38
Figura 4. <i>Aiphanes graminifolia</i> Galeano & R. Bernal: Morfología <i>in situ</i> .....	40
Figura 5. <i>Aiphanes graminifolia</i> Galeano & R. Bernal: Morfología floral.....	40
Figura 6. <i>Aiphanes hirsuta</i> Burret: Morfología <i>in situ</i> .....	41
Figura 7. <i>Aiphanes horrida</i> (Jacq.) Burret: Morfología <i>in situ</i> .....	42
Figura 8. <i>Aiphanes killipii</i> (Burret) Burret: Morfología reproductiva <i>in situ</i> .....	44
Figura 9. <i>Aiphanes killipii</i> (Burret) Burret: Morfología de la flor pistilada.....	44
Figura 10. <i>Aiphanes killipii</i> (Burret) Burret: Morfología de la flor estaminada.....	45
Figura 11. <i>Aiphanes lindeniana</i> (H.Wendl.) H.Wendl: Morfología vegetativa <i>in situ</i> .....	46
Figura 12. <i>Aiphanes lindeniana</i> (H.Wendl.) H.Wendl: Morfología floral.....	47
Figura 13. <i>Aiphanes suaita</i> R. Bernal, Sanin & Castaño: Morfología <i>in situ</i> .....	48
Figura 14. <i>Aiphanes suaita</i> R. Bernal, Sanin & Castaño: Morfología floral.....	49
Figura 15. <i>Astrocaryum malybo</i> H. Karst: Morfología <i>in situ</i> .....	51
Figura 16. <i>Astrocaryum triandrum</i> Galeano et al.: Morfología <i>in situ</i> .....	53
Figura 17. <i>Bactris brongniartii</i> Mart.: Morfología vegetativa.....	56
Figura 18. <i>Bactris gasipaes</i> Kunth: Morfología vegetativa.....	58
Figura 19. <i>Bactris maraja</i> Mart.: Morfología <i>in situ</i> .....	59
Figura 20. <i>Bactris pilosa</i> H. Karst.: Morfología <i>in situ</i> .....	60
Figura 21. <i>Bactris setulosa</i> H. Karst.: Morfología vegetativa y reproductiva <i>in situ</i> .....	62
Figura 22. <i>Bactris setulosa</i> H. Karst.: Morfología floral.....	62

Figura 23. *Desmoncus myriacanthos* Dugand. Región apical del raquis foliar.....63

Figura 24. *Attalea butyracea* (L.f.) Wess.Boer: Morfología *in situ*.....66

Figura 25. *Attalea butyracea* (L.f.) Wess.Boer: Morfología de la flor pistilada.....67

Figura 26. *Attalea cohune* Mart.: Morfología *in situ*.....68

Figura 27. *Attalea nucifera* H. Karst: Morfología *in situ*.....69

Figura 28. *Attalea nucifera* H. Karst: Morfología de la flor pistilada.....70

### **Lista de Apéndices**

Apéndice A. Protocolo de descripción

Apéndice B. Lista de especímenes estudiados

Apéndice C. Riqueza de especies y colecciones totales para el departamento de Santander.

Nota: Los apéndices están adjuntos en el CD y puede visualizarlos en base de datos de la biblioteca

UIS.

### Resumen

**TÍTULO:** CATÁLOGO Y MORFOLOGÍA DE LAS ESPECIES DE LA TRIBU COCOSEAE (ARECACEAE: ARECOIDEAE) EN EL DEPARTAMENTO DE SANTANDER, COLOMBIA\*.

**AUTOR:** EDER ZAÍD CÁRCAMO LÓPEZ\*\*

**PALABRAS CLAVE:** MORFOLOGÍA, ÓRGANOS FLORALES, MICROGRAFÍA, ARECACEAE, COCOSEAE, SANTANDER.

### DESCRIPCIÓN:

Con aproximadamente 106 especies en el territorio nacional, la tribu Cocoseae representa más de la tercera parte de la diversidad de palmas del país. Además, es uno de los grupos de palmas más importante a nivel económico y ecológico. No obstante, dada la alta diversidad y variabilidad morfológica al interior de la tribu, y el hecho de que sean plantas difíciles de herborizar, sus especies están pobremente representadas en herbarios, lo que ha incrementado la complejidad taxonómica del grupo. Por ende, algunos aspectos de importancia como la morfología floral, la diversidad y distribución de las especies han sido escasamente explorados. Así, durante el presente estudio se recolectaron especímenes completos y se fijaron flores en líquido de las especies de la tribu Cocoseae distribuidas naturalmente en el departamento de Santander. La morfología floral se estudió a partir de imágenes de alta resolución (SEM), mientras que los especímenes se estudiaron y compararon con las colecciones de referencia en los herbarios COL, HUA, JAUM y UIS. Se caracterizaron 21 especies pertenecientes a ocho géneros. El género *Aiphanes* junto al género *Bactris* representaron la mayor riqueza con siete y cinco especies respectivamente, seguidos por los géneros *Attalea* y *Astrocaryum*. Los géneros *Acrocomia*, *Cocos*, *Desmoncus* y *Elaeis* se encontraron representados por una única especie. Se describen caracteres morfológicos de importancia taxonómica para la tribu Cocoseae, tales como los estambres, el anillo estaminodial, el pistilodio y el gineceo. Además, se registró un incremento en la riqueza de especies para el departamento de Santander. A partir del estudio aquí presentado se consolidó la colección de referencia para la tribu en Santander. Por último, se recomienda iniciar planes de conservación, estudios en ecología, fenología y genética de las especies *Aiphanes graminifolia* Galeano & R. Bernal, *Aiphanes killipii* (Burret) Burret y *Aiphanes suaita* R. Bernal, Sanín & Castaño, las cuales son endémicas del departamento y se encuentran en peligro de extinción.

---

\*Trabajo de grado

\*\* Escuela de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Industrial de Santander.  
Director Andrés Felipe Castaño, PhD.

**Abstract**

**TITLE:** CATALOG AND MORPHOLOGY OF THE SPECIES OF THE TRIBE COCOSEAE (ARECACEAE: ARECOIDEAE) IN THE DEPARTMENT OF SANTANDER, COLOMBIA \*.

**AUTHOR:** EDER ZAÍD CÁRCAMO LÓPEZ\*\*

**KEYWORDS:** MORPHOLOGY, FLORAL ORGANS, MICROGRAPHY, ARECACEAE, COCOSEAE, SANTANDER.

**DESCRIPTION:**

With approximately 106 species in the national territory, the tribe Cocoseae represents more than a third of the country's palm diversity. Besides, it is one of the most important palm groups at an economic and ecological level. However, given the high diversity and morphological variability within the tribe, and the fact that they are difficult plants to herbalize, their species are poorly represented in herbariums, which has increased the taxonomic complexity of the group. Therefore, some important aspects such as floral morphology, diversity, and distribution of species have been scarcely explored. Thus, during the present study, complete specimens were collected and flowers were fixed in the liquid from the species of the tribe Cocoseae distributed naturally in the department of Santander. Floral morphology was studied from high-resolution images (SEM), while specimens were studied and compared with the reference collections in the COL, HUA, JAUM and UIS herbariums. 21 species belonging to eight genera were characterized. The genus *Aiphanes* together with the genus *Bactris* represented the greatest wealth with seven and five species respectively, followed by the genera *Attalea* and *Astrocaryum*. The genera *Acrocomia*, *Cocos*, *Desmoncus* and *Elaeis* were represented by a single species. Morphological characters of taxonomic importance for the Cocoseae tribe are described, such as stamens, staminodial ring, pistilodium and gynoeceum. Also, there was an increase in species richness for the department of Santander. From the study presented here the reference collection for the tribe in Santander was consolidated. Finally, it is recommended to start conservation plans, studies in ecology, phenology, and genetics of the species *Aiphanes graminifolia* Galeano & R. Bernal, *Aiphanes killipii* (Burret) Burret and *Aiphanes suaita* R. Bernal, Sanín & Castaño, which are endemic to the department and are in danger of extinction.

---

\*Trabajo de grado

\*\* Escuela de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Industrial de Santander.

Director Andrés Felipe Castaño, PhD.

## Introducción

La familia Arecaceae (Palmae) contiene 181 géneros y 2600 especies (Baker & Dransfield, 2016; Dransfield et al., 2005, 2008), confinadas casi exclusivamente a los trópicos. Las palmas son difícilmente confundibles con otras plantas, y representan asociaciones permanentes a la mayoría de los ecosistemas tropicales. Colombia es uno de los países con mayor diversidad de palmas en todo el mundo, y junto con Brasil, el más diverso en el hemisferio occidental, con 45 géneros y 253 especies (Bernal, Gradstein, & Celis, 2015). Las palmas crecen en todo el territorio colombiano, desde las costas hasta las altas montañas, y desde las zonas áridas de la Guajira hasta las selvas lluviosas de Chocó y Amazonas (Galeano & Bernal, 2010).

Dentro de la familia de las palmas, se encuentra concertada la subfamilia Arecoideae, de distribución pantropical y representada con el mayor número de especies entre las cinco subfamilias. Así mismo, ubicada como la tribu más diversa y útil de la subfamilia Arecoideae en el país, se encuentra la tribu Cocoseae, compuesta por nueve de los géneros endémicos neotropicales, el género *Elaeis* compartido con África y la especie *Cocos nucifera*, conformando una riqueza parcial de 106 especies (Bernal & Borchsenius, 2010; Dransfield et al., 2008).

la tribu Cocoseae se constituye, como uno de los grupos de plantas más útiles a nivel mundial (Balick & Beck, 1990; Johnson, 2011). La diversidad de productos que se pueden obtener a partir estas es impresionante (Johnson, 2011); lo que se evidencia en países como Colombia, con una importancia más acentuada en zonas rurales y selváticas, donde las palmas proveen al hombre un sinnúmero de bienes para su uso y consumo (Galeano & Bernal, 2005; Ledezma & Galeano, 2014).

A pesar de la importancia de las palmas en la flora colombiana, de su utilidad para los habitantes rurales, su enorme potencial económico inexplorado y de su papel en los ecosistemas, las palmas de Colombia permanecieron poco conocidas hasta hace apenas unos años (Galeano & Bernal, 2010). Lo anterior se explica por la dificultad que representa el estudio detallado de estas plantas y a las colecciones tan fragmentarias que se encuentran en la mayoría de los herbarios. Solo recientemente se cuenta con una guía para la identificación de las especies colombianas en el campo (Galeano & Bernal, 2010) y el catálogo de plantas de Colombia (Bernal et al., 2015). De esta manera, los estudios detallados que aúnan la diversidad, taxonomía, morfología, conservación y distribución regional de las especies de la tribu son exiguos y en algunas especies inexplorados (Bernal & Borchsenius, 1996; Galeano & Bernal, 2002).

Fundado en 1978, el herbario de La Universidad Industrial de Santander tiene como objeto el estudio de la flora del departamento y el país; no solo para inventariar las plantas distribuidas en la región, sino para constituirse en una referencia para su conservación y aprovechamiento científico y cultural, entre otros fines (Acuerdo 075 de 1978, UIS). No obstante, a pesar de la importancia de la tribu Cocoseae, su alta diversidad y su endemismo en Santander, las especies de esta tribu están pobremente representadas en el Herbario (UIS). No existen inventarios en la región, y los registros que se tienen están basados en especímenes depositados en otros herbarios nacionales e internacionales (Bernal et al., 2015; Galeano & Bernal, 2010; Galeano, Bernal, & Henderson, 1995). De este modo, el conocimiento detallado de las especies presentes en el departamento en aspectos como su morfología floral detallada, conservación y distribución regional, ha permanecido evasivo.

Así, el presente trabajo busca determinar la riqueza de la tribu Cocoseae en el departamento de Santander, basado en observaciones detalladas y descripciones rigurosas de la morfología y hábitat de las especies colectadas *in situ* y posteriormente mediante técnicas de laboratorio.

De esta manera se actualizará la colección de referencia de las especies de palmeras pertenecientes a la tribu Cocoseae presentes en Santander, respaldada por colecciones completas de especímenes registrados en el Herbario de la universidad (UIS); lo que simultáneamente será la base para adelantar estudios detallados en una gran variedad de aspectos que permitan el aprovechamiento sostenible y conservación de las palmas de Santander y Colombia.

## **1. Objetivos**

### **1.1 Objetivo General**

Contribuir al conocimiento de las especies de palmeras pertenecientes a la tribu Cocoseae (Arecaceae, Arecoideae) distribuidas naturalmente en el departamento de Santander, por medio del estudio detallado de su distribución y morfología en el campo y el laboratorio.

### **1.2 Objetivos Específicos**

- Determinar la riqueza de especies de palmas pertenecientes a la tribu Cocoseae (Arecaceae, Arecoideae) en Santander.
- Describir la morfología vegetativa y reproductiva de los especímenes encontrados.
- Establecer la colección de referencia de la tribu Cocoseae (Arecaceae, Arecoideae) para Santander en el Herbario UIS.

## 2. Marco Teórico

### 2.1 Familia Arecaceae

Las palmas se distribuyen en regiones tropicales y subtropicales a nivel mundial (Dransfield et al., 2008). Pertenecen al grupo de las monocotiledóneas y son consideradas como una de las familias de angiospermas más antiguas existentes en la Tierra, con un abundante registro fósil (Janssen & Bremer, 2004; Sannier, 2006). Esta familia es muy importante debido a la gran diversidad de sus especies, su presencia en una amplia gama de hábitats, entre los cuales representa un recurso clave para polinizadores y frugívoros, además de proporcionar a las personas alimento, materiales de construcción, fibras, combustible, medicina y ornamentación (Bernal & Ervik, 1996; Johnson, 2011; Ledezma & Galeano, 2014).

De acuerdo con estudios morfológicos y moleculares, la familia constituye un grupo monofilético bien soportado (Asmussen et al., 2006; Baker et al., 2009; Baker & Dransfield, 2016; Dransfield et al., 2005, 2008).

No obstante, la familia de las palmeras y sus cinco subfamilias (Arecoideae, Calamoideae, Ceroxyloideae, Coryphoideae y Nypoideae) muestran patrones espaciales distintos de riqueza de especies (Eiserhardt et al., 2011). Lo cual las convierte en foco de interés para modelar, analizar y estudiar lo que impulsa su alta diversidad tropical y su notable variación geográfica (Bjorholm, Svenning, Skov, & Balslev, 2005; Svenning, Normand, & Kageyama, 2008).

Las palmas son de las pocas familias de plantas fácilmente reconocible por la mayoría de la población humana, generalmente por el aspecto que poseen y por su persistencia en los ecosistemas tropicales que han sido de una u otra manera centros de actividad antrópica. Estas características morfológicas, se basan principalmente en el reconocimiento de la especie *Cocos*

*nucifera* (Galeano & Bernal, 2010); sin embargo, las palmas presentan un sinnúmero de diversidades morfológicas denotadas por las más de 2360 especies que componen la familia (Baker & Dransfield, 2016; Dransfield et al., 2008; Galeano & Bernal, 2010). La variación en las palmas comienza desde su raíz, que puede ser completamente subterránea, adventicias o en zancos. El tallo o estípote es generalmente aéreo, erguido, postrado o trepador, sin embargo, algunas especies poseen tallos completamente subterráneos, los tallos pueden ser grandes y masivos, de 50 m de alto y 60 cm de diámetro o pequeños y endebles de 2 m altura y 2.5 cm de diámetro o menos, generalmente en el tallo es posible apreciar las cicatrices foliares como anillos. La vaina foliar es el eje que une el tallo al peciolo, y es extremadamente variable, puede ser corta, abierta y más amplia hacia la base o larga y cerrada formando un pseudoestípote o capitel, las abiertas pueden tener bordes con tejidos fibrosos o enteros. El peciolo constituye la transición de la vaina hacia la lámina de la hoja, por lo cual puede ser notable o incluso imperceptible. La lámina es uno de los componentes más representativos de las palmas, la lámina de la hoja tiene cuatro denominaciones según su morfología, pueden ser simples, pinnadas, palmeadas o costapalmeadas. Aunado a ello, un gran número de especies poseen espinas de variadas formas y tamaños, están presentes parcial o totalmente en los componentes de la planta (Dransfield et al., 2008; Galeano & Bernal, 2010; Henderson et al., 1995).

En cuanto la morfología reproductiva, las Arecáceas son generalmente pleonantas, con flores unisexuales o hermafroditas, dioicas o monoicas. El carácter diagnóstico es la presencia de flores estaminadas reducidas, con tres pétalos y tres sépalos, tres o más estambres y generalmente con un pistilodio. Así mismo las flores pistiladas se componen de tres pétalos y tres sépalos, el gineceo es trilobulado y generalmente asociado a un tubo estaminodial o estaminodios (Dransfield et al., 2008).

## 2.2 Subfamilia Arecoideae

La subfamilia Arecoideae se consolidó como monofilética de acuerdo con estudios morfológicos y moleculares recientes (Asmussen et al., 2006; Comer et al., 2015; N. W. Uhl et al., 1995). Es la subfamilia más diversa pues abarca más de la mitad de las especies de la familia Arecaceae (Baker et al., 2011; Baker & Dransfield, 2016). La primera edición de *Genera Palmarum* la dividía en seis tribus (Uhl & Dransfield, 1987); veinte años después, en su segunda edición, se reconocieron 13 tribus y 10 géneros irresolutos dentro de la subfamilia (Dransfield et al., 2008). Estudios actuales, reportan 12-14 tribus en tres clados mayores: RRC, POS y Core Arecoids (Baker & Dransfield, 2016; Comer et al., 2015).

En cuanto a la morfología, los miembros de subfamilia Arecoideae se caracterizan por la presencia de brácteas altamente diferenciadas en la inflorescencia primaria; las flores se encuentran principalmente agrupadas en triadas, es decir, tres flores unisexuales comprenden una flor femenina central flanqueada por dos flores masculinas (Uhl, 1976).

## 2.3 Tribu Cocoseae

Moore fue el primero en agrupar la tribu, a la que denominó como “the cocosid palms,” (Moore, 1973), caracterizada por presentar un endocarpo óseo muy resistente con tres poros de germinación. Posteriormente segregaría tres subgrupos internos: *Bactris*, *Cocos* y *Elaeis*; sin embargo, la tribu fue formalmente propuesta como Cocoeae por Uhl y Dransfield (1987), conformada por 22 géneros distribuidos en cinco subtribus. Recientemente, se hizo una corrección en la nomenclatura y pasó a llamarse Cocoseae, el número de géneros fue reducido a 20 y las subtribus a tres (Dransfield et al., 2005); actualmente, la tribu agrupa 17-19 géneros de distribución principalmente neotropical (Baker & Dransfield, 2016; Dransfield et al., 2008).

A nivel morfológico, además del endocarpio distintivo, la tribu presenta inflorescencias una vez ramificadas con algunas excepciones, prófalo inconspicuo, bráctea peduncular primaria generalmente leñosa y conspicua, sépalos imbricados en las flores femeninas y gineceo trilobulado (Bernal & Borchsenius, 2010; Dransfield et al., 2008).

Trabajos recientes han reportado para Colombia nueve de los géneros endémicos neotropicales, con una riqueza parcial de 106 especies. Siete de estos se han encontrado distribuidos en Santander; sin embargo, no se ha hecho un inventario minucioso de las especies presentes en el departamento y la diversidad parcial basada en la literatura es de 19 especies (Bernal et al., 2015; Galeano & Bernal, 2010; Galeano et al., 1995). A continuación, se describen de manera general las subtribus para el departamento de Santander.

#### **2.4 Subtribu *Attaleinae***

Aceptada desde su descripción y décadas sucesivas como una subtribu monogénica, al ser *Attalea* el único género incluido (Dransfield et al., 2008; Galeano et al., 1995; Henderson, 1994); la taxonomía interna de la subtribu se convirtió en un complejo de disensiones (Glassman, 1999; Henderson et al., 1995; Pintaud, Galeano, et al., 2008). Sin embargo, investigaciones con base en técnicas moleculares obtuvieron nuevas agrupaciones en la filogenia de la tribu y se propuso que las subtribus *Beccariophoenicinae* y *Butiinae* se integrasen en *Attaleinae* (Dransfield et al., 2008). El resultado fue la inclusión de 11-12 géneros en la subtribu, la mayoría de estos endémicos del neotrópico (Baker & Dransfield, 2016; Freitas et al., 2016). Además, se llegó al consenso en la monofilia de la subtribu (Hahn, 2002; Meerow et al., 2009). A pesar de estos hallazgos, al interior de la subtribu aún se desarrollan hipótesis alternas a la monofilia para algunos de los géneros (Gunn, 2004; Meerow et al., 2009, 2014).

A partir de estos estudios se concluye que de los 11-12 géneros que conforman la subtribu, solo cuatro (*Cocos*, *Beccariophoenix*, *Voanioala* y *Jubaeopsis*) se distribuyen fuera del neotrópico (Dransfield et al., 2008; Galeano & Bernal, 2010; Baker & Dransfield, 2016).

En Colombia se han encontrado poblaciones pertenecientes a tres de los géneros exclusivos del neotrópico (*Attalea*, *Parajubaea* y *Syagrus*) y además individuos de la especie pantropical *Cocos nucifera*. Sin embargo, para Santander solo se han colectado y referenciado tres especies de esta tribu, todas ellas incluidas en el género *Attalea* (Bernal et al., 2015; Henderson et al., 1995).

### **2.5 Subtribu Bactridinae**

Conformada por cinco géneros, Bactridinae comprende las palmas espinosas endémicas del neotrópico: *Acrocomia*, *Aiphanes*, *Astrocaryum*, *Bactris*, y *Desmoncus* (Dransfield et al., 2008). La subtribu representa la quinta parte de la diversidad de palmas de los trópicos con aproximadamente 150 especies (Baker & Dransfield, 2016; Dransfield et al., 2008). Las especies de la subtribu se han agrupado, en primer lugar, por sus tallos y hojas armados, y posteriormente por la morfología de las flores, principalmente por la unión congénita de los sépalos (Henderson, 2000). La mayoría de las especies del grupo se distribuyen en bosques lluviosos. Sin embargo; algunas de las especies se encuentran en bosques montanos, estacionales, áreas inundables e incluso en bosques en sucesión o conservadas en explotación agrícola (Galeano & Bernal, 2010; Henderson et al., 1995).

### **2.6 Subtribu Elaeidinae**

Compuesta por palmeras de porte mediano a grande, solitarias, de hasta 40 cm de diámetro, el peciolo de las hojas es armado, los márgenes forman ganchos curvos en varias direcciones (Galeano & Bernal, 2010). Con inflorescencias unisexuales, las raquillas tienen apariencia

compacta por la alta densidad de flores y luego de frutos (Galeano & Bernal, 2010). En Colombia se encuentra representada únicamente por el género *Elaeis* (Galeano & Bernal, 2010).

### 3. Materiales y métodos

#### 3.1 Área de estudio

El departamento de Santander se encuentra localizado en la región nororiental de Colombia, entre los 5° 42' y 8° 08' de latitud N y los 72° 26' y 74° 32' de longitud W, con una ubicación ecológicamente estratégica, está caracterizado como uno de los departamentos con mayor número de ecosistemas. La diversidad fisiográfica de esta región es muy alta, pues posee áreas especiales desde altitudes entre los 100 msnm en el valle del Magdalena con una topografía parcialmente plana compuesta por sabanas de pasturas y remanentes de bosques inundables y de tierra firme, además de bosques secos y xerofíticos en la cuenca media del cañón del río Chicamocha y por último, ecosistemas más preservados y diversos del departamento, sobre la cordillera Oriental y la Serranía de los Yariguíes (Páramos, Bosques andinos y Alto Andinos) (Albesiano & Rangel, 2006).

Dentro de este diverso territorio, se seleccionaron 13 localidades (*Tabla 1*) representativas de la diversidad ecosistémica del departamento, al menos una localidad de muestreo por ecosistema (Figura 1.) según los siguientes criterios:

- Localidades que fueron referenciadas específicamente por los catálogos nacionales más actualizados para hallar las especies de la tribu. Localidades extraídas de las etiquetas de los especímenes de la tribu depositados en los herbarios visitados y/o bases de datos de otros herbarios (Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Herbario virtual Bosque Seco de Colombia, Herbario Virtual Universidad Nacional).

- Zonas representativas de la diversidad de ecosistemas del departamento, se evitaron zonas en las que no se han reportado individuos de palmeras, como en el páramo o las pendientes elevadas del cañón del Chicamocha.

- En cada localidad se realizaron caminatas de reconocimiento y búsqueda *ad libitum*. De esta manera se logró coleccionar la mayor cantidad de especies de palmas, guiados por un habitante de la zona con conocimiento de la posición de los individuos de las palmas; o se recurrió a visitar las coordenadas reportadas en los especímenes de herbarios.

La información necesaria para aplicar el segundo criterio se obtuvo a partir de la consulta de los documentos más recientes para el departamento en cuanto a coberturas vegetales y usos del suelo (IDEAM, 2017) y las plataformas de datos geográficos que se encuentran disponibles en la web (ICDE, 2019).

Tabla 1. *Localidades visitadas durante el muestreo.*

LOCALIDAD	ZONA DE VIDA (Holdridge et al., 1971)	ALTITUD (MSNM)
Betulia, Sector Corintios	Bosque húmedo tropical	136
Bucaramanga	Área metropolitana	959
Cimitarra	Bosque húmedo tropical	190
El Carmen de Chucurí	Bosque húmedo tropical	1160
Gambita, Centro poblado Virolín	Bosque muy húmedo premontano	2360
	Bosque húmedo premontano	2187

Floridablanca, Reserva natural El Carajo

Puerto Wilches, Ciénaga de Paredes	Bosque húmedo tropical	58
Sabana de Torres, Reserva Cabildo Verde	Bosque húmedo tropical	182
San Vicente de Chucurí, Vereda La Colorada	Bosque muy húmedo premontano	1.434
Santa Bárbara	Bosque húmedo premontano	2430
San José de Suaita, Vereda Neftalí, reserva La Meseta.	Bosque muy húmedo premontano	1637
Tona, Finca El Brasil	Bosque húmedo premontano	1765
Zapatoca, Vereda Alto de las Águilas	Bosque húmedo premontano	2272

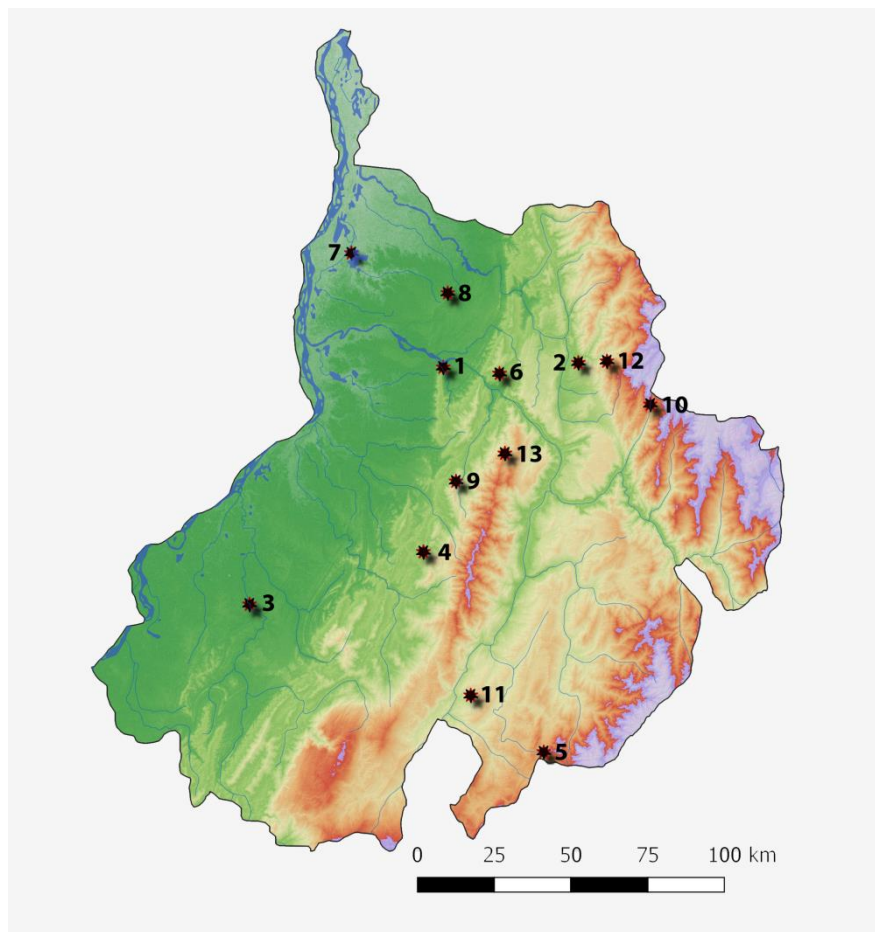


Figura 1. Mapa del gradiente altitudinal en el departamento de Santander, se muestran los puntos de referencia de las localidades muestreadas (1. Betulia, 2. Bucaramanga, 3. Cimitarra, 4. El Carmen de Chucurí, 5. Gambita, 6. Girón, 7. Puerto Wilches, 8. Sabana de Torres, 9. San Vicente de Chucurí, 10. Santa Bárbara, 11. Suaita, 12. Tona, 13. Zapatoca).

### 3.2 Colección y herborización

Durante este trabajo, se colectaron especímenes de la tribu Cocoseae basados en los principios de la metodología propuesta por John Dransfield (1986). El material vegetal colectado, fue determinado de forma preliminar *in situ*, basados en la bibliografía más relevante para cada

especie (Galeano & Bernal, 2010; Henderson, 2000; Bernal & Borchsenius, 1996; Henderson et al., 1995). Posteriormente, de cada una de las especies se obtuvieron muestras completas y duplicados para su posterior caracterización detallada, herborización y determinación taxonómica en el laboratorio e inclusión en la colección del herbario de la Universidad Industrial de Santander (UIS); así como en otras colecciones (COL, FMB, HUA).

De igual manera, a partir de los individuos encontrados en estado fértil, se colectaron flores o botones que fueron preservadas en líquido (FAA) para su observación y análisis en el laboratorio. Adicionalmente se visitaron herbarios COL, FMB, HUA, JAUM (Apéndice B), donde se hizo énfasis en la revisión detallada de los especímenes tipo que allí son preservados.

### **3.3 Análisis y caracterización morfológica**

Para el estudio detallado de la morfología floral se recurrió a observaciones y disecciones, mediante el uso de un estereoscopio convencional y microscopía electrónica de barrido (SEM). Para la obtención de las imágenes de alta calidad mediante el análisis de SEM los especímenes preservados en líquido fueron secados a punto crítico y metalizados. La información fue consignada en un protocolo de descripción (Apéndice A) previamente diseñado.

Una vez consignados los datos morfológicos vegetativos y reproductivos obtenidos, se complementó la información con los especímenes previamente colectados y el material proveniente de los herbarios visitados. El conjunto de datos registrados, fueron la base para la elaboración de una clave taxonómica que permite diferenciar los géneros y las especies de la tribu Cocoseae presentes en el departamento de Santander.

## 4. Resultados

### 4.1 Riqueza de especies

Durante este trabajo, se registraron 21 especies pertenecientes a ocho de los géneros de la tribu Cocoseae (Tabla 2). La subtribu más diversa en especies fue la tribu Bactridineae con 16 especies, dentro de esta el género más rico en especies fue *Aiphanes* compuesto por siete especies, seguido de *Bactris* (cinco especies), *Astrocaryum* (dos especies), *Acrocomia* y *Desmuncus* (una especie cada uno). Por su parte la subtribu Attaleinae se encontró compuesta por dos géneros, el género *Attalea* con tres especies y el género *Cocos* representado solo por *Cocos nucifera*. Además, se registró la especie *Elaeis oleífera* como único miembro de la tribu Elaeidinae.

Tabla 2. Riqueza, distribución y estado fenológico de las especies de la tribu Cocoseae en el departamento de Santander.

ESPECIE	REGIÓN	ESTADO FENOLÓGICO
<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Mart.	Valle del Magdalena	Fruto
<i>Aiphanes concinna</i> H.E. Moore	Andes & Serranía de Los Yariguíes	Pre-Antesis
<i>Aiphanes graminifolia</i> Galeano & R.Bernal	Suaita, San José de Suaita	Pre-Antesis & Antesis
<i>Aiphanes hirsuta</i> Burret	Andes, Serranía de los Yariguíes & Valle del Magdalena	Pre-Antesis, Antesis & Fruto
<i>Aiphanes horrida</i> (Jacq.) Burret	Andes	Fruto
<i>Aiphanes killipii</i> (Burret) Burret	Suaita, San José de Suaita	Pre-Antesis, Antesis & Fruto
<i>Aiphanes lindeniana</i> (H.Wendl.) H.Wendl.	C. Oriental	Pre-Antesis & Fruto
<i>Aiphanes suaita</i> R. Bernal, Sanín & Castaño	C. Oriental & Serranía de los Yariguíes	Pre-Antesis
<i>Astrocaryum malybo</i> H.Karst.	Valle del Magdalena	Fruto

<i>Astrocaryum triandrum</i> Galeano et al.	Valle del Magdalena	Pre-Antesis
<i>Attalea butyracea</i> (L.f.) Wess.Boer	Valle del Magdalena	Pre-Antesis & Antesis
<i>Attalea cohune</i> Mart.	Valle del Magdalena	Fruto
<i>Attalea nucifera</i> H.Karst.	Valle del Magdalena	Antesis & Fruto
<i>Bactris brongniartii</i> Mart.	Valle del Magdalena	Fruto
<i>Bactris gasipaes</i> Kunth	Andes & Serranía de los Yariguíes	Fruto
<i>Bactris maraja</i> Mart.	Valle del Magdalena	Fruto
<i>Bactris pilosa</i> H.Karst.	Valle del Magdalena	Fruto
<i>Bactris setulosa</i> H.Karst.	C. Oriental, Valle del Magdalena	Pre-Antesis, Antesis & Fruto
<i>Cocos nucifera</i> L.	Andes & valle del Magdalena	Pre-Antesis, Antesis & Fruto
<i>Desmoncus myriacanthos</i> Dugand	Valle del Magdalena	Estéril
<i>Elaeis oleifera</i> (Kunth) Cortés	Valle del Magdalena	Fruto

#### 4.1.1 Distribución y hábitat.

La localidad con el mayor número de especies fue Cimitarra con siete especies, seguida de San José de Suaita donde registramos seis especies y Betulia donde se registraron cinco especies. En contraposición, las localidades menormente representadas presentaron un mínimo de una especie, las colecciones realizadas en cada localidad durante el muestreo se presentan adjuntas (Apéndice C).

Se encontró que los géneros de la tribu son muy variables en la distribución de sus especies a través del departamento, y pueden encontrarse especies desde los 50 msnm en remanentes de bosques, zonas abiertas, a orilla de quebradas, ríos o asociadas a cuerpos de agua en el valle del Magdalena y Sogamoso, hasta los 2600 msnm en la cordillera oriental y la Serranía de los Yariguíes, donde generalmente se encuentran al interior de bosques preservados o con un estado

de sucesión avanzado, habitando el sotobosque, en áreas densamente cubiertas por materia orgánica y sombra, rara vez alcanzando el dosel.

## 4.2 Taxonomía

En primer lugar, se presenta la clave taxonómica que permite identificar cada uno de los géneros de la tribu Cocoseae, luego la descripción morfológica de cada género, la clave taxonómica intragenérica y la descripción de cada una de las especies encontradas.

### 4.2.1 Clave para identificar los géneros.

1. Palmas solitarias o cespitosas, con espinas notorias en tallo, vaina, peciolo y hojas.....**2**  
 Palmas solitarias, inermes o solo con pequeños aguijones en dos filas laterales sobre el peciolo.....**6**
2. Tallo erguido, diámetro igual o mayor a 30 cm, con la vaina y base del peciolo de las hojas caídas persistentes en el tallo.....*Acrocomia aculeata*  
 Tallo con diámetro menor a 20 cm o subterráneo, desnudo, inerme o con espinas negras en los entrenudos.....**3**
3. Pinnas discoloras, blanquecinas por el envés, hojas erguidas, con espinas de hasta 30 cm, notablemente aplanadas, frutos 4 cm de longitud.....*Astrocaryum*  
 Pinna verde por ambas caras, con o sin indumento en la superficie abaxial, frutos con una longitud menor a 3 cm.....**4**
4. Tallo trepador, pinnas terminales modificadas en forma de ganchos a lado y lado del raquis (cirro).....*Desmoncus myriacanthos*  
 Tallo erguido, postrado o procumbente, pinnas terminales no modificadas.....**5**

5. Pinnas praemorsas, en la inflorescencia el pedúnculo más del doble de la longitud del raquis.....*Aiphanes*  
 Pinnas lanceoladas a sigmoides, conspicuamente agudas, pedúnculo de la inflorescencia con longitud similar o menor al raquis.....*Bactris*
6. Hasta 5 m de altura, 40 cm de diámetro, con aguijones curvos de 0.8 cm, dispuestos en una única fila a lado y lado del peciolo, pinnas en un mismo plano, fruto de 3 cm de longitud, amarillo crema a rojo o anaranjado lustroso, anguloso y alargado.....*Elaeis oleífera*  
 Sin aguijones en el peciolo.....7
7. Hasta 20 m de altura, diámetro de 30 cm, fruto ovoide, más de 15 cm, en la madurez (Cultivada).....*Cocos nucifera*  
 Tallo subterráneo o aéreo hasta 25 m de altura y 45-60 cm de diámetro, fruto ovoide, rostrado, menor a 10 cm, con 1-3 semillas.....*Attalea*

**4.2.2 *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Mart.** Palmas solitarias, de tallo erecto y columnar, de 40 cm de diámetro, fuertemente armado, con la base de la vaina de hojas antiguas persistentes, aunque con el tiempo el tallo de la región basal se muestra desnudo, con las cicatrices foliares notorias (Figura 2, A). La corona es globosa, con hasta 10 hojas desplegadas; pinnadas, el peciolo generalmente reducido, redondeado en la cara abaxial, plano a acanalado en la superficie adaxial, con setas marginales café, espinas negras de hasta 4 cm principalmente en los lados; raquis angular de hasta 4 m de longitud con indumento hirsuto café, con 180 pinnas por lado, plegadas en la base, lineares y de ápice acuminado, uniformemente dispuestas e insertas en varios planos, con espinas de hasta 3 cm, que hacia el ápice de la lámina no se observan.

Caracterizada por su inflorescencia interfoliar, erecta, la cual al madurar los frutos se hace péndula (Figura 2, A), verde amarillosa a café claro, tomentosa, glabra y/o con escasas a abundantes espinas en el pedúnculo y en menor proporción en el raquis; bráctea peduncular tubular, cubierta de espinas negras y/o café esparcidas o adpresas en la superficie abaxial y glabra en la cara adaxial que es generalmente de color amarillo crema en la antesis, pedúnculo de 90 cm, con tomento café suave, raquis de longitud similar a la del pedúnculo, con abundantes raquillas de hasta 45 cm, insertas en espiral, engrosadas en la base y subtendida por una bráctea triangular axilar. Triadas con flores pistiladas en la porción media basal de la raquilla, insertas en verticilos, separadas por hasta 3 cm de la siguiente triada, cada triada está subtendida por una bractéola trilobulada de 8 mm, cada lóbulo con ápice acuminado y aparentemente equidistantes. Hacia la región media de la raquilla las triadas son remplazadas por diadas de flores estaminadas y hacia el ápice por monadas apretadas de flores estaminadas, insertas levemente en la raquilla en cavidades superficiales y subtendidas por diminutas brácteas de 2 mm. Los frutos (Figura 2, B) son esféricos, verdes inmaduros, cafés al madurar, de 4.5 cm de diámetro, con tomento piloso deciduo café sobre el exocarpo, mesocarpo carnoso, color blanco a amarillo muy claro, comestible y oleaginoso, endocarpo café oscuro a negro, leñoso, muy resistente, endospermo blanco, homogéneo, con una cavidad central, de consistencia y sabor muy similar al de *Cocos nucifera*.

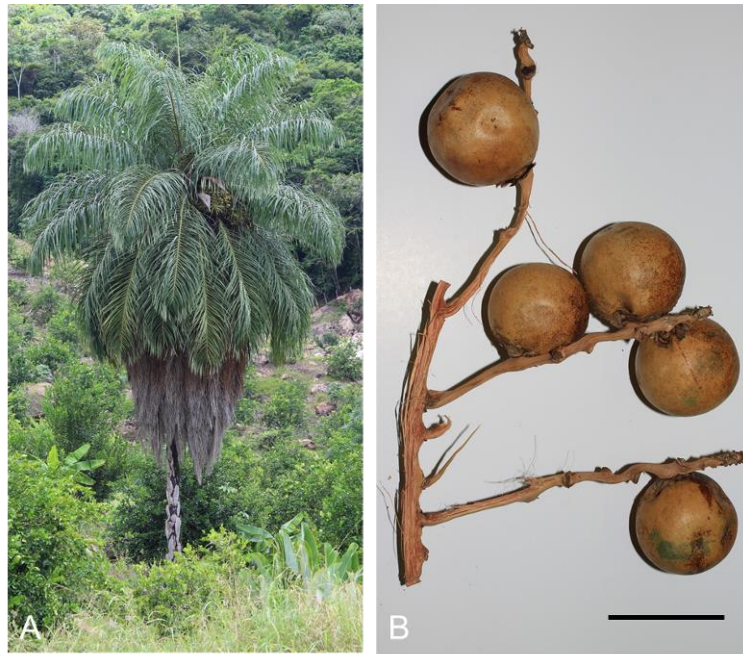


Figura 2. *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Mart. A. Morfología *in situ*. B. Porción de la infrutescencia con frutos (Escala: 4 cm).

**4.2.3 Género *Aiphanes* Willd.** Las palmas que conforman el género se presentan siempre armadas con espinas de color café, negras o rojizas de hasta 15 cm, ya sea en los entrenudos o densamente dispuestas en el tallo, la vaina y el raquis, en una o varias direcciones, agrupadas o uniformemente distribuidas. Pueden ser solitarias o en algunas especies individuos hasta con 10 tallos, estos teretes, erguidos o procumbentes, generalmente grisáceos a pardo o rojizos a café, con o sin estrías longitudinales poco profundas en los entre nudos, las cicatrices foliares pueden ser evidentes o inconspicuas. La altura varía desde 60 cm en la especie más pequeña y 12 m en la especie más alta, de igual manera, el diámetro del tallo fue ampliamente desigual entre una especie y otra, desde 1.8 cm en la especie más endeble, hasta 15 cm en la más robusta. La vaina foliar abrazadora, más ancha en la base, pero nunca cerrada, en la mayoría de las especies densamente armada en la superficie abaxial y glabra en la adaxial, de contextura coriácea y fibrosa. El peciolo angular,

acanalado en la base, con espinas en toda su superficie o solo en la superficie abaxial. Raquis parcialmente triangular, espinoso en toda su longitud o solo la parte media basal, más rara vez armado hasta un tercio de su longitud, con espinas oscuras de hasta 8 cm, indumento hispido negro, blanco a café o gris, en pocas especies glabro. La corona con 4-14 hojas, una vez pinnadas, de hasta 2.5 m, arqueadas, en varias filas, una especie con las hojas dísticas. Pinnas de 10-35 por lado, de hasta 50 cm de largo y 8 cm de ancho, praemorsas, cuneadas o lineares, en una especie pinnas de apariencia lanceolada, rígidas o membranáceas de ápice truncado, inequilátero, lobulado a notablemente bicuspidado o tricuspido; estas pueden o no tener espinas de hasta 4 cm en la vena media y márgenes, glabras o con indumento hispido a tomentoso en la superficie abaxial, algunas pinnas plegadas en las nervaduras.

La inflorescencia generalmente una vez ramificada, una única especie con inflorescencia espigada. Prófilo inconspicuo, cuando presente, glabro, café amarillento. La bráctea peduncular generalmente leñosa a membranácea, densamente cubierta por espinas en la superficie abaxial a levemente armada o glabra, con o sin indumento en la superficie adaxial. Pedúnculo cilíndrico a ovalado, notablemente más elongado que el raquis, hasta 1.3 m, blanco amarillento a verde o purpúreo, con indumento, espinas esparcidas o densamente cubierto por espinas adpresas café oscuro a rojizas. Raquis, pubescente, con tricomas café y generalmente con pocas espinas en comparación al pedúnculo. Raquilas, hasta 60 cm, perpendiculares al raquis o en ángulo menor a 45° con respecto al mismo, con pequeñas brácteas axilares triangulares en la base, con tricomas café a rojizos, densos o esparcidos.

Las flores están dispuestas de forma verticilada o en espiral sobre las raquilas. Flores estaminadas en toda la longitud de la raquila, en diadas con otra flor estaminada o monadas hacia la región apical de la inflorescencia. Las flores pistiladas insertas en la porción media basal de la

raquila, formando triadas junto a dos flores estaminadas. La triada de flores unisexuales puede hallarse hundida en la raquila o sobre esta, encima de una bráctea diminuta, la distancia entre triadas varía según la especie y la región de la raquila.

Las flores estaminadas con sépalos imbricados, de color café, ovados y carinados, de ápice acuminado, con el margen entero, irregular o aserrado. Los pétalos libres o fusionados congénitamente en la base y libres en la porción distal, blancos, amarillos, rosados o purpúreos, ovados y acuminados en el ápice, con el margen entero, fibrosos. Androceo con 6 estambres, anteras dorsifijas, alargadas o cuadrangulares, amarillas a blanco crema, filamento blanco crema de igual o menor longitud que la antera, ensanchado en la base, congénitamente connados a la corola, el pistilodio puede o no encontrarse, si está, se observa diminuto, de forma piramidal, trífido, negro, purpúreo o café oscuro y de consistencia variable.

Flores pistiladas generalmente de mayor tamaño que las estaminadas, sépalos, imbricados, carinados, ampliamente ovados a globosos, borde irregular o entero, ápice acuminado o truncado, de color café a pardo oscuro, más claros hacia el ápice, con abundantes taninos en la porción media basal. Pétalos blancos, crema, café, verde o violáceos libres en la mitad de su longitud y connados en la región media basal, donde además se fusionan con el anillo estaminodial, este último puede ser profundamente lobulado, con seis lóbulos que alcanzan a cubrir el pistilo o entero sin lóbulos perceptibles. El pistilo globoso glabro o con indumento piloso, estigma trilobular reducido.

Fruto con perianto persistente, globoso u ovoide, achatado, en algunas especies levemente rostrado, cubierto por espinas diminutas o glabro, de color blanco crema, pardo, rojo, anaranjado, rosado o purpúreo al madurar de 0.5-2 cm de diámetro.

**Clave taxonómica para las especies del género *Aiphanes* Willd.**

1. Palma solitaria.....2  
 Palma cespitosa.....5
2. Altura mayor a 2 m, diámetro mayor a 4 cm, inflorescencia 1 vez ramificada.....3  
 Hasta 2 m de alta, 1.8-3 cm de diámetro, inflorescencia en espiga.....*A. suaita*
3. Diámetro menor a 7 cm.....4  
 Diámetro 8-15 cm, 15 m de altura, pinnas cuneadas, tricuspidadas,.....*A. horrida*
4. Tallo erguido o procumbente, 5 m de altura, pinnas bicuspidadas, notablemente ensanchada hacia el ápice, bráctea peduncular glabra, fruto densamente cubierto por espinas diminutas cafés.....*A. killipii*  
 Tallo erguido, 7 m de altura, pinnas cuneadas a lineares de ápice lobulado y escotado, bráctea peduncular armada, fruto liso.....*A. lindeniana*
5. Tallos erguidos, pinnas cuneadas, lineares, de ápice lobulado, escotado, la pinna media con una amplitud mayor a 1.5 cm.....6  
 Tallos de 1.5 a 7 m, los más largos procumbentes, la pinna media hasta 1.3 cm de ancho, brotes aéreos.....*A. graminifolia*
6. Hojas dísticas, pinnas lineares, fruto glabro, las pinnas apicales parcialmente fusionadas.....*A. concinna*  
 Hojas en tres o más filas, pinnas cuneadas, la cara abaxial con abundante indumento hispido, pinna apical fusionada hasta por 12 cm.....*A. hirsuta subsp. kalbreyeri*

**4.2.3.1 *Aiphanes concinna* H.E. Moore.** Palma cespitosa, 4-8 tallos, 4-5 m de alta, 4.5-7 cm de diámetro, caracterizada por presentar hojas dísticas fácilmente distinguibles (Figura 3, A). Lámina

de 1.5 m de longitud; vaina: 31 x 12 cm; peciolo: 26.5; raquis: 104 cm, triangular. Pinnas lineares (Figura 3, C) a levemente cuneadas de hasta 50 cm, en grupos de 3-6, 35-48 por lado, insertas en diferentes planos, con indumento seríceo en la superficie abaxial, plegadas levemente sobre la vena media, nervaduras notables en la cara abaxial de la pinna, donde además pueden presentar una fila de 1-5 espinas negras de hasta 4 cm.

Bráctea peduncular leñosa, tubular, de 187 cm de larga, cubierta por espinas café, inflorescencia protándrica (Figura 3, C), interfoliar, marrón a rojiza, con espinas de hasta 5 cm rojizas adpresas hacia la base del pedúnculo, cubierta en toda su longitud por denso indumento hispido café; pedúnculo 114 cm, raquis 37 cm, 44 raquilas, la raquila basal 33 cm; raquila media 18 cm; raquila apical: 11 cm.

Las triadas insertas en fosas poco profundas, con la región apical de las flores en ángulo cercano a 45°. En los botones pistilados, los sépalos son ampliamente ovados, cubren más de la mitad de la flor, de ápice irregular. Los pétalos fusionados en dos tercios de su longitud, característicos por presentar espinitas diminutas esparcidas en la toda su superficie. El anillo estaminodial con lóbulos muy poco profundos, cubre casi por completo el pistilo, gineceo ovoide y alargado.



Figura 3. *Aiphanes concinna* H.E. Moore: Morfología *in situ*. A. Hojas dísticas. B. Inflorescencia rojiza, raquillas perpendiculares al raquis. C. Región apical de la lámina foliar con pinnas lineares.

**4.2.3.2 *Aiphanes graminifolia* Galeano & R. Bernal.** Palma cespitosa, con 3-10 tallos, de 2.5 cm diámetro, los más jóvenes erguidos mientras que los más antiguos decumbentes y recurvados (Figura 4, A), 7 m de alto. Al caer o acercarse la región apical del tallo al suelo generan raíces adventicias debajo de la corona (Figura 4, C). Además, presenta brotes aéreos bajo la corona de algunos tallos (Figura 4, A). 4-5 hojas desplegadas, polísticas. Vaina de 23 cm, cubierta por abundantes espinas vino tinto con la base negra de 2.5 - 3 cm. Peciolo de 10 cm de largo, con espinas rojizas esparcidas de 5 cm. Raquis: 69 cm de largo, con espinas de 1.5 cm, hasta 1/3 de su longitud y cubierto por un indumento hirsuto oscuro, en el ápice del raquis se observa una proyección péndula de 10 cm de larga y menos de 1 mm de diámetro, con espinas diminutas (menos de 1 mm). Pinna lineares, de consistencia suave y membranosa, con diminutas espinas rojizas en las márgenes y vena media, bífidas y notablemente desiguales en el ápice con el lado

distal proyectado, insertas en grupos de 2-6 separados por hasta 10 cm, 28-33 pinnas por lado. Pinna basal 12 x 0.5 cm; pinna media 35 x 1.3 cm; pinna apical 15 x 1.3 cm.

Inflorescencia interfoliar (Figura 4, B), protándrica, pedúnculo verde de 12,5 x 0.6 cm, con pocas espinas rojizas de 0.5 cm; bráctea peduncular café, tubular, glabra por ambas superficies, 33 x 2 cm; raquis: 15 cm, con espinas cobrizas. Raquilas 7-20, levemente tomentosas, con una bráctea axilar triangular acuminada de 0,6-4 x 0,2-0.5 cm en la base, con borde purpúreo, raquila basal: 13.5-23 cm; raquila media: 10-15 cm; raquila apical: 6 cm.

Flores estaminadas de 1.5-2 mm, sépalos de 1-1.5 mm, pétalos purpúreos a crema, de 1-1.2 mm levemente connados en la base. Filamento blanco o crema, reducido, anteras blancas cuadrangulares. Pistilodio trífido (Figura 5, D). Flores pistiladas de 3.5 mm (Figura 4, A), levemente hundidas en la raquila, ovoides, sépalos ampliamente ovados, cubren hasta la mitad del pistilo, pétalos blancos a crema fusionados en la región basal, de ápice violáceo, valvados, anillo estaminodial seis veces lobulado, gineceo ovoide homogéneo (Figura 5, B, C).

Frutos inmaduros en 2/3 de la raquilas basales y medias, achatados, cubiertos hasta 2/3 por el perianto, verde amarillento a amarillo y ápice purpura, de 0.4 cm longitud y 0.5 cm ancho.



Figura 4. *Aiphanes graminifolia* Galeano & R. Bernal: Morfología *in situ*. A. Tallo decumbente, brotes aéreos bajo la corona foliar. B. infrutescencia con escasa producción de frutos. C. Generación de raíces adventicias bajo la corona.

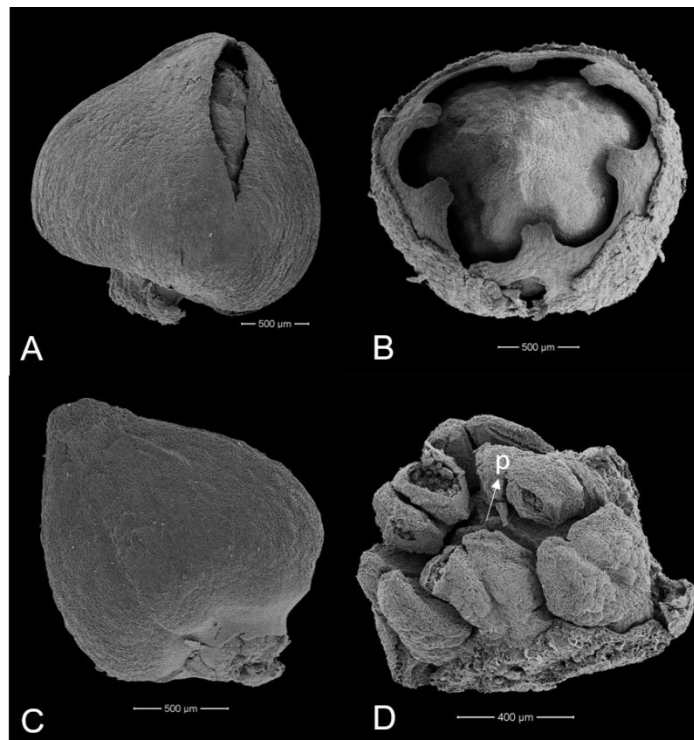


Figura 5. *Aiphanes graminifolia* Galeano & R. Bernal: Morfología floral. A. Botón pistilado, pétalos connados en la región media basal. B. Vista superior de un pistilado sin perianto, gineceo y anillo estaminodial. C. Gineceo. D. Botón estaminado, filamentos y anteras reducidos. (p: pistilodio).

**4.2.3.3 *Aiphanes hirsuta* Burret.** Palma cespitosa, con 4-9 tallos, erguidos o decumbentes, de 3-7 m de alta y 4-7 cm de diámetro (Figura 6. A). Con 4-7 hojas desplegadas, vaina alargada de 57 x 2 cm; peciolo de 40 x 1.5 cm; raquis 140 x 1.3 cm, cubierto por tomento piloso café; pinnas dispuestas en diferentes planos e insertas en grupos de 2-4 separados hasta por 10 cm; pinna basal 29 x 1.8 cm; pinna media 47.2 x 5.8 cm; pinna apical 31 x 18 cm. Caracterizada vegetativamente por presentar un conspicuo tomento hispido en la superficie abaxial (Figura 6, B), las pinnas amplias de hasta 6 cm de ancho y la fusión central de las dos pinas apicales de hasta 20 cm.

Infrutescencia interfoliar, armada, vino tinto a rojiza, cubierta por tomento piloso café; pedúnculo crema en la base y verde a rojizo hacia distal, de 132 x 2.5 cm; raquis 25.5 cm; 13 raquillas de hasta 30 cm, violetas en la base. Fruto globoso, levemente achatado y rostrado de 1.3 x 1.6 cm, inmaduros de color blanco crema a verde muy tenue y violeta en los polos cubierto por espinitas diminutas (Figura 6, C), al madurar completamente lisos, rojos o violetas (Figura 6, D).

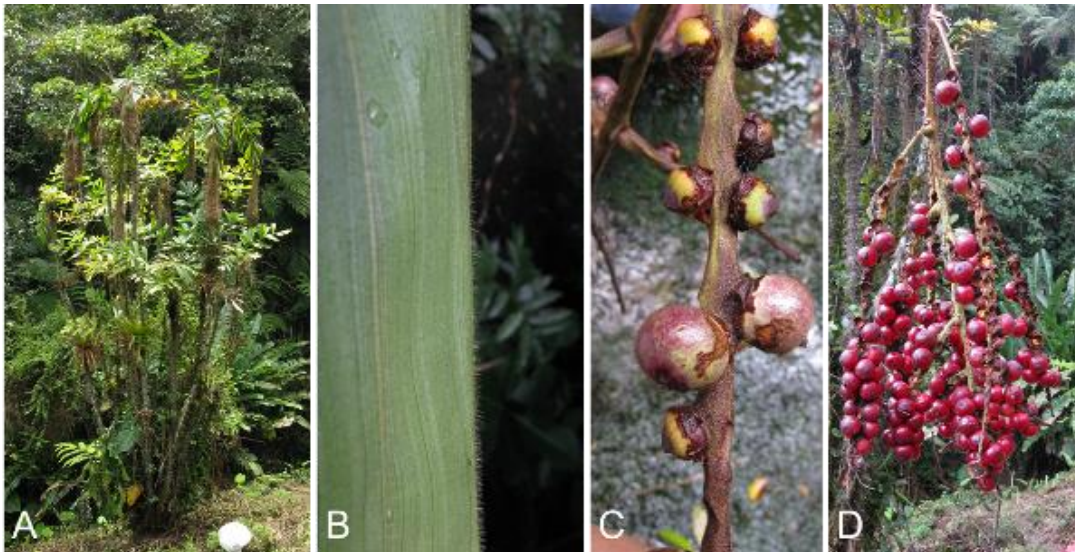


Figura 6. *Aiphanes hirsuta* Burret: Morfología *in situ*. A. Habito cespitoso, B. Indumento conspicuo sobre la superficie abaxial. C. Frutos inmaduros con indumento. D. infrutescencia madura.

**4.2.3.4 *Aiphanes horrida* (Jacq.) Burret.** Palma solitaria, 13 m de alta y 8-12 cm de diámetro (Figura 7, A). Corona globosa, con 7-10 hojas desplegadas; vaina de 58 x 17 cm, cubre hasta tres cuartos del diámetro del estípite; peciolo reducido de 8 x 1.8 cm; raquis de 158 x 1.5 cm, presenta tomento blanco caedizo al tacto. Pinnas hasta 38 por lado, en grupos conspicuos de 4-6 e insertas en varios planos, ampliamente ensanchadas hacia el ápice, característicamente tricuspídate y generalmente con 1-3 espinas en la nervadura media abaxial; pinna basal 22 x 3 cm; pinna media 43 x 7.5 cm; pinna apical 18 x 6.8 cm.

Infrutescencia interfoliar, erecta cuando inmadura y péndula al madurar (Figura 7, B); pedúnculo blanco a verde distalmente de 53 x 1.3 cm, cubierto por tomento blanco; raquis verde de 40 x 0.7 cm; raquillas numerosas, 35 cm de largas, pueden llegar a superar las 70. Fruto esférico, 1.7-2 cm de diámetro, pericarpio glabro, verde lustroso inmaduro, amarillo a anaranjado o rojo al madurar, mesocarpio de blanco a naranja-amarillento en la madurez (Figura 7, C).



Figura 7. *Aiphanes horrida* (Jacq.) Burret. A. Preservada en San José de Suaita, Santander. B. Infrutescencia. C. Frutos maduros (Escala: 2 cm).

**4.2.3.5 *Aiphanes killipii* (Burret) Burret.** Palma solitaria, algunos individuos con tallo decumbente de 2-5 m de alto y 4.5-6 cm de diámetro. Estípites con anillos notorios, y solo con espinas en los entrenudos. Corona con 9-12 hojas desplegadas. Vaina de 30 x 3.5 cm; peciolo de 50 x 1.8 cm; raquis de 120-180 cm de largo y 1.5 de ancho, cubierto por indumento piloso inconspicuo. Pinnas de 23-33 por lado, orientadas en diferentes planos e insertas en grupos notorios de 3-5, elongadas, notablemente estrechas hacia la base y ensanchadas hacia el ápice que es característicamente bicuspidado; pinna basal 21 x 1.7 cm, ápice 10 cm de ancho; pinna media 34-50 cm de larga y 2.4 de ancha en la región central, ápice 12-15 cm de ancho; pinna apical 30 x 2.5 cm, ápice de 9 cm de ancho.

Inflorescencia erecta, amarilla (Figura 8, A), prófalo café 24 cm, bráctea peduncular tubular de 93 x 4 cm, color crema, con indumento en la cara interna y glabra en la cara externa. Pedúnculo 50 a 62.5 de largo y 0.6 cm a 1.3 de ancho, verde, cubierto por indumento denso café; raquis 30 x 0.6 cm, con indumento café; raquillas 43 con indumento piloso café; raquila basal 16 cm; raquila media 17 cm; raquila apical 8 cm (Figura 8, B).

Flores estaminadas de 3 mm de color verde muy claro a amarillo crema, ovoides en pre-antesis, sésiles, insertas en toda la longitud de la raquila. Características por las anteras elongadas en relación con el filamento del estambre, además de presentar pétalos ovados y acuminados que son mayormente libres (Figura 8, C) (Figura 10). La flor pistilada de tamaño similar a la estaminada, levemente más ancha y larga, hasta 3.5 mm, caracterizada por los estaminodios profundamente lobulados (Figura 9, B, C) de ápice acuminado y por el gineceo armado con espinitas adpresas en la región media basal (Figura 9, A). Fruto inmaduro verde, globoso de 2 cm de diámetro, pericarpio cubierto por diminutas espinas café, rostrado (Figura 8, D).

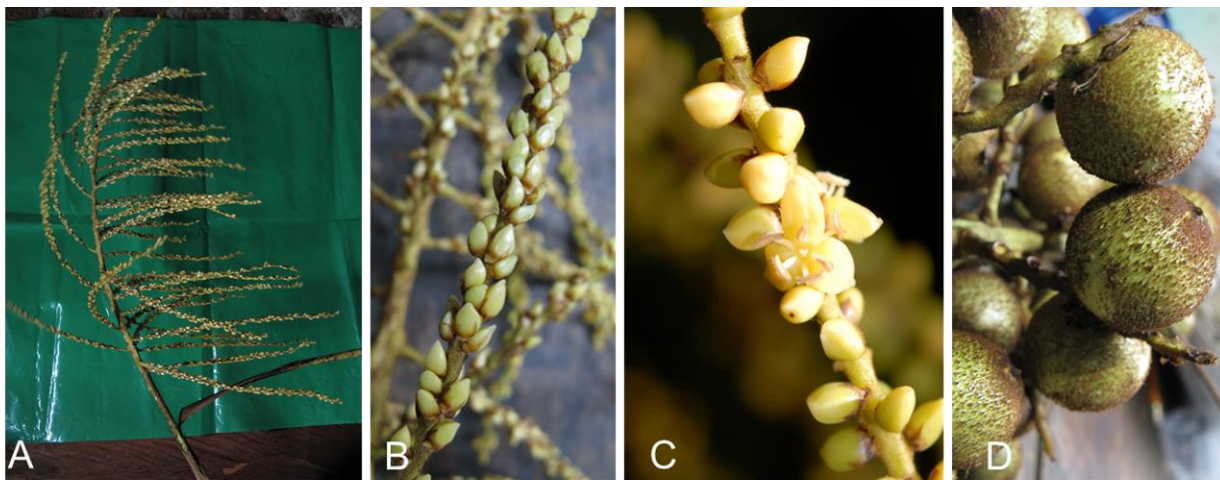


Figura 8. *Aiphanes killipii* (Burret) Burret: Morfología reproductiva *in situ*. A. Inflorescencia, raquilas ligeramente péndulas, B. los botones se disponen lateralmente en la raquila. C. Flor estaminada, pistilodio trífidio notorio, pétalos libres. D. Fruto cubierto por diminutas espinas rígidas café.

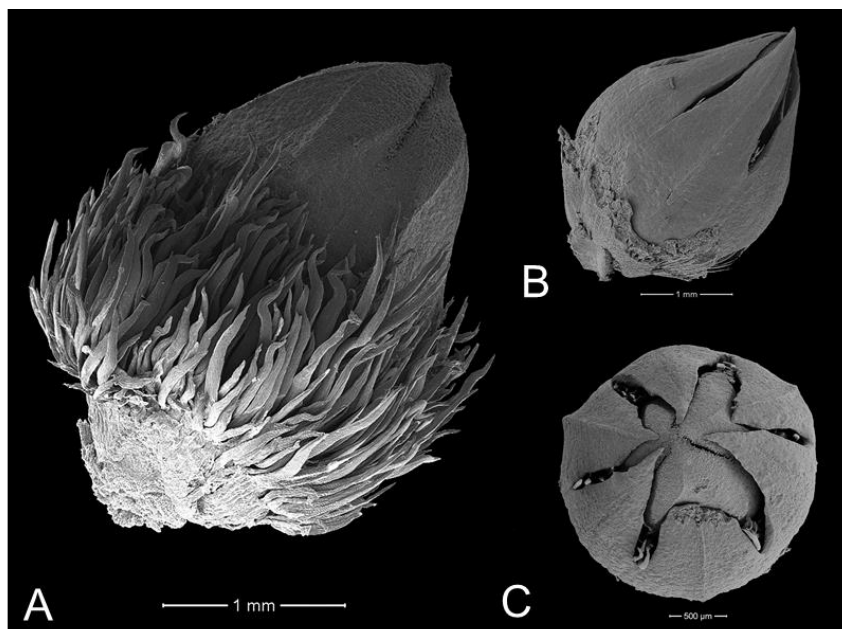


Figura 9. *Aiphanes killipii* (Burret) Burret: Morfología de la flor pistilada. A. Gineceo armado. B. Vista lateral de un botón pistilado sin perianto. C. Vista superior del gineceo, anillo estaminodial y el estigma.

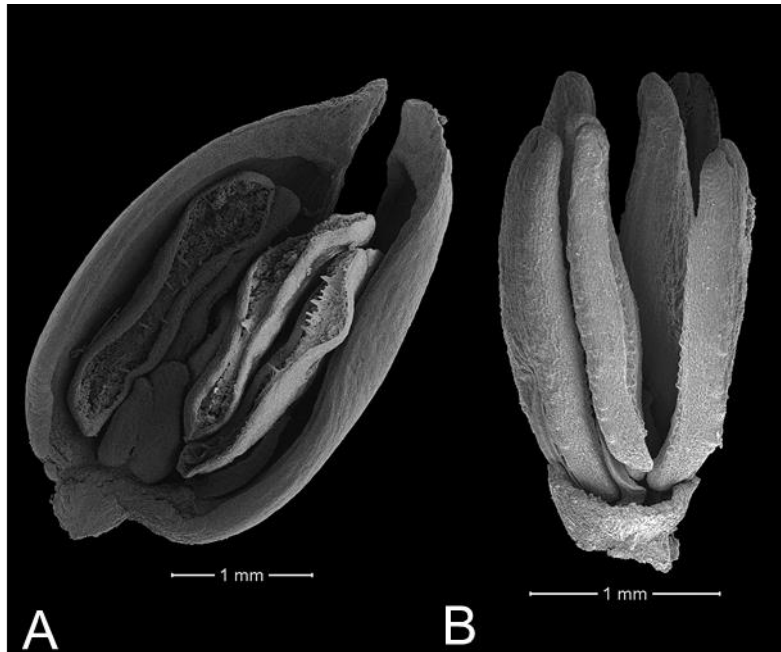


Figura 10. *Aiphanes killipii* (Burret) Burret: Morfología de la flor estaminada. A. Flor estaminada, dehiscencia longitudinal de la antera, pistilodio trífido notorio, pétalos libres. B. Botón estaminado, anteras alargadas.

**4.2.3.6 *Aiphanes lindeniana* (H.Wendl.) H.Wendl.** Palma solitaria de 3.5-7 m de alta y 4-6 cm de diámetro (Figura 11, A), estípite pardo a grisáceo con anillos rojizos inconspicuos, armado en toda su longitud. Regularmente con 7-10 hojas desplegadas, vaina vino tinto en la superficie abaxial y blanca a verde en la adaxial de 31 x 8 cm, peciolo de 27 x 1.5 cm, acanalado, espinas esparcidas irregularmente. Pinnas 29-37 por lado, en grupos de 2-6, cada grupo separado por 8-12 cm, la pinna distal de cada grupo en plano divergente, proyectada hacia arriba, cuneadas y alargadas o de apariencia linear, el ápice puede ser escotado, levente lobulado o con uno de los lados proyectado. Frecuentemente las pinnas presentan espinas de 0.5-3 cm en la vena media y venas primarias en la cara abaxial y espinitas diminutas en los márgenes que pueden ser

imperceptibles, aunque pueden encontrarse individuos con pinnas inermes. La pinna basal 18-24 x 2-2.5 cm; pinna media 15-29 x 3.5-4.5 cm, pinna apical 10-23 x 2.5-6 cm (Figura 11, B).



Figura 11. *Aiphanes lindeniana* (H.Wendl.) H.Wendl. A. Morfología vegetativa *in situ*. B. Detalle de región apical de la lámina foliar.

Inflorescencia erecta, prófalo glabro de hasta 1.8 m, verde claro a amarillento; bráctea peduncular de 51 cm de larga, cubierta por indumento seríceo café que le da apariencia glabra en ambas superficies; pedúnculo de 78-104 cm, cubierto hacia la base por espinas amarillas que se tornan café oscuro en el raquis donde disminuyen en cantidad notoriamente; raquis tomentoso de 20-53 cm, raquilas de 15-57, las basales hasta 60 cm.

Flores pistiladas características por el anillo estaminodial urceolado de margen entero que cubre casi por completo el gineceo. gineceo ovoide y elongado 2.5-2.8 mm (Figura 12, A, B). Flores estaminadas, de perianto blanco en la región basal y de ápice violeta, filamentos blancos, anteras alargadas, notoriamente más largas que el filamento, pistilodio piramidal violeta de 0.5 mm (Figura 12, C).

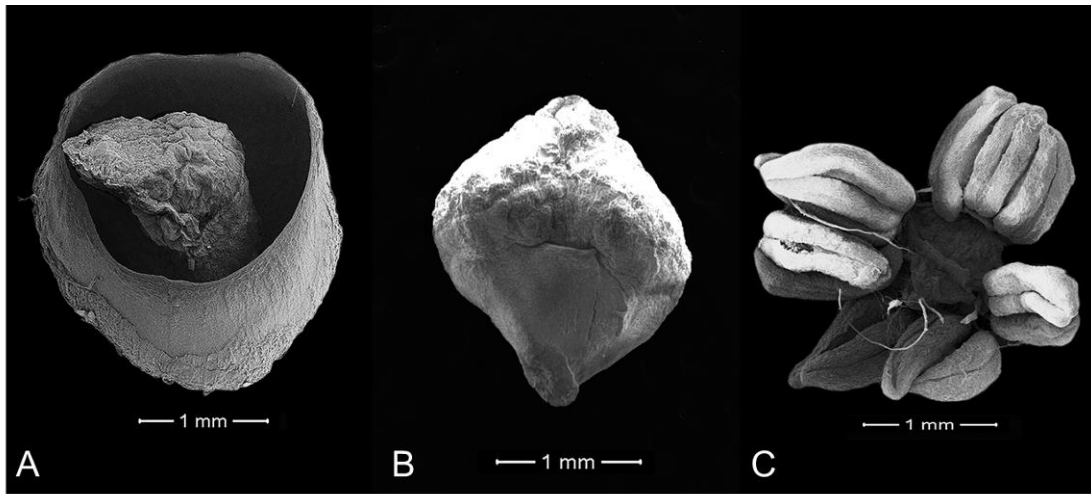


Figura 12. *Aiphanes lindeniana* (H.Wendl.) H.Wendl: Morfología floral. A. Flor pistilada sin perianto, anillo estaminodial de margen entero. B. Gineceo. C. Flor estaminada, pistilodio piramidal, una de las anteras posee tres tecas.

**4.2.3.7 *Aiphanes suaita* R. Bernal, Sanín & Castaño.** Palma solitaria, de 0.6-2 m de alta y 1.5-3 cm de diámetro, los tallos generalmente erectos, de color café claro a rojizo, con anillos notorios (Figura 13, A). 6-12 hojas arqueadas, la vaina de 15 x 3.5 cm; peciolo de 25 x 0.7 cm; raquis de 82 x 0.6 cm, cubierto por indumento puberulento café. 10-15 Pinnas en cada lado, insertas en el mismo plano y en grupos de 2-3 separados hasta por 12 cm, fuertemente cuneadas y escotadas, notablemente plegadas sobre las venas secundarias que sobresalen en la superficie abaxial, la cual presenta indumento seríceo, espinitas diminutas en márgenes y espinas de hasta 3 cm en la región basal de la vena media. La pinna basal generalmente linear, reducida en la mayoría de los individuos de 9 x 0.4 cm; pinna media de 25.5 x 6.5 cm y la pinna apical de 17.5 x 4 cm.

Inflorescencia en espiga (Figura 13, B), erecta, protándrica; bráctea peduncular alargada y tubular, amarilla crema a café, plegada longitudinalmente, de 89 x 1.5 cm. Pedúnculo de 65 cm, blanco a verde; raquis 38.5 cm verde claro con indumento piloso café o cobrizo. En la pre-antesis

las triadas en ángulo perpendicular al raquis e insertas en fóveas poco profundas y subtendidas por una pequeña bráctea. Botones estaminados triangulares, con un pedicelo corto, estambres con anteras cuadrangulares, filamentos cortos y libres más largos que la antera, el pistilodio trífido es notorio (Figura 14, C, D). En antesis la flor estaminada de pétalos blancos, estambres y anteras blancas (Figura 13, C). Botón femenino ovoide, anillo estaminodial con seis lóbulos escasamente desarrollados, estigma trilobulado aun aplanado contra el gineceo, que presenta tres nectarios equidistantes (Figura 14, A), en antesis pétalos blancos, anillo estaminodial profundamente seis lobulado, estigma trilobulado, erguido de color blanco con diminutos puntos violáceos (Figura 13, D).



Figura 13. *Aiphanes suaita* R. Bernal, Sanin & Castaño: Morfología *in situ*. A. Habito solitario y tallo esbelto (3 cm de diámetro). B. Inflorescencia simple, en botón se observan las triadas. C. Región estaminada del raquis en antesis. D. Región pistilada del raquis en antesis.

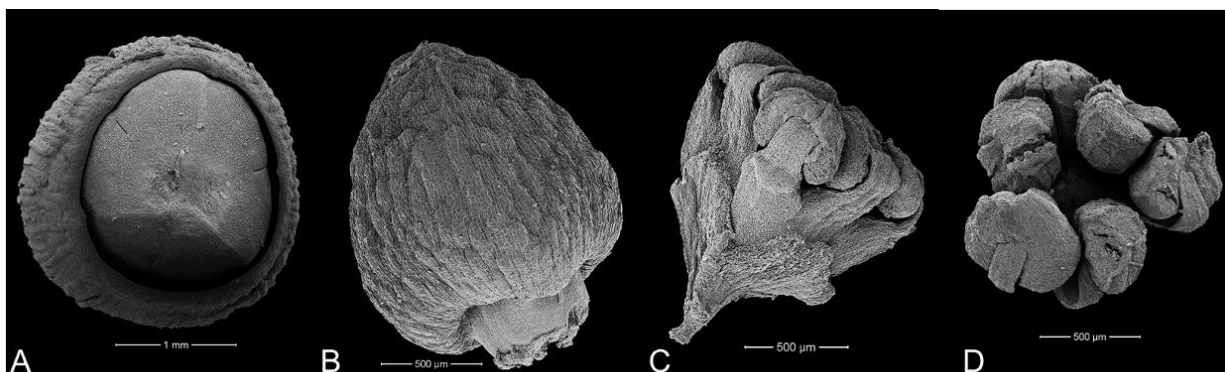


Figura 14. *Aiphanes suaita* R. Bernal, Sanin & Castaño: Morfología floral A. Botón pistilado sin perianto, (n) nectarios. B. Gineceo con superficie irregular. C. Vista lateral de un botón estaminado sin perianto. D. Vista superior de un botón estaminado sin perianto.

**4.2.4 Género *Astrocaryum* G. Mey.** Son palmas solitarias, notablemente armadas con espinas negras aplanadas de hasta 25 cm, tallo subterráneo o aéreo de hasta 5 m de altura y 20 cm de diámetro, este puede ser inerme, liso y suave al tacto o fuertemente armado, con los anillos de las cicatrices foliares notorios, de color gris o pardo-claro a café, opaco o lustroso, con la vaina de algunas hojas recientemente caídas persistentes por algún tiempo. Presentan de 8 a 10 hojas desplegadas, estas en disposición subrecta o erguida, el envés de la hoja cubierto por indumento blanco. La vaina de 0.5-1.5 m de largo, adpresa al tronco en toda su longitud, densamente cubierta por espinas pardo-oscuros a negro, notablemente aplanadas y de hasta 25 cm de largo, en grupos o uniformemente dispuestas. El peciolo de 5-70 cm de largo, armado en la cara abaxial que es redondeada y acanalado e inerme en la cara adaxial. Raquis de 2.5 a 5 m de largo, comparte las características del raquis, sin embargo, en la región terminal puede ser inerme por ambas caras. Las pinnas de 60-95 en cada lado, de hasta 1 m de largo y 4.5 cm de ancho, rígidas, insertas uniformemente en el raquis y en un solo plano, con espinas negras en los márgenes de hasta 2 cm.

Inflorescencia interfoliar, la bráctea peduncular hasta 45 cm de largo, pardo-rojiza en la antesis, cubierta por espinas negras en la cara adaxial y glabra en la cara abaxial; pedúnculo hasta 80 cm de largo y 2.5 cm de diámetro, elíptico, con espinas rojizas a oscuras adpresas en toda su longitud de hasta 3 cm; raquis 17 cm de longitud y hasta 1.3 cm de diámetro, con abundantes raquillas de hasta 13 cm de largo y 1.5-2 mm de diámetro. Flores estaminadas densamente insertas en toda la longitud de la raquilla. Flores pistiladas en la porción basal de la raquilla o insertas en el raquis, al madurar la infrutescencia puede ser compacta o suelta, los frutos elípticos a piriformes, violeta a amarillo o café, lisos o cubiertos por espinas notorias de hasta 3 cm en una dirección.

**Clave taxonómica para las especies del género *Astrocaryum***

1. Palma con tallo aéreo, hasta 5 m de altura, los entrenudos mayormente inermes, de color grisáceo lustroso, fruto piriforme, exocarpo provisto de espinas negras y curvas de hasta 2 cm en un sentido.....*Astrocaryum triandrum*
2. Palma con tallo subterráneo, rara vez aéreo, no más de 4 m de altura; los entrenudos fuertemente armados con espinas de 20 cm, entrenudos cafés, fruto ovoide, glabro.....*Astrocaryum malybo*

**4.2.4.1 *Astrocaryum malybo* H. Karst.** Característica por el tallo subterráneo (Figura 15, A), aunque rara vez pueden presentar tallo aéreo de hasta 3 m, de color marrón o café y fuertemente armado en los entrenudos. Con 8-15 hojas desplegadas, peciolo acanalado de 0.6-1.4 m, raquis 3.20-6.4 m de longitud y hasta 6 cm de diámetro, con 90-122 pinnas a cada lado insertas uniformemente en un solo plano, con espinas notorias de 2 cm en los margenes, la pinna media de hasta 115 x 4 cm.

Infrutescencia interfoliar, erecta; bráctea peduncular cubierta por espinas negras y café de diferentes tamaños densamente dispuestas. Pedúnculo de 30-70 cm largo y 3 cm de diámetro con

espinas negras aplanadas adpresas de hasta 6 cm; raquis 15-40 cm, raquillas rígidas y erectas en fructificación con 1-3 frutos hacia la base de cada la raquila; raquila basal de 13 x 0.5 cm (Figura 15).

Fruto ovoide, 4 cm de largo y 3 cm de diámetro, rostrado. El pericarpio de color café a amarilloso inmaduro, púrpura a negro al madurar, endocarpio negro, leñoso, endospermo homogéneo.



Figura 15. *Astrocaryum malybo* H. Karst: Morfología *in situ*. A. Tallo subterráneo. B. Infrutescencia erecta, los frutos se unen a las raquillas.

**4.2.4.2 *Astrocaryum triandrum* Galeano et al.** Estípote aéreo en la madurez, de 1.9-5 m de alto y 12-15 cm de diámetro, grisáceo, lustroso usualmente inerme, con cicatrices conspicuas y próximas entre ellas (Figura 16, A). En la porción apical del tallo es posible observar algunas espinas negras de hasta 8 cm y la vaina de hojas antiguas persistentes. Generalmente con 6-10 hojas desplegadas,

que forman una corona erguida o suberecta (Figura 16, A), la vaina de 30-100 cm de largo; peciolo verde de hasta 1 m de longitud, en algunos casos reducido de no más de 10 cm; raquis verde amarillento de hasta 2.5 m, con espinas en toda su longitud, en algunas hojas solo espinas en la cara abaxial. Pinnas de 65-75 por lado, insertas uniformemente y en el mismo plano, la pinna media de 69 x 4.5 cm, linear, de ápice emarginado, bífido o agudo, con espinitas marginales de hasta 5 mm y glabras en ambas caras.

Inflorescencia erguida; prófido de 25 cm, armado en la región basal; bráctea peduncular de 49 cm, con espinas café y amarillas adpresas de 2-10 mm, conformando una superficie de apariencia aterciopelada en la cara externa, la cara abaxial tomentosa. Pedúnculo terete de 26-78 cm de largo y 1.5-2 cm de diámetro, con espinas café oscuras adpresas en toda su longitud; raquis 13-18 cm de largo; raquillas numerosas, de hasta 6 cm de largo, cubierta por espinas diminutas, flores pistiladas en la base de las raquillas unidas al raquis. Cada raquilla con un pedúnculo de 0.5-1 mm de diámetro y hasta 3 cm de largo que precede la región donde se insertan densamente flores estaminadas (Figura 16, B, C).



*Figura 16. Astrocaryum triandrum* Galeano et al.: Morfología *in situ*. A. Tallo aéreo, gris lustroso y glabro en la región basal, hojas erguidas. B. Inflorescencia amarilla, con abundantes flores estaminadas y una única flor pistilada en la base de cada raquilla. C. Fruto armado, piriforme.

**4.2.5 Género *Bactris* Jacq. ex Scop.** Las palmas encontradas para este género son principalmente cespitosas, en algunos individuos se evidencio un tallo mucho más desarrollado que los demás, dando una apariencia de solitario en la distancia y otras especies formando colonias de más de 20 tallos. Tallo aéreo de color grisáceo a verde, nudos notorios o imperceptibles, los entrenudos densamente armados, con espinas de color y forma diversa, con o sin indumento, negras, café o amarillas, de forma aplanada, acanalada o linear, de hasta 15 cm en varias direcciones. La longitud del tallo es variable, desde 1 m hasta 15 m de altura y de 1.5 cm a 20 cm de diámetro. Hojas pinnadas, arqueadas, en varias filas. Vaina; abrazadora y parcialmente cerrada, densamente armada, deciduas o persistentes. Pecíolo verde a café claro con abundantes o pocas espinas, acanalado adaxialmente y redondeado o angular abaxialmente, con o sin tomento lanoso o piloso negro, blanco, gris o café. Raquis angular y aplanado hacia el ápice, generalmente menos espinoso que el pecíolo y la vaina, glabro o con indumento hirsuto conspicuo. Lámina con hasta 100 pinnas por lado, estas con margen entero, lineares, lanceoladas o sigmoideas, acuminadas, rígidas o con el ápice curvado abaxialmente, espinosas o tomentosas en ambas superficies, principalmente con espinas y tricomas sobre la cara abaxial y los márgenes. Las pinnas usualmente en grupos o insertas uniformemente, desplegadas en varias direcciones o en el mismo plano.

Inflorescencia interfoliar, una vez ramificada, generalmente protógina; prófílo inconspicuo, cuando presente reducido; bráctea peduncular persistente, leñosa, ligera a densamente armada y pilosa en la superficie adaxial, glabra en la cara abaxial, que usualmente es de color amarillo crema, en la base conteniendo por completo el pedúnculo, hacia la región medial mucho más amplia, de ápice agudo; pedúnculo aplanado u ovoide, generalmente curvo, de color café a amarillo o verde, tomentoso, piloso o seríceo, con espinas de 1 cm sueltas o adpresas dando una

consistencia aterciopelada distalmente; raquis generalmente más corto que el pedúnculo, con menos espinas y con indumento inconspicuo; las raquillas pilosas, tomentosas o glabras, pueden ser muy numerosas, precedidas por una bráctea inconspicua. Sobre la región media basal de la raquila se insertan las flores en triadas, hacia la región apical de la raquila, solo se observan flores estaminadas.

Flores estaminadas sésiles, sépalos formando una cúpula, trilobulada de ápices acuminados; pétalos triangulares, connados en la región basal, generalmente con seis estambres. Anteras rectangulares, dorsifijas, filamento delgado y flexible, puede estar retorcido. Flor pistilada notablemente de mayor tamaño que las estaminadas, sésiles; cáliz anular, o urceolado, con tres lóbulos equidistantes, de margen aserrado o irregular, reducido o hasta la mitad de la longitud de la corola; corola urceolada glabra, con tres lóbulos inconspicuos, ápice truncado; gineceo ovoide con estigmas numerosos y reducidos. Frutos de color rojo, púrpura, violeta, negro, naranja o amarillo, ovoides, esféricos o achatados, rostrados, con epicarpio liso o tomentoso, mesocarpio suave, carnosos, generalmente comestible de blanco a violeta, con una única semilla, endocarpio leñoso, con estrías poco profundas, negro de 0.5 mm de grueso, endospermo homogéneo, blanco y consistente.

**Clave taxonómica para las especies del género *Bactris***

1. Palmas con diámetro menor a 7 cm.....4
2. Palmas con diámetro mayor a 8 cm.....3
3. Hasta 55 pinnas por lado, pinnas rígidas, en grupos poco notables de 2-7, pinnas insertas de forma verticilada, la proximal de cada grupo en ángulo divergente y la distal en ángulo plano.....***B. setulosa***

- Hasta 100 pinnas por lado, pinnas con ápice colgante, en grupos notorios de 3-5, notablemente insertas en varios planos.....*Bactris gasipaes var. Chichagui*
4. Pinnas abundantes 30-60 a cada lado del raquis, lineares.....5  
 Pinnas hasta 25 por lado, sigmoides, con espinas café claro, con el ápice y la base negra..... *Bactris maraja*
5. Pinnas hasta 35 por lado, en grupos de 2-3, insertas en varios planos, espinas amarillas con el ápice y la base negras ..... *B. brongniartii*
- Pinnas 40-60 por lado, uniformemente dispuestas, insertas en un mismo plano, fruto 1 cm de diámetro, pinnas con indumento hirsuto en ambas superficies.....*Bactris pilosa*

**4.2.5.1 *Bactris brongniartii* Mart.**

Palma cespitosa, formando densas agrupaciones en bordes de ríos, de hasta 7 m de alta y 5-7 cm de diámetro (Figura 17). Tallo café claro con nudos notorios, espinas negras o café con la punta y la base negra o café oscuro. Vaina foliar de 35 x 11 cm, con setas marginales y cubierta por espinas café; peciolo verde de 44-110 cm; raquis de 1-2 m, con grupos dispersos de 3-5 espinas; pinnas hasta 35 por lado, en grupos de 2-4 e insertas en diferentes planos, generalmente lineares, rígidas y plegadas en las venas secundarias, con espinitas marginales de 1-3 mm y el ápice péndulo conspicuamente inequilátero y agudo. La pinna media de hasta 70 x 5 cm.



Figura 17. *Bactris brongniartii* Mart. Morfología vegetativa.

Infrutescencia amarilla verdoso a café, prófalo café 15-30 cm, inerme o con pocas espinas amarillas; bráctea peduncular de 50-85 cm, café, tomentosa y cubierta en la cara adaxial por espinas amarillas con la punta y la base parda o negra, en la cara abaxial inerme y tomentosa. Pedúnculo de 21-55 cm de largo y 1-1.5 de diámetro, levemente aplanado, armado y tomentoso; raquis 7-12 cm, con 15-30 raquilas, de hasta 25 cm de largas, frutos inmaduros café de 5 mm.

**4.2.5.2 *Bactris gasipaes* var. *chichagui* (H. Karst.) A.J. Hend.** Palmas de gran porte generalmente cespitosas, aunque pueden encontrarse individuos solitarios, de 7-13 m de alto, 10-20 cm de diámetro (Figura 18, A). Estípite pardo o grisáceo, cubierto por espinas de hasta 15 cm

en los entrenudos, nudos inermes y notorios, bajo la corona persisten algunas vainas foliares antiguas. Corona globosa, con abundantes hojas arqueadas, a veces más de 15, la lámina foliar de hasta 3 m. Vaina café oscuro, tomentosa, de hasta 1 m; peciolo café brillante, con algunas espinas blancas dispersas entre las espinas negras y café; raquis verde de 2-3 m de largo con espinas cubiertas en la base por indumento lanoso blanco a café claro, hacia el ápice inermes o con escasas espinas de 1-6 cm; Caracterizada vegetativamente por las pinnas lineares, de ápice inequilátero lanceolado o agudo, muy abundantes de 90 a más de 100 a cada lado, en diferentes planos e insertas irregularmente en grupos de 3-5, armadas en ambas caras, los márgenes y en las venas secundarias con espinas diminutas café o negras de hasta 5 mm (Figura 18, B); pinnas basales 37 cm; pinnas mediales 54-80 cm de largas y hasta 4 cm de ancho; pinnas apicales 29 cm.

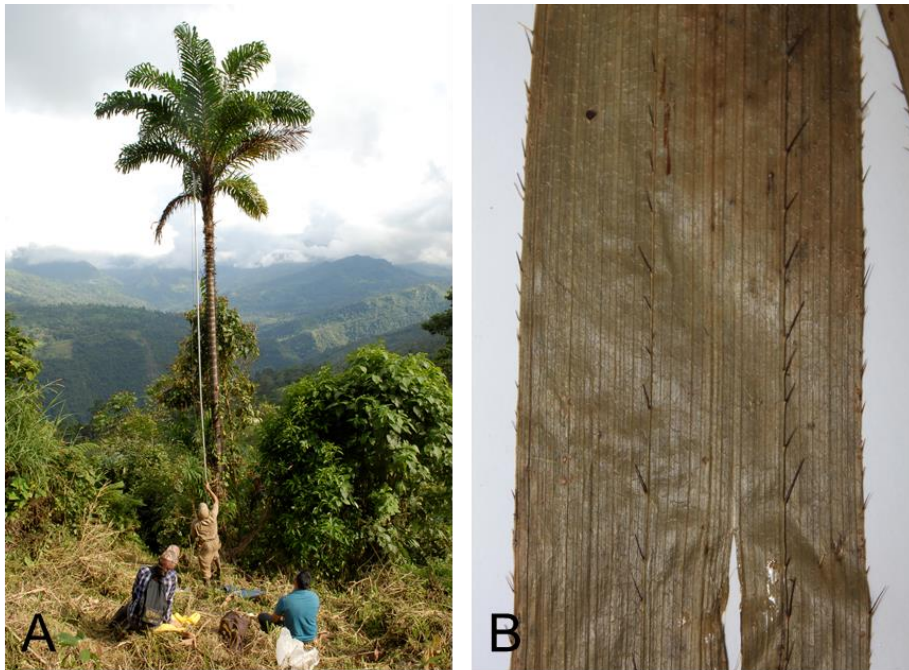


Figura 18. *Bactris gasipaes* Kunth. A. Morfología vegetativa. B. Detalle del haz de la pinna con espinas en las venas secundarias.

**4.2.5.3 *Bactris maraja* Mart.** Palma cespitosa, estípite de hasta 7 m de alto y 2-6 cm de diámetro (Figura 19, A), armado con filas de espinas negras o café con la punta y la base negra, generalmente con pocas hojas desplegadas, hasta 10, la vaina de 16-35 cm; peciolo de 57-62 cm; raquis verdoso a café de 0.8-1.24 m, inerme hacia el ápice de la lámina; pinnas sigmoideas (Figura 19, C), 13-25 a cada lado, tomentosas y suaves en el envés, insertas en diferentes planos e irregularmente distribuidas en grupos de 3-5, de ápice péndulo, acuminado, notoriamente inequilátero, con uno de los lados proyectados en una punta de hasta 10 cm de larga y 2 mm de ancho, con espinitas marginales diminutas a veces no perceptibles; pinna basal 30 x 5 cm; pinna media 46 x 6.5 cm; pinna apical 35 x 13.5 cm.



Figura 19. *Bactris maraja* Mart.. A. Morfología vegetativa *in situ*. B. Infrutescencia inmadura con bráctea peduncular. C. Detalle de la pinna (Escala 5 cm).

Infrutescencia verde a café claro (Figura 19, B); prófalo café claro, con espinas marrones de 0.5-1 cm o glabro; bráctea peduncular 15-40 cm de longitud, café oscuro o pardo claro, inerme en la región basal, armada con espinas café claro y amarillas hasta de 1 cm sobre la cara adaxial, algunas con espinitas marrón oscuro de 3 mm densamente dispuestas; pedúnculo 11-32 cm,

tomentoso y aplanado; raquis reducido con no más de 15 raquillas. Frutos ovoides, rostrados, más anchos que largos inmaduros rojizos a violáceos y verdes hacia el ápice, violetas a negros al madurar, de hasta 1.8 cm de diámetro, los remanentes del perianto connados y armados con espinas diminutas esparcidas.

**4.2.5.4 *Bactris pilosa* H.Karst.** Palma cespitosa, de hasta 5 m de alta y 3-4 cm de diámetro (Figura 20, A), estípite pardo, nudos poco notorios y espinas dispersas en todo el tallo. Con 5-8 hojas desplegadas; vaina de 24-40 cm de larga, cubierta por indumento piloso café; peciolo de 44 cm, fuertemente cubierto por indumento piloso marrón; raquis de hasta 2 m de largo, cubierto por indumento piloso café, con espinas en los márgenes de 0.5-3 cm, que hacia el ápice se van reduciendo en tamaño, hasta quedar inerte en la porción terminal de la lámina; pinnas lineares o lanceoladas (Figura 20, D), 60 a cada lado, uniformemente distribuidas e insertas en un mismo plano, con espinas marginales amarillas o café imperceptibles y cubiertas en la superficie abaxial por indumento piloso café muy claro, en ocasiones con tricomas en ambas caras; pinna basal 44 x 1.5; pinna media 45 x 2.5 cm; pinna apical 22 x 1.5 cm.

Inflorescencia verde amarilla a café pardo madura, prófalo de 45 cm, armado con espinas de 1 cm y espinas amarillas de 5 mm; pedúnculo aplanado, de 24 cm de largo, armado y con indumento piloso; raquis de 6 cm, raquillas basales péndulas de 15 cm, apicales de 13 cm. Frutos ovoides, achatados, violeta oscuro, 1 cm de diámetro (Figura 20, B, C).

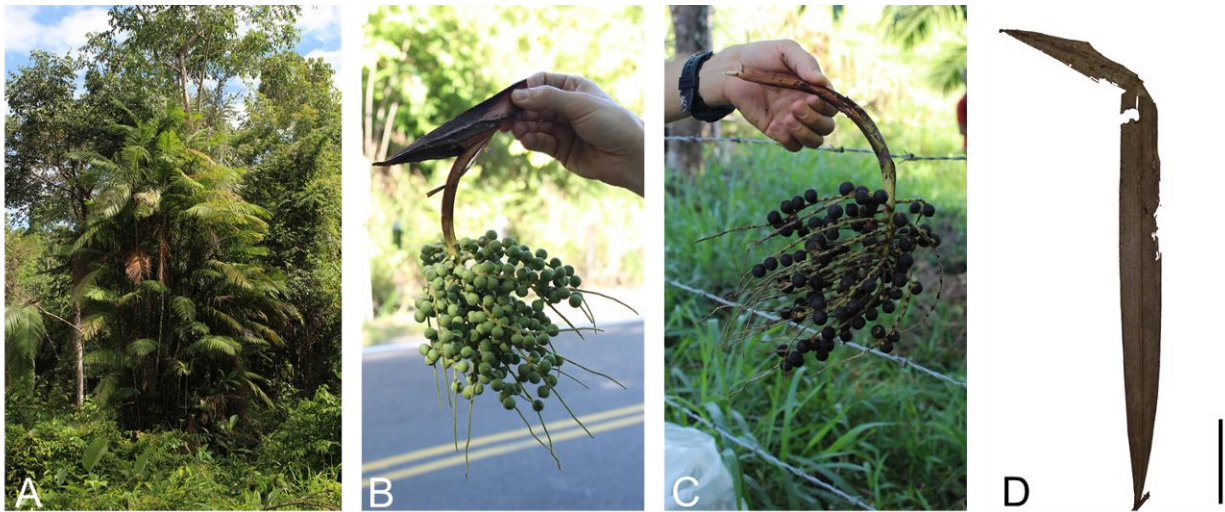


Figura 20. *Bactris pilosa* H. Karst.: A: Morfología vegetativa *in situ*. B. Prófilo e infrutescencia inmadura. C. Infrutescencia madura. D. Detalle de la pinna (Escala 4 cm).

**4.2.5.5 *Bactris setulosa* H. Karst.** Palma generalmente de gran porte, cespitosa, con hasta 19 tallos, los más altos hasta 13 m y diámetro mayor a 8 cm, anillos foliares notorios y entrenudos con abundantes filas de espinas negras ligeramente aplanadas de 10-15 cm de largas (Figura 21, A). Con 4-7 hojas; vaina de 55 cm; peciolo verde, acanalado de 25 cm de largo y 0.5 cm de diámetro, armado con espinas agrupadas de 3-6 en los laterales y en la superficie abaxial; raquis angular, de 1.8 m, con espinas hasta 1/3 de su longitud, quedando inerme hacia el ápice; pinnas lineares o levemente sigmoideas, rígidas, plegadas sobre las venas secundarias que son notorias, glabras en la superficie adaxial y con indumento piloso suave en la superficie abaxial, además con espinitas marginales de hasta 2.5 mm, usualmente con 32-50 pinnas a cada lado, en grupos de 2-7 a veces poco notorios, insertas en varios planos en orden ascendente, la distal de cada grupo inserta en ángulo divergente mientras que la proximal en ángulo plano; pinna basal de 48.5 x 1 cm; pinna medial de 63 x 5 cm; pinna apical de 30 x 4.5.

Inflorescencia amarilla crema, interfoliar o infrafoliar, protógina, bráctea peduncular de 50 x 23 cm, fuertemente armada en el haz, glabra y crema en el envés. Pedúnculo, escasamente armado por espinas de 1-2 mm y cubierto por tomento abundante blanco a café, de 10.5 cm de largo y 2.5 cm de diámetro; raquis inerme y tomentoso de 13 x 0.6 cm; raquillas numerosas, hasta 45 (Figura 21, B, C).

Flores pistiladas de mayor tamaño que las estaminadas, se insertan desde la base de la raquilla hasta 3/4 de la misma en triadas con dos flores estaminadas (Figura 22, A), el cáliz es anular de ápice truncado, con tres lóbulos reducidos, pétalos fusionados formando una corola urceolada, de ápice truncado e irregular, gineceo globoso (Figura 22, B). Flores estaminadas en toda la longitud de la raquilla, sésiles, los sépalos fusionados en la base formando una cúpula trilobulada; pétalos amarillos, ovados, de ápice acuminado, libres; androceo con seis estambres, anteras dorsifijas, filamento delgado y recurvado (Figura 22, C). Frutos maduros de 2 x 1.7 cm, naranja-rojizo al madurar, ovoides y rostrados, el cáliz es persistente en el fruto.



Figura 21. *Bactris setulosa* H. Karst.: Morfología vegetativa y reproductiva *in situ*. A. Habito. B. Inflorescencia sobre la bráctea peduncular. C. detalle de la raquilla con abundantes flores pistiladas en antesis y estaminadas en botón y antesis. D. Infrutescencia madura.

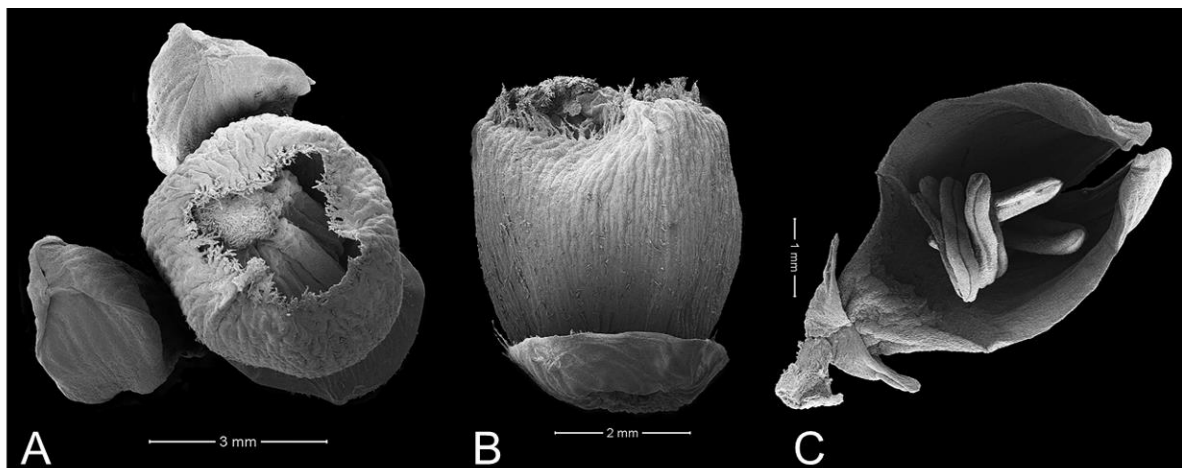


Figura 22. *Bactris setulosa* H. Karst.: Morfología floral. A. Detalle de la triada. B. Flor pistilada, cáliz y corola connados. C. Flor estaminada vista lateral al retirar el pétalo.

**4.2.6 Desmoncus myriacanthos Dugand.** Son palmas trepadoras, de no más de 3.5 cm de diámetro, cespitosas que forman grupos apretados en la base de hasta 20 tallos que alcanzan 20 m de longitud. Los tallos se encuentran cubiertos casi en su totalidad por la vaina de las hojas, su color es blanco verdoso a amarillo muy claro, glabro; hacia la base al caer las hojas el tallo queda desnudo, con los entrenudos y los nudos notorios. Hojas dísticas, insertas en la mayor parte del tallo a lado y lado de este y no en una corona como ocurre generalmente en las palmas. La vaina es tubular y alargada, con abundante indumento piloso café, excrecencias redondeadas y armada con espinas negras de 1-5 cm; peciolo reducido, abaxialmente angular y adaxialmente acanalado; raquis de 1.7 m de longitud, con 26 pinnas a cada lado. En la región apical del raquis se presenta una elongación con pinnas modificadas o acantófilas reflejas que forman el cirro (Figura 23).



Figura 23. *Desmoncus myriacanthos* Dugand. A. Región apical del raquis foliar. B. Detalle del cirro.

**4.2.7 Género *Attalea* Kunth.** El género *Attalea* se compone de las palmas de mayor tamaño encontradas en este estudio, con diámetros que superan los 40 cm, y alturas de hasta 15 m; aunque también incluye especies con tallos subterráneos. En las palmas de este género, usualmente el tallo es masivo, de color pardo a grisáceo, en palmas jóvenes generalmente cubierto en su totalidad por la vaina y la base del peciolo de las hojas antiguas, mientras que en individuos más antiguos se muestra desnudo hacia la base y con estrías longitudinales poco profundas. Las hojas usualmente erguidas o arqueadas, de gran tamaño, llegando a los 7.5 m, simples en las plántulas y densamente pinnadas en la madurez, con hasta 180 pinnas a cada lado, insertas en un mismo plano y distribuidas de forma uniforme, de ápice inequilátero con uno de los lados proyectado. También, las pinnas apicales pueden o no estar fusionadas en sus márgenes con las pinnas contiguas. Las pinnas medias ensanchadas en la región medial y notablemente plegadas en la base, mientras que las pinnas basales se presentan reducidas en longitud y amplitud respecto a las mediales. La vaina es muy resistente, mucho más amplia hacia la base, la cual es persistente en el tallo, de color café. El peciolo puede ser notable de hasta 1.5 m de longitud o muy reducido en algunas especies en las cuales es imperceptible, generalmente triangular con o sin setas laterales. El raquis de hasta 6 m, triangular, presenta una rotación en la región media apical por lo que las pinnas apicales se observan verticales.

La inflorescencia interfoliar, aunque rara vez infrafoliar, una vez ramificada o simple, el pedúnculo de color blanco amarillento a café claro, generalmente cilíndrico o rara vez aplanado, usualmente con indumento escaso hacia la base, puede ser masivo de hasta 5 cm de diámetro y 175 cm de longitud o reducido de 20 cm de longitud y 1 cm de diámetro. La bráctea peduncular de hasta 3 m de longitud, leñosa y resistente, la porción basal cerrada, cubriendo por completo la

región basal del pedúnculo, en el haz con múltiples hendiduras longitudinales profundas, de color café brillante en botón y opaco hacia la maduración de la inflorescencia, en la mayoría de las especies termina apicalmente en una proyección leñosa de hasta 45 cm. El raquis amarillo claro, con indumento blanco escaso, de hasta 2.5 m y 4.5 cm de diámetro, las raquillas 40 cm de longitud y 1 cm de diámetro, cada raquilla subtendida por una bráctea triangular de 0.5 cm. Las inflorescencias se presentan andróginas o unisexuales, solo con presencia de flores estaminadas.

Las flores estaminadas de color amarillo claro, son de forma y tamaño variable, con pétalos planos ovados o cilíndricos alargados de hasta 1.8 cm de longitud. Con seis a más de 20 estambres. Los frutos ovoides, alargados con un acumen de hasta 1 cm, de color café a amarillo al madurar, con perianto persistente, exocarpo puberulento, mesocarpio fibroso o de consistencia carnosa y suave, endocarpio leñoso, firme y consistente con estrías y surcos, los poros germinales son notorios en estos frutos al retirar el epicarpio, con una o hasta tres semillas ovoides, el endospermo con consistencia, sabor y olor similar al de *Cocos nucifera*.

**Clave taxonómica del género *Attalea***

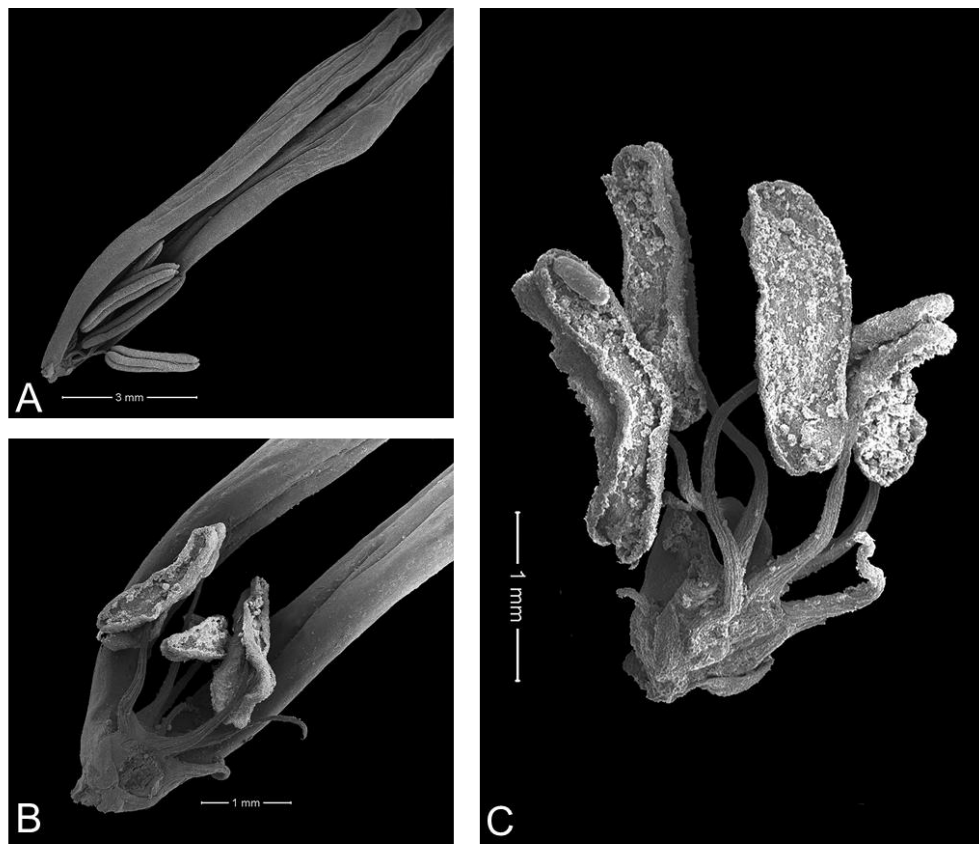
1. Palma con tallo masivo, mayor a 40 cm de diámetro.....2  
     Palma con tallo subterráneo .....*A. nucifera*
2. Flores estaminadas con pétalos planos, ovados, rígidos y 24 estambres.....*A. cohune*  
     Flores estaminadas con seis estambres y anteras de 1.5-2 mm de largas, pétalos cilíndricos,  
     hasta cinco veces la longitud de las anteras.....*A. butyracea*

**4.2.7.1 *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f.) Wess.Boer.** Palmas solitarias, con el tallo masivo de hasta 60 cm de diámetro y 5-15 metros de alta, con abundantes hojas arqueadas desplegadas formando una corona umbeliforme (Figura 24, A). Vaina de 1.5 m, con fibras marginales notorias, la lámina supera los 6 m, con 200 pinnas o más por lado.

Inflorescencia interfoliar, erecta y escasamente tomentosa, de color amarillo crema en pre-antesis, la bráctea peduncular de 2.3 m de larga, café, con el ápice alargado en una proyección de 45 cm (Figura 24, B), pedúnculo terete de 80 x 4 cm, raquis de 80 x 2.5 cm; raquilas basales de 53 cm; raquilas apicales de 25 cm, la región estaminada de la raquila de 3 mm de diámetro. Flores estaminadas amarillas, insertas a partir de 5 cm de la base en las raquilas, cada flor sobre una diminuta bráctea triangular basal de 1 mm, sépalos reducidos de 1.5 mm, imbricados y de ápice acuminado y márgenes irregulares, pétalos cilíndricos, notablemente alargados de 1.5 cm de largo y 1 mm de diámetro, seis estambres, las anteras de 1.5-1.8 mm, de mayor longitud que el filamento y pistilodio ausente (Figura 25).



*Figura 24. Attalea butyracea* (L.f.) Wess.Boer: Morfología *in situ*. A. Tallo masivo y corona umbeliforme. B. Inflorescencia antigua, nótese los pliegues longitudinales en la bráctea peduncular y la porción apical proyectada. C. Porción estaminada de la raquila (Escala: 1 cm).



*Figura 25. Attalea butyracea* (L.f.) Wess.Boer: Morfología de la flor estaminada. A. Flor estaminada, pétalos alargados y cilíndricos, hasta 5 veces la longitud de las anteras. B. Detalle de los pétalos fusionados en la base. C. Detalle de la flor estaminada sin perianto, filamentos de menor longitud que las anteras.

**4.2.7.2 *Attalea cohune* Mart.** Vegetativamente muy similar a *A. butyracea*, son palmas solitarias, de gran porte, con hasta 45 cm de diámetro y más de 10 m de alta, hojas numerosas, arqueadas o erguidas (Figura 26, A), la vaina hasta 1 m; peciolo de 1.5 m; raquis de hasta 6 m. Pinnas muy numerosas, hasta 180 a cada lado, insertas uniformemente y en el mismo plano, la pinna media de 1.2 m de larga y 7 cm de ancha.

Inflorescencia interfoliar, erecta; la bráctea peduncular de gran tamaño, 3 m de larga, pedúnculo terete de 1.75 m x 4.5 cm; raquis de 1.22 m; raquillas de 20 cm de largas, cubiertas por espinas diminutas, imperceptibles a simple vista, muy escasas. La región estaminada de la raquilla de 0.6 - 0.8 mm de diámetro, caracterizada por presentar hendiduras notorias donde se insertan las flores estaminadas (Figura 26, B). Flores estaminadas con pétalos aplanados, ovados y de ápice acuminado, con 24 estambres y anteras retorcidas. Frutos cafés, de pericarpio leñoso, 8 cm de longitud y 4.5 cm de diámetro, rostrados con un apículo de 0.7-2 cm, con el cáliz y la corola persistente (Figura 26, C).

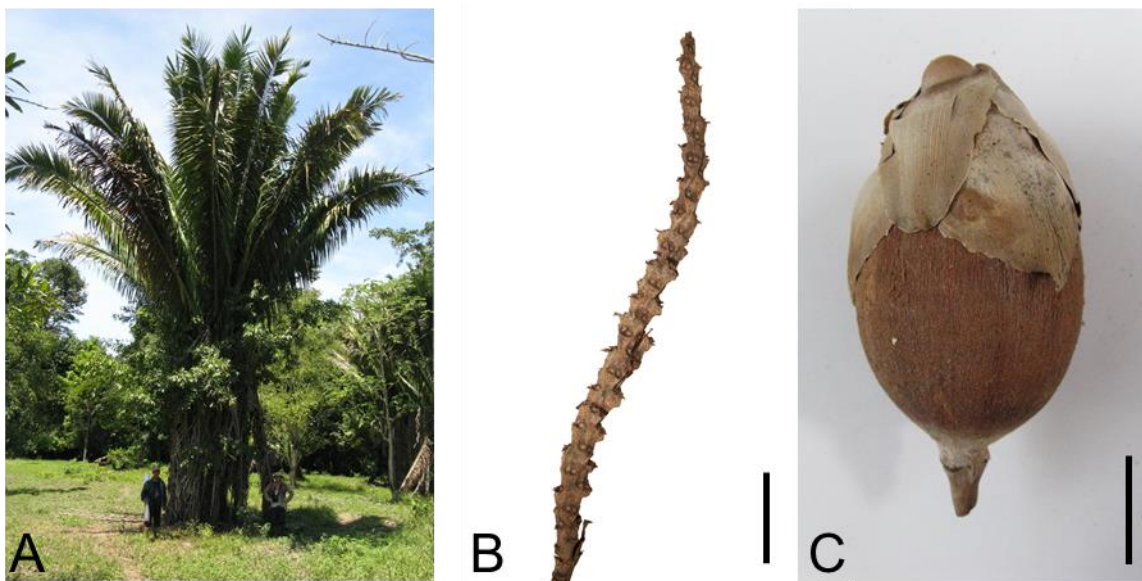


Figura 26. *Attalea cohune* Mart.: Morfología *in situ*. A. Tallo masivo y corona en forma de embudo. B. Porción estaminada de la raquila. C. Fruto rostrado, con perianto persistente (Escala: B. 2 cm. C: 2 cm).

**4.2.7.3 *Attalea nucifera* H.Karst.** Palma con tallo subterráneo, corona de hojas erecta o erguida, sale directamente del suelo (Figura 27, A), peciolo verde o amarillo de 20 cm de largo, escasamente tomentoso hacia la base, raquis de hasta 4 m, con 90 pinnas a cada lado insertas uniformemente y en el mismo plano.

Inflorescencia infrafoliar o interfoliar, erecta, la estaminada amarilla crema en antesis y café después de la floración. Las raquillas reducidas de no más de 5 cm se insertan unilateralmente hacia el plano frontal del raquis (Figura 27, B). Flor estaminada amarilla, pétalos ovados, aplanados, de ápice agudo y márgenes irregulares, conteniendo por completo el androceo, este último se compone de seis estambres, con filamentos más cortos que las anteras, se observa que las anteras se bifurcan hacia la porción del conectivo (Figura 28).

En la infrutescencia, los frutos se insertan muy juntos hacia el ápice del raquis (Figura 27, C). Fruto café oscuro brillante, 6 cm de largo y 4 cm de diámetro, rostrado con un apículo verdoso de 1 cm, exocarpo puberulento, mesocarpo blanco amarillento, fibroso, con 1-3 semillas, endocarpo homogéneo blanco.

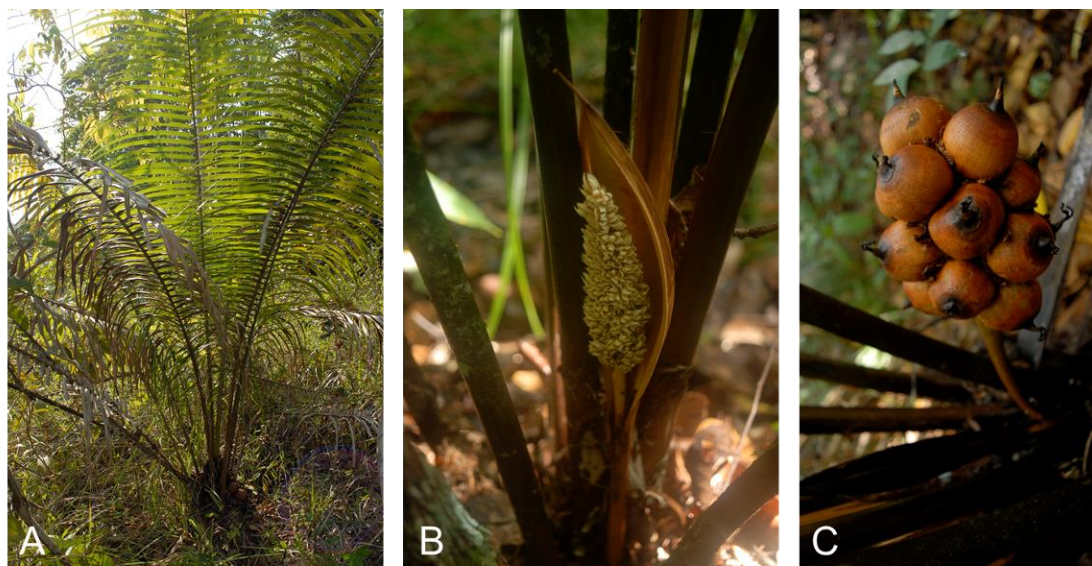


Figura 27. *Attalea nucifera* H. Karst: Morfología *in situ*. A. Habito, tallo subterráneo. B. Inflorescencia estaminada, las flores se disponen solo hacia el plano frontal. C. Infrutescencia, los frutos se insertan muy juntos en el raquis.

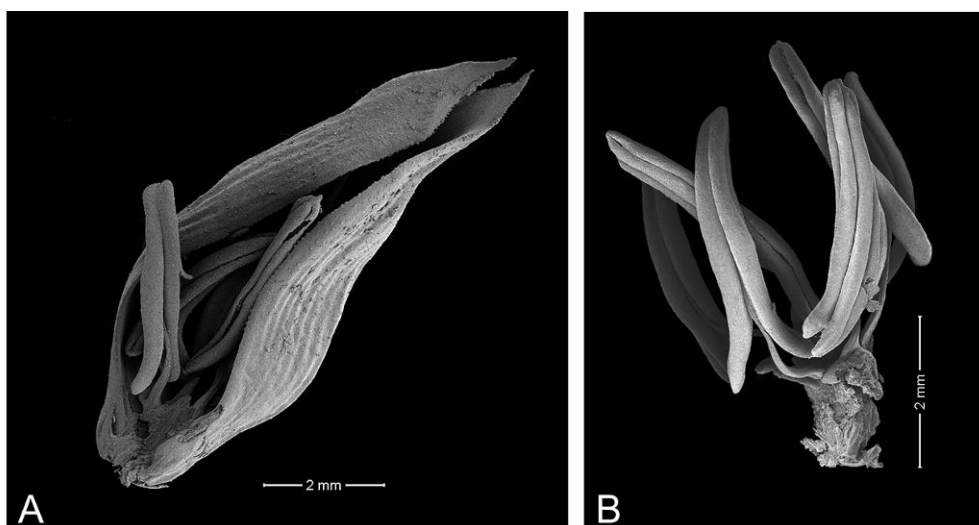


Figura 28. *Attalea nucifera* H. Karst: Morfología de la flor estaminada. A. Vista lateral de la flor estaminada al retirar un pétalo. B. Flor estaminada sin perianto, las anteras se bifurcan en la región basal.

**4.2.8 Cocos nucifera L.** Palmas solitarias de hasta 15 m de altura y 25 cm de diámetro, el tallo grisáceo, inerme con nudos notorios, lamina más de 3 m; raquis amarillo, triangular, con tomento blanco, numerosas pinnas a cada lado, plegadas sobre la vena media que es amarilla y generalmente de 1 m de largas y 5 cm de anchas.

Inflorescencia amarilla, con tomento blanco en el pedúnculo, flores estaminadas amarillas, con seis estambres, pistilodio blanco trilobulado. Los frutos jóvenes se disponen hacia la base de la raquila, globosos cuando inmaduros, al madurar verdes a amarillo verdoso, 20 cm de longitud, exocarpo con tres ángulos marcados, perianto persistente, ampliamente ovado, poros de germinación notorios al retirar el mesocarpo que es de color blanco amarillo a cobrizo; endocarpo leñoso café, endospermo blanco, homogéneo, comestible de 1.5 cm de espesor.

**4.2.9 *Elaeis oleífera* (Kunth) Cortés.** Palma solitaria, 5 m de alto, tallo pardo oscuro a negro, erecto o postrado de 30-40 cm de diámetro, cubierto en su mayoría por vainas foliares de hojas antiguas. Hojas numerosas, erguidas o erectas; vaina de 1 m de largo y 30 cm de ancho en la base; peciolo 1 m de largo, verde, armado en el haz a cada lado con una fila de aguijones curvos, redondeado en el envés y angular en el haz; raquis 4-5 m de largo; más de 100 pinnas a cada lado, rígidas o con el ápice levemente péndulo, uniformemente distribuidas e insertas en el mismo plano; la pinna media 89 x 3.5 cm.

Infrutescencia erecta, interfoliar; el pedúnculo de 10-30 cm de largo y 5-6 de diámetro; el raquis 40 cm, con abundantes raquillas de 10-15 cm. Frutos amarillo crema, ovoides inmaduros, densamente dispuestos y apretados entre ellos, de 3-4 cm de largo y 2 cm de ancho, mesocarpo aceitoso, pericarpo amarillo brillante, endospermo homogéneo. Cada fruto subtendido por una bráctea rígida y acuminada que sobresale de la infrutescencia.

## 5. Discusión

### 5.1 Riqueza de especies

A partir de registros previos consultados, la tribu Cocoseae contaba con 19 especies y 7 géneros, configurándose como la tribu más diversa del departamento. Nuestros resultados mostraron relativa concordancia con dichos registros. Se confirma a Cocoseae como la tribu más diversa en Santander, con 21 especies repartidas en ocho géneros.

A nivel de subtribus, en el departamento la subtribu Attaleinae, sigue estando compuesta por tres especies del género *Attalea*. (Bernal et al., 2015; Galeano & Bernal, 2010; Henderson et al., 1995). Aunque se incluyó el registro de la especie *Cocos nucifera* L, lo que corrobora la amplia distribución de la especie en los trópicos del mundo (Galeano & Bernal, 2005, 2010; Gunn, 2004; Henderson et al., 1995).

Entre las subtribus, la subtribu Bactridinae presentó la mayor riqueza de especies en Santander con 16 especies. Previamente se habían registrado 15 especies (Apéndice B) (Galeano et al., 1995; Bernal & Borchsenius, 1996, 2010; Galeano & Bernal, 2010). A pesar de la aparente similitud, es el grupo con mayor variación con respecto a los registros precedentes. Uno de los nuevos reportes para el departamento fue *Aiphanes suaita* R. Bernal, Sanín & Castaño, especie endémica de Santander (Bernal, Castaño, & Sanín, 2019). Así, mientras en los registros previos el género *Aiphanes* se componía de 5-6 especies en Santander (Bernal et al., 2015; Galeano & Bernal, 2010), en este estudio se registraron siete (*Tabla 1*). Uno de los nuevos registros fue la especie *A. hirsuta* Burret, colectada en 1999, en el municipio de Suaita y depositada en COL (Apéndice B); sin embargo, aunque los catálogos nacionales no la mostraban como componente de la riqueza de palmas de Santander, en el presente estudio fue colectada en la misma localidad (*Tabla 1*). Otro es el caso de *A. concinna* H.E. Moore, especie representada por especímenes colectados en

Santander por Diaz (1634) y Tellez (665) depositados en el COL (Apéndice B), y que registramos al sur del departamento, pero que ha sido omitida en el Catálogo de Plantas y Líquenes de Colombia como Componente de la flora de Santander (Bernal et al., 2015; Galeano & Bernal, 2010).

Contrario a lo mostrado en el género *Aiphanes*, el género *Bactris* presentó cambios en detrimento de la diversidad con respecto a lo reportado en las colecciones y la literatura. Al compilar los registros de la literatura reciente y la revisión de las colecciones en los herbarios se encontraron registros de siete especies en Santander (Apéndice B) (Bernal et al., 2015; Galeano & Bernal, 2010), mientras que durante el muestreo se registraron solo cinco. Las especies *B. barronis* L.H.Bailey y *B. coloradonis* L.H.Bailey, no fueron encontradas. Se considera que la gran extensión del departamento y las difíciles condiciones de acceso y recorrido en las zonas en las que se han registrado estas dos especies, son las principales causas de lo mencionado anteriormente. Así, es muy probable que estas dos especies se mantengan en localidades no muestreadas en el departamento.

La riqueza de los géneros *Acrocomia* y *Astrocaryum* fue constante en la literatura, las colecciones (COL, HUA, JAUM, UIS) y este estudio, con una y dos especies respectivamente. (Apéndice B). Además, en esta subtribu fue incluido el primer registro del género *Desmoncus* para el Herbario UIS, representado por la especie *D. myriacanthos* Dugand. una colección previa (Apéndice B) y la literatura hacían presumible su presencia en el departamento (Bernal et al., 2015; Galeano & Bernal, 2010; Galeano et al., 1995).

Por ultimo y no menos importante, es el registro de la palma de aceite americana *Elaeis oleífera* (Kunth.) Cortés, en las tierras bajas del departamento como único componente de la subtribu Elaidinae.

## 5.2 Distribución y hábitat

Las especies de la tribu Cocoseae se distribuyen en la mayoría de los ecosistemas del país, desde las tierras bajas, cálidas y húmedas del caribe, Chocó biogeográfico y la amazonia hasta los bosques montanos a 2800 msnm en los Andes, con ausencia en los ecosistemas desérticos, xerofíticos, de paramo y los glaciares (Galeano & Bernal, 2005; Galeano et al., 1995; Galeano & Bernal, 2010). En Santander las especies de la tribu Cocoseae gozan de una amplia distribución, sólo en los bosques xerofíticos del cañón del río Chicamocha y los ya mencionados ecosistemas de paramos no registran especies de la tribu Cocoseae (Albesiano & Rangel, 2006; Galeano & Bernal, 2010).

Dentro de la tribu, es posible identificar grupos afines a las diferentes zonas de vida. Los miembros de la subtribu Attaleinae se distribuyen principalmente en las zonas bajas del Magdalena medio, y a orillas de los ríos Suarez, Sogamoso, Servita y Chicamocha, hasta los 1000 msnm. La especie endémica *A. nucifera* H. Karst. es la que presenta la distribución más reducida, encontrándose únicamente habitando el sotobosque en los bosques húmedos de la reserva Cabildo Verde en Sabana de Torres. Así, por su área de distribución restringida se considera una especie vulnerable (Galeano & Bernal, 2005; Galeano & Bernal, 2010). De igual forma *A. cohune* Mart. puede verse conservada en potreros en el valle del Magdalena, las plántulas o individuos jóvenes no logran prosperar, por este motivo y dado que su distribución en Colombia se limita a la cuenca media del río Magdalena, se ha catalogado como una especie en peligro (Galeano & Bernal, 2005, 2010). En esta región, sus poblaciones comparten territorio con *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f.) Wess.Boer. de amplia distribución en las tierras bajas del país y desde el sur de Brasil y Paraguay hasta México, en las pendientes bajas de los andes donde alcanza hasta 1600 m de altitud (Galeano

& Bernal, 2010; Henderson, 1994; Henderson et al., 1995; Meerow et al., 2009; Pintaud, Galeano, et al., 2008). Es importante resaltar que *Attalea* se destaca debido a su importancia económica y cultural (Freitas et al., 2016; Henderson et al., 1995; Ledezma & Galeano, 2014).

Por otra parte, las especies de la subtribu Bactridinae pueden habitar en las tierras bajas, así como presentarse en los Andes y la Serranía de los Yariguíes hasta los 2600 msnm. Dentro de la subtribu, el género *Astrocaryum* se encontró exclusivamente en el piedemonte y el valle del Magdalena, representado por dos especies. La especie *A. malybo* H. Karst. se distribuye desde el valle medio del Magdalena hacia el caribe hasta alcanzar la frontera con Panamá (Galeano & Bernal, 2010; Kahn, 2008) y la especie endémica *A. triandrum* Galeano et al. únicamente presente en el Magdalena medio, desde Caldas hasta Santander donde se observa generalmente en zonas abiertas o preservada en potreros (Galeano & Bernal, 2010; Galeano, Bernal, & Kahn, 1988), ambas consideradas en peligro de extinción (Galeano & Bernal, 2005). De otro lado, el género *Aiphanes* concentra su diversidad en las estribaciones de los Andes Orientales y la Serranía de los Yariguíes, a partir de 800 y hasta 2600 msnm. Esto había sido descrito previamente por Borchsenius y Bernal (1996) que encontraron la máxima diversidad del género en los Andes, con algunas pocas especies que habitan bajo los 500 msnm. Cabe resaltar que se encontró que generalmente hay pocos individuos de cada especie aunado a su distribución restringida, por lo que la mayoría de las especies del género en Santander se encuentran en alguna categoría de Amenaza. Un ejemplo claro de ello, es la especie *A. graminifolia* Galeano & R. Bernal considerada como una de las palmas en mayor peligro de extinción del mundo (Jiménez, Castaño, & Bernal, 2019). Por último, en este género se registró ampliación en la distribución de *A. Hirsuta* Burret al encontrarse en la cordillera Oriental en Suaita y en estribaciones de la Serranía de los Yariguíes

en el Carmen de Chucurí; especie previamente conocida solo en las cordilleras oriental y occidental.

Contrario a lo mostrado por *Astrocaryum* y *Aiphanes*, el género *Bactris* mostró rangos de distribución más amplios en el departamento. Las especies del género ocupan zonas bajas y húmedas del valle del Magdalena, donde se encontraron las especies *B. brongniartii* Mart., *B. maraja* Mart. y *B. pilosa* H.Karst., y donde según las colecciones se distribuyen también las especies *B. barronis* L.H.Bailey y *B. coloradonis* L.H.Bailey (Apéndice B), y en la Cordillera oriental como en la Serranía de los Yariguíes hasta los 1800 m de elevación donde se encuentran poblaciones pequeñas o individuos aislados de *Bactris gasipaes* Kunth y *Bactris setulosa* H.Karst. distribuciones afines a lo registrado por Galeano y Bernal (2010) y Henderson *et al.* (1995, 2000).

Las especies *A. aculeata* (Jacq.) Mart., *D. myriacanthos* Dugand, *C. nucifera* L. y *E. oleifera* (Kunth) Cortés, se encontraron habitando zonas húmedas y secas del valle del Magdalena. Estos registros confirman la amplia distribución de las especies mencionadas (Galeano & Bernal, 2010; Henderson *et al.*, 1995); aunque algunas de estas habían permanecido sin colecciones en el Herbario UIS (Apéndice C).

### **5.3 Morfología y selección de caracteres diagnósticos**

Con base en las descripciones detalladas previamente presentadas, y sumado al análisis comparativo hecho tras consultar los especímenes de los herbarios, en esta sección se profundiza en los caracteres morfológicos, ya sea vegetativos o reproductivos, cualitativos o cuantitativos, que dada su variabilidad permita darle uso como diagnóstico en la determinación de cada género y especie, y cuya importancia taxonómica es imprescindible en la determinación de la flora de la tribu Cocoseae presente en el departamento.

La base principal en la formulación de las claves taxonómicas en este trabajo fueron los caracteres cualitativos, se hace constante referencia a la presencia o ausencia del carácter, así como al estado del carácter (Apéndice A). Así mismo, caracteres cuantitativos como la altura, el diámetro y las magnitudes de los órganos se consideraron en la selección de caracteres diagnóstico por su utilidad práctica en la taxonomía al interior de la tribu Cocoseae (Apéndice A).

En ese orden, se dio prioridad en la selección a los caracteres extraídos de los órganos reproductivos, dada su reconocida importancia taxonómica a nivel de géneros y al interior de los mismos (Baker et al., 2009; Freitas et al., 2016). De igual manera, y dado que algunas colecciones carecen de órganos reproductivos, fue necesario a partir del estudio detallado de la morfología vegetativa discernir los caracteres variables dentro de la tribu, que permiten la selección de caracteres diagnósticos sencillos de identificar y comparar (Galeano & Bernal, 2010; Henderson et al., 1995).

Así pues, como se mencionó en el marco teórico de este trabajo, la composición de la tribu se conformó a partir de estudios moleculares y morfológicos (Baker et al., 2009; Baker & Dransfield, 2016; Dransfield et al., 2008). Es por ello por lo que en el presente estudio la selección de caracteres diagnóstico no tiene el fin de desarrollar teorías o hipótesis alternas a las aceptadas en Baker & Dransfield (2016) para las subtribus Attaleinae, Bactridinae y Elaidinae, sino que se buscó contribuir al conocimiento de la morfología de las especies, sin encaminarse a la delimitación o descripción de subespecies o variedades.

### 5.3.1 Subtribu Attaleinae.

**5.3.1.1 Género *Attalea* Kunth.** En las especies de Santander, la forma y disposición de las pinnas es un carácter constante. Se encontró además que el diámetro del estípote, la forma de la corona, el número de hojas y pinnas es escasamente variable entre algunas especies por lo cual su importancia taxonómica es complementaria. Los frutos son similares entre las especies, pero presentan singulares como el tamaño de los remanentes del perianto o el número de semillas, que podrían evaluarse en profundidad con nuevas colecciones y estudios morfométricos. En cuanto a la taxonomía del género, estudios previos han propuesto múltiples caracteres como diagnósticos a nivel reproductivo, estos se basan en la inserción y morfología de la flor estaminada; sépalos reducidos y pétalos notoriamente más alargados que los demás verticilos florales, estambres generalmente de menor tamaño que los pétalos y anteras rectas o retorcidas en forma de espiral. Aunque el género se encuentra esclarecido, la determinación y caracterización de algunas especies se ha mantenido en discusión (Freitas et al., 2016; Galeano et al., 1995; Henderson, 1994). Este trabajo confirma que las especies presentes Santander al igual que otras especies del género pueden clasificarse basándose en los caracteres reproductivos que yacen en la inflorescencia estaminada. Caracteres como el tamaño y forma de las raquillas son diagnóstico entre especies. Así mismo, la flor estaminada contiene caracteres diagnósticos, en conjunto son; la inserción de la flor en la raquilla, la forma de los pétalos, el número de estambres, el tamaño de la antera y su forma.

**5.4.1.2 Género *Cocos* L.** El género es monoespecífico, al comprender una única especie (*Cocos nucifera* L.). Es la palma cultivada más importante del planeta, se distribuye de forma natural y en cultivo a través de todos los trópicos del mundo, por ello su diagnosis es ampliamente reconocida y no se discute en esta sección (Balick & Beck, 1990; Gunn, 2004).

### **5.3.2 Subtribu Bactridinae**

**5.3.2.1 *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Mart.** El género es endémico del neotrópico está conformado por tres especies: *A. crispa* endémica de Cuba, *A. hassleri* de las zonas bajas de Brasil y *A. aculeata* desde México hasta Argentina (Galeano & Bernal, 2010; Henderson et al., 1995; Pintaud, Galeano, et al., 2008). Esta última, componente característico de las regiones cálidas de Colombia, donde se reconoce por su tallo columnar, corona globosa y múltiples usos (Ciconini et al., 2013; Galeano & Bernal, 2010; Gonçalves et al., 2012). A pesar de describir su morfología, no se desarrolló selección de caracteres diagnósticos para esta especie.

**5.3.2.2 Género *Aiphanes* Willd.** Actualmente, se aceptan 31 especies de *Aiphanes*; 24 de estas se distribuyen en Colombia, lo que lo convierte en el país más rico en especies del género (Bernal et al., 2015; Bernal & Borchsenius, 2010; Galeano & Bernal, 2010). Aunado a ello, tras nuevas colecciones se han descrito nuevas especies, entre ellas *A. suaita* R. Bernal, Sanín & Castaño y *A. argos* R. Bernal, Borchs. & Hoyos-Gómez, la segunda descrita en 2017 y distribuida en una pequeña área en Antioquia (Bernal, Hoyos-gómez, & Borchsenius, 2017).

El género se agrupa morfológicamente por el hábito espinoso, las pinnas praemorsas y las inflorescencias protándricas (Bernal & Borchsenius, 1996, 2010). Sin embargo, a nivel de especies, se han presentado constantes cambios, lo anterior se debe en primera medida a la variabilidad morfológica que puede tener una especie y en segundo lugar a que es uno de los

géneros de palmas menor representado en los herbarios (Bernal & Borchsenius, 1996, 2010; Galeano & Bernal, 2010), como se observó en este estudio donde solo tres de las siete especies de Santander estaban representadas por colecciones en el Herbario UIS. Dicho esto, para comprender la taxonomía de las especies del género, estudios previos han recurrido al uso de un grupo de características morfológicas y de distribución para caracterizar cada especie, entre los que se han incluido, las dimensiones del estípote, la disposición de las hojas, la forma y magnitudes de las pinnas, el número de pinnas y su distribución en el raquis. Así mismo han usado caracteres reproductivos, estos basados principalmente la variación en el tamaño, color y disposición de los órganos florales masculinos. Estas variables en la flor estaminada se ha propuesto como consecuencia de los diferentes modos y/o tipos de polinización. Además, otros caracteres que pueden variar entre las especies se observan en el fruto, en cuanto a su tamaño, color y epicarpo (Bernal & Borchsenius, 1996, 2010).

En concordancia con lo anteriormente expuesto, durante este trabajo se encontró que los caracteres vegetativos son determinantes en la taxonomía de las especies del género. Caracteres como las dimensiones del tallo y el hábito, ya sea cespitosa o solitaria, permiten de manera práctica la segregación de especies al interior del género; así mismo en las hojas, la inserción es clave en la taxonomía, pues una especie presenta hojas dísticas, mientras las demás especies las presentan polísticas. También se registró que la forma, dimensiones, pubescencia y consistencia de las pinnas, varía entre las especies y es estable entre individuos de la misma especie.

En este orden, al igual que Bernal & Borchsenius (1996, 2010) en este estudio se encontraron diferencias en la morfología de los caracteres reproductivos entre las especies. Entre estos, un carácter determinante taxonómicamente es la ramificación de la inflorescencia, sea ramificada o simple, pues en Santander solo una especie presenta inflorescencia simple. También, se agrega el

uso del color de la inflorescencia en antesis como carácter que permite segregar grupos de especies, pues se observaron inflorescencias amarillas crema, verdes y rojizas. Así mismo se confirma que la inserción de la triada sea levemente hundida en la raquila o sobre la misma, y la posición en la que las flores se unen a la raquila sea perpendicular o en ángulos más cerrados son caracteres diagnóstico entre especies como lo indicó en Bernal *et al.*, (2019). Otros caracteres reproductivos determinantes en la taxonomía de las especies se hallaron en las flores estaminadas, en paralelo a lo encontrado por Bernal & Borchsenius (1996, 2010), estos son el color de los pétalos, que se observaron blancos, purpúreos o amarillos y el tamaño de las anteras y los filamentos. Ahora bien, como novedad a nivel reproductivo, se encontraron diferencias en la morfología de las flores pistiladas, en estas se observó diferencias en el tamaño, al igual que el color e indumento de los pétalos, la profundidad y forma de los lóbulos del anillo estaminodial y en una especie se observó gineceo armado.

**5.3.2.3 Género *Astrocaryum* G. Mey.** *Astrocaryum* agrupa las palmas con las espinas más notorias de la subtribu en Santander. las especies de este género se han agrupado gracias a la característica disposición de las flores pistiladas en la base de la raquila y generalmente separadas de la región estaminada de la raquila (Galeano & Bernal, 2010; Kahn, 2008; Pintaud, Millán, & Kahn, 2008). La taxonomía del género fue estudiada en varias ocasiones durante los siglos 19 y 20 (Kahn, 2008). sin embargo, inconsistencias en la taxonomía y caracterización de las especies fueron constantes en este lapso.

Actualmente, F. Khan en 2008 propuso una clasificación taxonómica al interior de *Astrocaryum* basado en caracteres como la morfología del fruto, la inserción y composición de las flores estaminadas y la disposición de las flores en las raquillas, incluso adicionó algunos caracteres

vegetativos en su clasificación (Khan, 2008). Afín a lo postulado por Khan (2008), las dos especies encontradas en el departamento de Santander presentan una morfología variable y son fácilmente distinguibles mediante el uso de caracteres vegetativos o reproductivos. En este sentido, caracteres como la forma del fruto, el epicarpo armado o glabro y el tallo aéreo o subterráneo concuerdan con la literatura por su utilidad taxonómica. Cabe resaltar que la inserción de 2-4 frutos en la región basal de las raquillas en *A. malybo* son un carácter diagnóstico entre las especies ya que no se comparte con *A. triadrum* donde una única flor pistilada se inserta en la base de la raquilla.

**5.3.2.4 Género *Bactris* Jacq. ex Scop.** Actualmente, se reconocen parcialmente 80 especies de *Bactris* entre las que están en revisión y las aceptadas (Dransfield et al., 2008; Govaerts, Dransfield, Zona, Hodel, & Henderson, 2019). Su distribución va desde México hasta Brasil, aunque son típicos en zonas bajas, se encuentran en una gran variedad de hábitats, en Colombia el foco de diversidad se presenta en el Chocó biogeográfico y la Amazonia (Bernal et al., 2015; Galeano & Bernal, 2010).

El género agrupa palmas generalmente cespitosas, con pinnas enteras, lanceoladas a sigmoideas, las flores estaminadas son usualmente sésiles o sostenidas por un pedicelo poco notorio y las flores pistiladas de pétalos connados. Sin embargo, como se comprobó en este estudio, pocas colecciones representan las especies del género, en el caso del Herbario UIS, solo una de las siete especies registradas para el departamento estaba representada y el total de colecciones hechas en el departamento para el género no superaba las 20 (Apéndice B). Aunado a la pérdida de los tipos y a los pocos estudios del género y las especies, la taxonomía al interior del género se mantiene en discusión (Galeano & Bernal, 2010; Henderson, 2000).

A causa de que algunas especies no se encontraron en estadios reproductivos comparables, las especies del género presentes en Santander se clasificaron taxonómicamente mediante el uso exclusivo de caracteres vegetativos. De esta manera, fue necesario apelar a caracteres que en conjunto permitieron una determinación acertada de las especies. Así, y en acuerdo a lo propuesto por Henderson (2000) se encontró que el diámetro y altura de la palma; el color de las espigas; el número de pinnas, su tamaño, forma, indumento e inserción en el raquis son caracteres clave en la taxonomía de las especies. Sin embargo, cabe resaltar que esta clasificación tiene un alcance limitado por el bajo número de especímenes que se ingresaron a las colecciones dada la reconocida variabilidad de las especies del género. Ampliar el muestreo, permitiría mejorar las colecciones y lograr una comparación de los caracteres reproductivos entre las especies del género con el fin de establecer una clasificación del género.

**5.3.2.5 *Desmoncus myriacanthos* Dugand.** Se reconoce por ser trepadora, y por tener el raquis modificado hacia el ápice, donde las pinnas son remplazadas por estructuras a forma de gancho, compactas y mucho más cortas que las pinnas, denominado cirro, que le permiten trepar sobre la vegetación, la morfología de la especie no se discute por ser monotípica en Santander (Galeano & Bernal, 2010; Galeano et al., 1995; Pintaud et al., 2008).

### 5.3.3 Subtribu Elaeidinae.

**5.3.3.1 *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés.** El género *Elaeis* comprende dos especies, *E. guineensis* del oeste africano y *E. oleifera* se distribuye en las tierras cálidas desde el noroccidente de Colombia hasta Nicaragua (Galeano & Bernal, 2010; Galeano et al., 1995). Por su potencial económico se han desarrollado estudios con el fin de mejorar las plantaciones de *Elaeis guineensis* (Cadena, Prada, Perea, & Romero, 2013). Estos estudios han aportado al conocimiento en la morfología de la especie, a causa de ello no se discute en este trabajo.

## 6. Conclusiones

La tribu Cocoseae está conformada por 8 géneros y 21 especies, lo que representó un aumento en la diversidad florística de Santander y ratifica la tribu Cocoseae como la más diversa del departamento. En cuanto a su distribución, la tribu tiene su mayor diversidad en el Magdalena medio. Sin embargo, el género *Aiphanes* es un elemento diverso en la región andina.

Las especies de la tribu Cocoseae presentes en Santander fueron caracterizadas. La taxonomía de la tribu se soporta en la morfología de los órganos reproductivos, de este modo una clasificación basada en descripciones vegetativas es limitada y el uso de caracteres vegetativos debe aplicarse como complemento a nivel taxonómico.

Se actualizó la colección de referencia del Herbario UIS, se incluyeron 11 nuevos registros de especies y un género. Cuatro de los registros representan ampliación en la distribución de especies de la tribu en Colombia.

**Referencias Bibliográficas**

- Albesiano, S., & Rangel, O. J. (2006). Structure of the plant communities from Chicamocha canyon , 500-1200 m; Santander , Colombia : a tool for conservation. *Caldasia*, 28(2), 307–325.
- Asmussen, C. B., Dransfield, J., Deickmann, V., Barfod, A. S., Pintaud, J., & 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(March), 15–38.
- Baker, W. J., & Dransfield, J. (2016). Beyond Genera Palmarum : progress and prospects in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(February), 207–233.
- Baker, W. J., Norup, M. V., Clarkson, J. J., Couvreur, T. L. P., Dowe, J. L., Lewis, C. E., ... Chase, M. W. (2011). Phylogenetic relationships among arecoid palms ( Arecaceae : Arecoideae ). *Annals of Botany*, 108(March), 1417–1432.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcr020>
- Baker, W. J., Savolainen, V., Asmussen, C. B., Chase, M. W., Dransfield, J., Forest, F., ... Wilkinson, M. (2009). Complete generic-level phylogenetic analyses of palms (Arecaceae) with comparisons of supertree and supermatrix approaches. *Systematic Biology*, 58, 240–256.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syp021>
- Balick, M. J., & Beck, H. T. (1990). Useful palms of the world: a synoptic bibliography. *New York. Columbia University Press. Biology and Resource Management Series*.
- Bernal, R., & Borchsenius, F. (1996). Aiphanes (Palmae). *Flora Neotropica*, 70(Monograph 70), 1–94.

- Bernal, R., & Borchsenius, F. (2010). Taxonomic novelties in *Aiphanes* (palmae) from Colombia and Venezuela. *Caldasia*, 32, 117–127.
- Bernal, R., Castaño, F., & Sanín, M. J. (2019). A new, overlooked species of *Aiphanes* (Arecaceae) from Santander, Colombia. *Phytotaxa*, 405(2).
- Bernal, R., & Ervik, F. (1996). Floral Biology and Pollination of the Dioecious Palm *Phytelephas seemanii* in Colombia: An Adaptation to Staphylinid Beetles. *Biotropica*, 28(Part B), 682–696.
- Bernal, R., Gradstein, S. R., & Celis, M. (2015). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia.
- Bernal, R., Hoyos-gómez, S. E., & Borchsenius, F. (2017). A new, critically endangered species of *Aiphanes* (Arecaceae) from Colombia. *Phytotaxa*, 298(1), 65–70.
- Bjorholm, S., Svenning, J., Skov, F., & Balslev, H. (2005). Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 423–429. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2005.00167.x>
- Cadena, T., Prada, F., Perea, A., & Romero, H. M. (2013). Lipase activity, mesocarp oil content, and iodine value in oil palm fruits of *Elaeis guineensis*, *Elaeis oleifera*, and the interspecific hybrid O × G (*E. oleifera* × *E. guineensis*). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 93(3), 674–680.
- Ciconini, G., Favaro, S. P., Roscoe, R., Miranda, C. H. B., Tapeti, C. F., Miyahira, M. A. M., ... Naka, M. H. (2013). Biometry and oil contents of *Acrocomia aculeata* fruits from the Cerrados and Pantanal biomes in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Industrial Crops & Products*, 45, 208–214. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.12.008>

- Comer, J., Zomlefer, W. B., Barrett, C. F., Davis, J. I., Stevenson, D. W., Heyduk, K., & Leebens-Mack, J. H. (2015). Resolving relationships within the palm subfamily Arecoideae (Arecaceae) using plastid sequences derived from next-generation sequencing. *American Journal of Botany*, 106(June), 1–12. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500057>
- Dransfield, J. (1986). A Guide to Collecting Palms. *Missouri Botanical Garden Press*, 73(1), 166–176.
- Dransfield, J., Baker, W. J., Uhl, N. W., Asmussen, C. B., Harley, M. M., & Lewis, C. E. (2005). A new phylogenetic classification of the palm family, Arecaceae. *Kew Bulletin*, 60, 559–569.
- Dransfield, J., Uhl, N. W., Asmussen, C. B., Baker, W. J., Harley, M. M., & Lewis, C. E. (2008). *Genera Palmarum*.
- Eiserhardt, W. L., Pintaud, J.-C., Asmussen-lange, C., Hahn, W. J., Bernal, R., Balslev, H., & Borchsenius, F. (2011). Phylogeny and divergence times of Bactridinae (Arecaceae, Palmae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Taxon*, (February).
- Freitas, C., Meerow, A. W., Pintaud, J.-C., Henderson, A. J., Noblick, L., Costa, F. R. C., ... Barrington, D. (2016). Phylogenetic analysis of *Attalea* (Arecaceae): insights into the historical biogeography of a recently diversified Neotropical plant group. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182, 287–302.
- Galeano, G., & Bernal, R. (2002). New species and new records of colombian palms. *Caldasia*, 24(2), 277–292.
- Galeano, G., & Bernal, R. (2005). *Libro rojo de plantas de Colombia. Volumen 2: Palmas, frailejones y zamias*. Bogotá: Instituto Alexander von Humboldt-Instituto de Ciencias

Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Ministerio de ambiente, vivienda y desarrollo territorial,.

Galeano, G., & Bernal, R. (2010). *Palmas de Colombia, Guia de campo*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

Galeano, G., Bernal, R., & Kahn, F. (1988). Una nueva especie de *Astrocaryum* (Palmae) de Colombia. *Candollea*, 43, 279–283.

Glassman, S. E. (1999). *A Taxonomic Treatment of the Palm Subtribe Attaleinae (Tribe Cocoeae)* (University). Illinois: Illinois Biological Monographs 59.

Gonçalves, A., Geribello, R., Azevedo-filho, J., Nucci, S. M., Zucchi, M. I., Marques, R., & Colombo, C. A. (2012). The genetic structure and mating system of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae). *Sociedade Brasileira de Genética*, 121(Genetics and Molecular Biology), 119–121.

Govaerts, R., Dransfield, J., Zona, S., Hodel, D. R., & Henderson, A. J. (2019). World Checklist of Arecaceae. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Retrieved from <http://wcsp.science.kew.org/> Retrieved

Gunn, B. F. (2004). The Phylogeny of the Cocoeae (Arecaceae) with emphasis on *Cocos nucifera*. *Missouri Botanical Garden Press*, 91(3), 505–522.

Hahn, W. J. (2002). A phylogenetic analysis of the Arecoideae of palms based on plastid DNA sequence data. *Academic Press*, 23(Molecular Phylogenetics and Evolution), 189–204.

Henderson, A. J. (1994). The genus *Attalea*. *The Palm Journal*, 114, 49–54.

Henderson, A. J. (2000). *Bactris (Palmae)* (Vol. 79). The New York botanical Garden.

- Henderson, A. J., Galeano, G., & Bernal, R. (1995). *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton: Princeton Press University.
- Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T., & Tosi, J. A. (1971). Forest environments in tropical life zones: a pilot study. *Pergamon Press*.
- ICDE. (2019). Infraestructura Colombiana de Datos Espaciales – ICDE, 2018. Retrieved from <http://metadatos.igac.gov.co/geonetwork/srv/spa/catalog.search#/map>
- IDEAM. (2017). Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Retrieved from <http://www.ideam.gov.co>
- Janssen, T., & Bremer, K. (2004). The age of major monocot groups inferred from 800 + rbcL sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 146, 385–398.
- Jaramillo, A., Díaz-rueda, D. M., & Polanía, J. (n.d.). La comunidad de Zapatoca y la Reserva Natural de la Sociedad Civil ( RNSC ) “ La Montaña Mágica -El Poleo ”.
- Jiménez, A., Castaño, F., & Bernal, R. (2019). *Aiphanes graminifolia*, One of the World’s Most Endangered Palms. *PALMS*, 63(1), 42–48.
- Johnson, D. V. (2011). *Non wood forest products. Tropical Palms*. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Kahn, F. (2008). The genus *Astrocaryum* ( Arecaceae ). *Revista Peru Biología*, 15(November), 31–48.
- Ledezma, E. D., & Galeano, G. (2014). Uses of palms in the Pacific lowlands of Colombia. *Caldasia*, 36(Etnobotánica), 71–84.
- Meerow, A. W., Noblick, L., Borrone, J. W., Couvreur, T. L. P., Hahn, W. J., Kuhn, D. N., ...

- Schnell, R. J. (2009). Phylogenetic Analysis of Seven WRKY Genes across the Palm Subtribe Attaleinae (Arecaceae) Identifies Syagrus as Sister Group of the Coconut. *PLoS ONE*, 4(10), 10–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007353>
- Meerow, A. W., Noblick, L., Salas-leiva, D. E., Sanchez, V., Francisco-ortega, J., Jestrow, B., & Nakamura, K. (2014). Cladistics Phylogeny and historical biogeography of the cocosoid palms (Arecaceae, Arecoideae, Cocoseae) inferred from sequences of six WRKY gene family loci. *Cladistics*, 1–26.
- Moore, H. E. (1973). The major groups of palms and their distribution. *Gentes Herb*, 11, 27–141.
- Pintaud, J.-C., Galeano, G., Balslev, H., Bernal, R., Borchsenius, F., Ferreira, E., ... Kahn, F. (2008). Las palmeras de América del Sur : diversidad , distribución e historia evolutiva The palms of South America : diversity , distribution and evolutionary history. *Revista Peru Biologia*, 15(November), 7–29.
- Pintaud, J.-C., Millán, B., & Kahn, F. (2008). The genus *Hexopetion* Burret (Arecaceae). *Revista Peru Biologia*, 15(November), 49–54.
- Sannier, J., Nadot, S., Forchioni, A., Harley, M., & Albert, B. (2006). Variations in the microsporogenesis of monosulcate palm pollen. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 93–102.
- Svenning, J., Normand, S., & Kageyama, M. (2008). Glacial refugia of temperate trees in Europe : insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology*, 96, 1117–1127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01422.x>
- Uhl, N. W. (1976). Developmental studies in *Ptychosperma* (Palmae). I . The Inflorescence and the flower cluster. *American Journal of Botany*, 63(1), 82–96. <https://doi.org/10.1002/j.1537->

2197.1976.tb11788.x

Uhl, N. W., & Dransfield, J. (1987). *Genera Palmarum. A classification of palms based on the Work of Harold E. Moore*. (No. L-0216). Allen Press.

Uhl, N. W., Dransfield, J., Davis, J. I., Luckow, M. A., Hansen, K. S., & Doyle, J. J. (1995). Phylogenetic relationships among palms: cladistic analyses of morphological and chloroplast DNA restriction site variation.