



Acta Botanica
Mexicana

Morfología floral y fenología reproductiva de especies simpátricas del género *Wettinia* (Arecaceae) en un bosque del Chocó biogeográfico, Colombia

Floral morphology and reproductive phenology of sympatric species of the genus *Wettinia* (Arecaceae) in a forest of the biogeographic Chocó, Colombia

Jhoniel Javier Borja Rentería^{1,3} , Joan Gastón Zamora Abrego² 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: El género *Wettinia* (Arecaceae) presenta gran diversidad morfológica y ecológica. El objetivo principal de este estudio fue describir los patrones fenológicos de floración y fructificación, la morfología y biología floral, y explorar la influencia de las variables ambientales (temperatura y precipitación) en tres especies simpátricas (*Wettinia aequalis*, *W. quinaria* y *W. radiata*) en un bosque de la región biogeográfica del Chocó, Colombia.

Métodos: Durante 2023 se monitorearon mensualmente individuos reproductivos de tres especies. Se registraron las fases fenológicas, y su relación con la temperatura y la precipitación se analizó mediante modelos Lineales Generalizados (distribución quasi-Poisson). También se describieron rasgos morfológicos de las inflorescencias.

Resultados clave: Las tres especies mostraron fenología reproductiva continua y asincrónica. Los periodos de floración variaron: *Wettinia aequalis* (noviembre-enero), *W. quinaria* (noviembre-diciembre y marzo), y *W. radiata* (junio). La floración y fructificación de *W. aequalis* y *W. radiata* se relacionaron negativamente con la precipitación, mientras que la fructificación de *W. quinaria* se asoció positivamente con la temperatura. Todas exhibieron un sistema monoico dicógamo, con fases estaminadas de 3-6 días y fases pistiladas de 3.5-4.5 días. El desarrollo de los frutos requirió cerca de nueve meses en promedio (≈ 8.5 -9.2 meses). Morfológicamente, compartieron inflorescencias infrafoliares con tres brácteas, pero difirieron en altura, longitud de raquillas y número de flores. El análisis multivariado (NMDS y ANOSIM) mostró diferenciación significativa ($R=0.9145$, $P=0.001$), con mayor similitud entre *W. aequalis* y *W. radiata*.

Conclusiones: *Wettinia aequalis*, *W. quinaria* y *W. radiata* presentan ciclos reproductivos continuos y asincrónicos, con diferencias claras en fases reproductivas y maduración de frutos, lo que refleja la variabilidad morfológica y fenológica del género en el Chocó biogeográfico.

Palabras clave: biología floral, bosque húmedo tropical, factores endógenos, fenología reproductiva, macanas.

Abstract:

Background and Aims: The genus *Wettinia* (Arecaceae) exhibits great morphological and ecological diversity. The main objective of this study was to describe the phenological patterns of flowering and fruiting, floral morphology and biology, and to explore the influence of environmental variables (temperature and precipitation) on three sympatric species (*Wettinia aequalis*, *W. quinaria*, and *W. radiata*) in a forest in the Chocó biogeographic region of Colombia.

Methods: During 2023, reproductive individuals of three species were monitored monthly. Phenological phases were recorded, and their relationship with temperature and precipitation was analysed using Generalised Linear Models (quasi-Poisson distribution). Morphological features of the inflorescences were also described.

Key results: All three species exhibited continuous and asynchronous reproductive phenology. Flowering periods varied: *Wettinia aequalis* (November-January), *W. quinaria* (November-December and March), and *W. radiata* (June). The flowering and fruiting of *W. aequalis* and *W. radiata* were negatively related to precipitation, while the fruiting of *W. quinaria* was positively associated with temperature. All exhibited a monoecious dichogamous system, with staminate phases lasting 3-6 days and pistillate phases lasting 3.5-4.5 days. Fruit development took about nine months on average (≈ 8.5 -9.2 months). Morphologically, they shared infra-foliar inflorescences with three bracts, but differed in height, rachis length, and number of flowers. Multi-variate analysis (NMDS and ANOSIM) showed significant differentiation ($R=0.9145$, $P=0.001$), with greater similarity between *W. aequalis* and *W. radiata*.

Conclusions: *Wettinia aequalis*, *W. quinaria*, and *W. radiata* have continuous and asynchronous reproductive cycles, with clear differences in reproductive phases and fruit maturation, reflecting the morphological and phenological variability of the genus in the Chocó biogeographic region.

Key words: floral biology, endogenous factors, macanas, reproductive phenology, tropical rainforest.

¹Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, Grupo de Investigación Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, Medellín, Antioquia, Colombia.

²Universidad Nacional de Colombia sede La Paz, Grupo de Investigación Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, La Paz, Cesar, Colombia.

³Autor para la correspondencia: borjarenteria@gmail.com, jborjar@unal.edu.co

Recibido: 25 de junio de 2025.

Revisado: 14 de agosto de 2025.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 15 de octubre de 2025.

Publicado Primero en línea: 9 de diciembre de 2025.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 132 (2025).

Citar como: Borja Rentería, J. J. y J. G. Zamora Abrego. 2025. Morfología floral y fenología reproductiva de especies simpátricas del género *Wettinia* (Arecaceae) en un bosque del Chocó biogeográfico, Colombia. Acta Botanica Mexicana 132: e2489. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm132.2025.2489>



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

Las palmas (Arecaceae) son una familia de plantas leñosas monocotiledóneas ampliamente distribuidas en las regiones tropicales y subtropicales. Con alrededor de 2600 especies, representan un grupo de gran relevancia botánica por su notable variabilidad morfológica y ecológica (Henderson, 2002; Dransfield et al., 2008; Galeano y Bernal, 2010). Entre sus características distintivas se encuentran sus inflorescencias, las cuales presentan una gran variedad en cuanto a su biología y morfología floral (Morel, 2006; Askgaard et al., 2008; Dransfield et al., 2008; Borja-Rentería et al., 2024).

De acuerdo con Bencke y Morellato (2002) y Zu et al. (2023), los estudios fenológicos permiten conocer los diferentes eventos del ciclo de vida de las plantas en relación con el ambiente y podrían predecir cómo las plantas responden a cambios ambientales. En palmas, esos estudios abarcan una serie de eventos que incluyen la producción de inflorescencias, fecundación, desarrollo del fruto y dispersión de las semillas (Morel, 2006; Barbosa et al., 2021). Esta fenología puede variar considerablemente entre especies, o incluso entre individuos de la misma especie (Fava et al., 2011; Kidyoo y McKey, 2012; Larios-Ulloa et al., 2015; Zu et al., 2023).

Algunos estudios han señalado que la temperatura y la precipitación podrían influir en los patrones fenológicos, afectando la inducción floral y la sincronía de la floración entre individuos (Cifuentes et al., 2013; Lara et al., 2017). No obstante, los efectos del clima sobre la floración deben evaluarse cuidadosamente, ya que las respuestas fenológicas pueden ser complejas y no siempre lineales (Rodrigo y Herrero, 2002; Ávila et al., 2022; Zu et al., 2023). Esto implica que pequeños cambios en las condiciones ambientales no necesariamente generan variaciones en la floración, y que factores como la historia de vida de la especie, la plasticidad fenotípica y la interacción con otros organismos pueden modular dichas respuestas (Barfod et al., 2011; Cortés-Flores et al., 2017; Bruno et al., 2019). Comprender estas dinámicas es clave para predecir cómo las especies podrían ajustarse a escenarios de cambio climático y diseñar estrategias de conservación efectivas (Zu et al., 2023).

En este sentido, la diversidad de respuestas fenológicas también se ve reflejada en la variabilidad morfológica

de las inflorescencias de las palmas, con estructuras florales que varían entre especies en cuanto a color, forma, tipo de atrayente y disposición (Bernal, 1995; Henderson, 2002; Morel, 2006; Bacon et al., 2016). Estas diferencias en la morfología floral están asociadas a diversas estrategias de polinización que favorecen su éxito reproductivo (Askgaard et al., 2008; Fava et al., 2011). Particularmente, el trabajo de Cortés-Flores et al. (2017) demostró que la fenología de la floración está determinada por cambios en la temperatura y la precipitación junto con factores bióticos. Fitter y Fitter (2002) demostraron que la fenología de la floración está influenciada por las formas de crecimiento de las plantas. Estos resultados refuerzan la idea de que tanto la fenología como la morfología floral pueden estar moduladas por el entorno, lo que resalta la importancia de considerar factores climáticos en los estudios sobre la biología reproductiva de las palmas (Bruno et al., 2019).

En particular, las especies del género *Wettinia* Poepp. ex Endl. son monoicas y presentan varias inflorescencias por nudo. En un mismo individuo pueden encontrarse inflorescencias de ambos sexos en distintos momentos del ciclo reproductivo, con una proporción variable según la especie y la etapa fenológica, produciendo únicamente flores masculinas o femeninas; su floración y fructificación generalmente son continuas a lo largo del año (Núñez et al., 2005; Galeano y Bernal, 2010; Lara et al., 2017). Estas especies presentan mecanismos de autoincompatibilidad que favorecen la polinización cruzada, lo que aumenta la diversidad genética y promueve el éxito reproductivo.

Este incremento en la variabilidad genética, como ocurre en otras especies auto-incompatibles (Mateu-Andrés y De Paco, 2006; Schoen et al., 2019), puede mejorar la capacidad de adaptación y competitividad de las poblaciones, lo que a su vez facilita su coexistencia con otras especies en ambientes con alta heterogeneidad y complejidad ecológica, como los del Chocó biogeográfico. Copete et al. (2019) indicaron que estos rasgos particulares de la biología floral y de los caracteres morfológicos convierten a las especies de *Wettinia* en modelos interesantes para estudiar los factores que favorecen la coexistencia de especies simpátricas en estos sistemas.

En este estudio, el objetivo principal fue describir los patrones fenológicos de floración y fructificación de las



especies simpátricas *Wettinia aequalis* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal, *Wettinia quinaria* (O.F. Cook & Doyle) Burret y *Wettinia radiata* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal en un bosque de la región biogeográfica del Chocó. Además de describir la morfología floral y la biología de la floración, también se exploró la posible influencia de las variables ambientales (temperatura y precipitación) sobre estos patrones.

Con el propósito de lograr el objetivo planteado, se formularon las siguientes preguntas de investigación: ¿Cuáles son los patrones fenológicos de floración y fructificación de las palmas simpátricas *W. aequalis*, *W. quinaria* y *W. radiata* en un bosque del Chocó biogeográfico (Colombia)?; ¿Qué características morfológicas y ecológicas distinguen a las inflorescencias de estas tres especies? Se plantea la siguiente hipótesis: la variabilidad fenológica y las características morfológicas entre las inflorescencias de estas especies de palmas facilitan su coexistencia en el bosque tropical del Chocó, al permitir una distribución diferenciada de los recursos reproductivos y reducir la competencia directa entre especies simpátricas.

Materiales y Métodos

Trabajo de campo

El estudio se llevó a cabo de enero a diciembre 2023 en un bosque pluvial tropical caracterizado por altas precipitaciones (8000-10,000 mm anual), con temperatura media anual de 27 °C y humedad relativa de 90% (Poveda et al., 2014), localizado en el municipio Quibdó (5°39'00.9"N, 76°38'53.9"W), departamento del Chocó, Colombia (Fig. 1). Dentro de esta área, se identificaron y georreferenciaron los individuos de tres especies de la palma *Wettinia*: *W. aequalis*, *W. quinaria* y *W. radiata*. Sus puntos georreferenciados están representados en la figura 1C, respectivamente. El área de estudio comprendió una extensión aproximada de 20 hectáreas.

Los datos climatológicos se obtuvieron de la estación meteorológica del aeropuerto El Caraño (5°41'27"N, 76°38'28"W) localizado en la ciudad de Quibdó, Chocó, Colombia. El clima en el municipio de Quibdó presentó una distribución bimodal, con un periodo invernal entre los meses de marzo y septiembre, siendo los meses de mayo, julio, agosto y septiembre los más lluviosos. El verano ocurrió entre los meses de octubre y enero, siendo enero-febrero

los meses más secos, aunque noviembre y diciembre registraron valores de precipitación muy cercanos a estos meses (Fig. 2). La temperatura se mantuvo relativamente estable, con un aumento en el mes de marzo alcanzando 30 °C (Fig. 2).

Especies de estudio

Wettinia aequalis: se encuentra en las zonas de vida de bosque muy húmedo tropical (bmh-T) y bosque pluvial tropical (bp-T) (Holdridge, 1967), a lo largo de la costa del Pacífico colombiano, desde Bahía Solano en el Chocó y Murri en Antioquia, hasta el departamento Nariño. Asimismo, se distribuye en la región central de Panamá, sobre la vertiente del Caribe y se extiende hasta el centro de Ecuador, entre altitudes de 0 a 800 m (Galeano y Bernal, 2010).

Wettinia quinaria: es la especie más abundante entre las tres especies de *Wettinia* analizada en este estudio, y se encuentra en las zonas de vida de bosque muy húmedo tropical (bh-T) y bosque pluvial tropical (bp-T) en tierras bajas a lo largo de la costa del Pacífico de Colombia, desde Cupica en Chocó hasta Nariño, y en los alrededores de Capurganá en la costa Caribe en el departamento Chocó. Su distribución geográfica se extiende desde el occidente de Panamá hasta el centro de Ecuador, con un rango de distribución desde el nivel del mar hasta 1100 m s.n.m. (Galeano y Bernal, 2010).

Wettinia radiata: se encuentra en las zonas de vida bosque muy húmedo tropical (bmh-T) y bosque pluvial tropical (bp-T) al oeste de los Andes colombianos, desde el Urabá y el norte del Chocó hasta el Río Naya en el departamento del Cauca, con un rango de distribución de 0 hasta 1000 m s.n.m. (Galeano y Bernal, 2010).

Estas especies se caracterizan por producir varias inflorescencias por nudo, que pueden ir de 3-11 en *Wettinia aequalis* y *W. radiata*, hasta 3-7 en *W. quinaria* en cada nudo (Núñez et al., 2005; Galeano y Bernal, 2010; Lara et al., 2017). En la literatura se ha reportado que algunas especies del género pueden florecer a lo largo de todo el año; sin embargo, la densidad y estacionalidad de la floración pueden variar entre poblaciones y condiciones locales. En las inflorescencias, las flores masculinas se disponen mucho más densamente a lo largo de las raquillas, mientras que las flores femeninas pueden estar más laxamente dis-



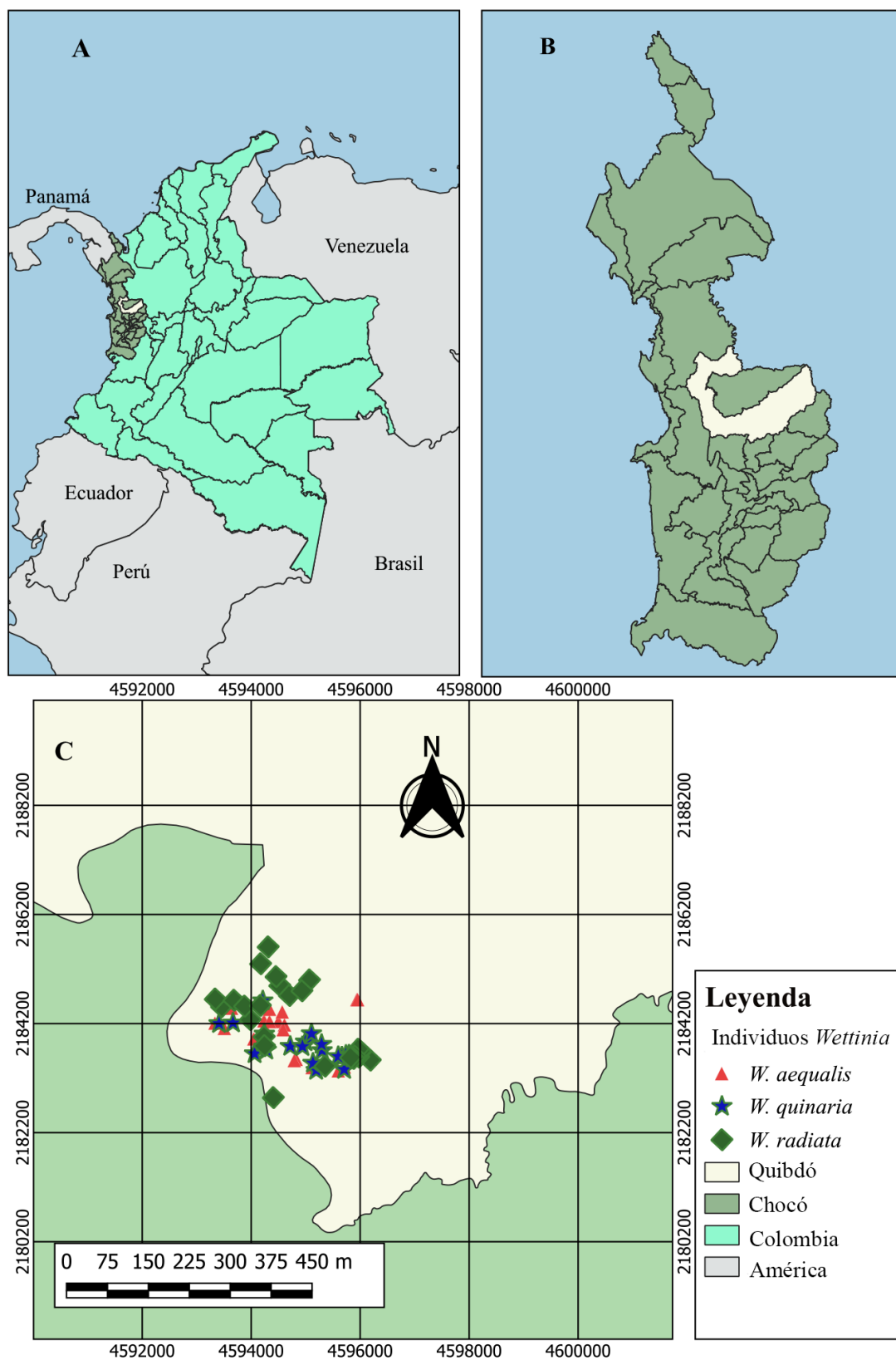


Figura 1: Ubicación del área de estudio en el municipio Quibdó, Chocó, Colombia. A. localización de Colombia en América; B. localización del departamento del Chocó en Colombia; C. localización del municipio de Quibdó y distribución de los individuos de *Wettinia aequalis* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal, *W. quinaria* (O.F. Cook & Doyle) Burret y *W. radiata* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal, dentro de la parcela de estudio.



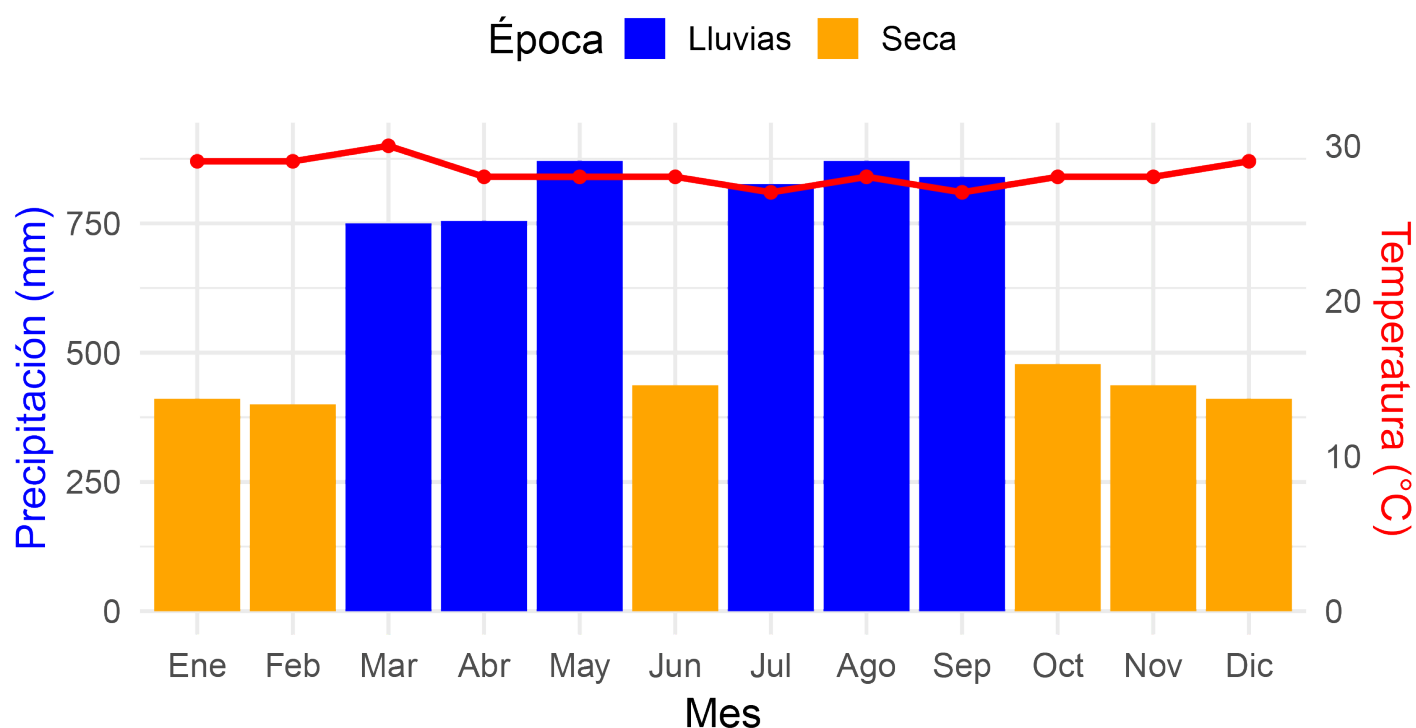


Figura 2: Variación climática y de precipitación de la zona de estudio durante 2023 en el municipio Quibdó Chocó, Colombia. La línea continua en rojo representa la temperatura media mensual, mientras que las barras de color naranja corresponden a los meses secos y las barras azules a los meses lluviosos.

puestas en algunas especies y más separadas en otras (Bernal, 1995; Galeano y Bernal, 2010).

Ejemplares de respaldo: *Wettinia aequalis* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal: COLOMBIA: Chocó, Quibdó, localidad La Franciscana, 43 m, 19.II.2024, J. J. Borja Rentería 001 (CHOCÓ).

Wettinia quinaria (O.F. Cook & Doyle) Burret: COLOMBIA: Chocó, Quibdó, La Franciscana, 43 m, 19.II.2024, J.J. Borja Rentería 002 (CHOCO).

Wettinia radiata (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal: COLOMBIA: Chocó, Quibdó, La Franciscana, 43 m, 19.II.2024, J. J. Borja Rentería 003 (CHOCO).

Fenología reproductiva

El seguimiento de los patrones fenológicos se realizó desde enero a diciembre 2023. Las observaciones se realizaron mensualmente, seleccionando y marcando un total de 90 individuos en etapa reproductiva (30 por especie de palma). En cada caso, se registró el número de individuos en floración y fructificación durante cada muestreo. A partir

de esta información, se construyeron curvas de floración y fructificación que describen la variación mensual en el número de individuos observados en cada fase reproductiva por especie (Galeano y Bernal, 2010).

Para acceder a las inflorescencias y registrar con detalle su estado (inicio de la floración, desarrollo de la inflorescencia, antesis (apertura de las flores), polinización, senescencias y desarrollo del fruto) y los cambios en la transición entre estas fases, se realizaron observaciones desde el suelo utilizando binoculares (Bushnell Legend-I 10 × 42) con una distancia aproximada de 9-15 m. En los casos en que los individuos superaban estas alturas o la visibilidad era limitada, se emplearon escaleras metálicas de 6 m o, cuando fuese necesario, equipos de ascenso (pretales) para realizar observaciones directas y registros fotográficos durante la fase de estudio (Núñez, 2014; Brieva-Oviedo y Núñez-Avellaneda, 2020).

Adicionalmente, se tomaron datos desde el momento en que las inflorescencias comenzaron a abrirse, registrando el inicio de la antesis y la duración de cada fase sexual (masculina y femenina). El tiempo de vida de cada



fase se determinó mediante el seguimiento continuo de inflorescencias marcadas en individuos seleccionados, observadas de manera recurrente hasta la finalización de cada etapa reproductiva.

Morfología floral

Para identificar la morfología floral presente en las especies de *Wettinia*, se siguió el protocolo propuesto por Núñez y Rojas-Robles (2008), el cual incluye la descripción y medición de características florales, tanto cualitativas como cuantitativas. Específicamente, se evaluó la altura a la que se encontraban las inflorescencias, el número de raquillas por inflorescencia, la disposición de las flores en cada raquilla y la longitud de inflorescencias en cada especie. A partir de estos datos, se estimó el número total de flores por inflorescencia multiplicando el número de flores promedio por raquilla por el número de raquillas por inflorescencia.

La descripción morfológica se realizó en 30 individuos por especie. En cada individuo, se observaron 16 inflorescencias en fase masculina y 14 en fase femenina. Los parámetros morfológicos considerados incluyeron la forma y disposición de las inflorescencias, la organización de las flores en las raquillas y la presencia de brácteas. Los parámetros cuantitativos comprendieron la longitud de las inflorescencias y de las raquillas, el número de raquillas por inflorescencia y el número de flores por raquilla e inflorescencia.

Para cada especie, se determinó además el número promedio de inflorescencias por individuo por mes, diferenciando entre fases masculina y femenina. En cuanto al conteo de flores, se cuantificaron de manera independiente las flores masculinas y femeninas, tanto por raquilla como por inflorescencia, con el fin de obtener estimaciones precisas de la producción floral en cada fase reproductiva.

Análisis de los datos

Para los análisis estadísticos, se utilizó el software R v. 4.3.3 (R Core Team, 2024) utilizando el entorno de desarrollo de RStudio (Posit Team, 2024). Se realizaron análisis descriptivos y se evaluaron los supuestos de normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianza con el procedimiento de Kolmogórov-Smirnov (Di Rienzo et al., 2008). Dado que las variables respuesta correspondían

al conteo de individuos en floración y fructificación por especie y mes, y que los datos no cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad, se emplearon Modelos Lineales Generalizados (GLM) con distribución quasi-Poisson, adecuados para datos de conteo y con corrección de sobre dispersión (Christ, 2009).

Se ajustaron modelos globales con interacción entre especie y variables climáticas (precipitación y temperatura), así como modelos separados por especie para identificar patrones particulares de respuesta. Cuando se encontraron diferencias significativas entre especies, se realizaron comparaciones post hoc mediante la prueba de Dunn con corrección de Bonferroni, en lugar de la prueba de Tukey (HSD), ya que esta última requiere el cumplimiento de supuestos paramétricos que no fueron observados en los datos.

Se analizaron 12 variables morfo-reproductivas de las inflorescencias de *Wettinia aequalis*, *W. quinaria* y *W. radiata* (90 inflorescencias en total; 30 por especie). Estas incluyeron variables continuas (altura de la inflorescencia y longitud de la raquilla) y variables discretas de conteo (número de yemas por nudo, inflorescencias por individuo, inflorescencias masculinas y femeninas por individuo, número de raquillas por inflorescencia, número de flores por raquilla, flores masculinas y femeninas por raquilla, flores femeninas y masculinas por inflorescencia). Para la descripción de los caracteres morfológicos se calcularon los promedios por especie, acompañados de su error estándar (media $\pm$ EE) como medida de dispersión. Este estadístico se eligió por su utilidad para representar la variabilidad entre individuos muestreados y facilitar la comparación entre especies.

Previamente a los análisis se verificó el cumplimiento de los supuestos estadísticos. La normalidad de las variables continuas se evaluó con la prueba de Shapiro-Wilk, mientras que la homogeneidad de varianzas entre especies se examinó con la prueba de Levene. Cuando las variables continuas cumplieron estos supuestos, se aplicó un ANOVA de una vía, seguido de la prueba post hoc de Tukey HSD ($\alpha=0.05$).

Cuando las variables continuas cumplieron ambos supuestos, se aplicó un ANOVA de una vía, seguido de la prueba post hoc de Tukey HSD ($\alpha=0.05$). Para las variables



discretas de conteo, que no se ajustaron a la distribución normal ni cumplieron homocedasticidad, se utilizaron pruebas no paramétricas. En estos casos, tras un test de Kruskal-Wallis, se realizaron comparaciones post hoc mediante la prueba de Dunn con corrección de Bonferroni ($\alpha = 0.05$), dado que la prueba de Tukey no es aplicable a modelos no paramétricos.

Finalmente, para explorar patrones multivariados de similitud en la morfología floral de las tres especies, se construyó una matriz de disimilitud de Bray-Curtis a partir de los caracteres cuantitativos: altura de la inflorescencia, número de yemas por nudo, número de inflorescencias por individuo, número de inflorescencias masculinas e inflorescencias femeninas, número de raquillas por inflorescencia, longitud de la raquilla, número total de flores por raquilla, número de flores femeninas y masculinas por raquilla, y número de flores femeninas y masculinas por inflorescencia. Con estos datos se realizó un Análisis de Escalamiento No Métrico Multidimensional (NMDS). La calidad del ordenamiento se evaluó mediante el valor de estrés y para contrastar estadísticamente si las diferencias entre especies eran significativas en conjunto, se aplicó una prueba de ANOSIM con 999 permutaciones (Ortiz et al., 2019).

Resultados

Fenología reproductiva

Las especies del género *Wettinia* no mostraron patrones fenológicos estacionales definidos, aunque se observaron variaciones en la floración y la fructificación a lo largo del año (Fig. 3A-C). En particular, la floración se concentra principalmente durante la estación seca, mientras que la fructificación tiene su pico entre el inicio de la estación lluviosa y la transición hacia la estación seca (Fig. 2). Además, presentan una floración asincrónica a nivel poblacional, incluso dentro de una misma estación, con individuos observados en diferentes momentos durante todo el año (Fig. 3). En *Wettinia aequalis*, la floración presenta múltiples picos, siendo más prominentes en los meses de noviembre y enero, mientras que se observa una disminución en los meses de abril, mayo y septiembre (Fig. 3A). Se observaron picos de fructificación en enero-marzo y octubre-diciembre, posteriores a los picos de floración registrados en noviembre y enero (noviembre y enero) (Fig. 3A).

Al analizar el patrón fenológico en *W. quinaria*, se observa un mayor número de individuos en flor en los meses de noviembre, diciembre y marzo, coincidiendo con periodos de menor precipitación (noviembre-diciembre) y con el inicio del incremento de las lluvias (marzo) (Fig. 2). En contraste, en los meses de julio y agosto, cuando se registra un aumento en la precipitación, se observa una disminución en la floración (Fig. 3B).

En cuanto a la fructificación, los picos de producción de frutos ocurren en marzo y abril, justo después de iniciado el aumento de la precipitación. Por el contrario, en junio, agosto y octubre, cuando se incrementó el régimen pluvial, se puede observar una menor cantidad de individuos fructificados (Figs. 2, 3B).

Finalmente, en *W. radiata* se encontró un patrón asincrónico de floración que fluctúa a lo largo del año, donde presenta un pico de mayor floración en junio y otros en menor proporción en abril, agosto y noviembre. Los periodos de menor floración ocurren en los meses de mayo, julio y septiembre en comparación con los picos observados en otros meses (Fig. 3C). La fructificación presentó un patrón distinto en los meses de febrero, octubre y diciembre, donde se registró la mayor cantidad de individuos fructificados en el año (Fig. 3C).

El número de inflorescencias e infrutescencias varió entre las tres especies de *Wettinia* a lo largo del año (Fig. 4). En *W. radiata* se registró el mayor número de inflorescencias, con valores mensuales que alcanzaron hasta 120 estructuras, mientras que las infrutescencias fueron menos numerosas y fluctuaron entre 10 y 40 por mes (Fig. 4A). En *W. aequalis*, el número de inflorescencias osciló entre 70 y 100 por mes, y las infrutescencias entre 10 y 30 (Fig. 4B). Por su parte, *W. quinaria* presentó la menor producción de inflorescencias, con valores entre 40 y 80 mensuales, y de infrutescencias entre 10 y 25 (Fig. 4C).

El modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de quasi-Poisson mostró que el número de individuos en flor estuvo influenciado de manera significativa por la especie ($F_{2,33}=4.60$, $P=0.019$), mientras que la precipitación presentó un efecto marginal ($F_{1,32}=3.70$, $P=0.065$). La temperatura y las interacciones especie $\times$ precipitación y especie $\times$ temperatura no resultaron significativas ($P>0.05$). De acuerdo con las predicciones del modelo, se observó una



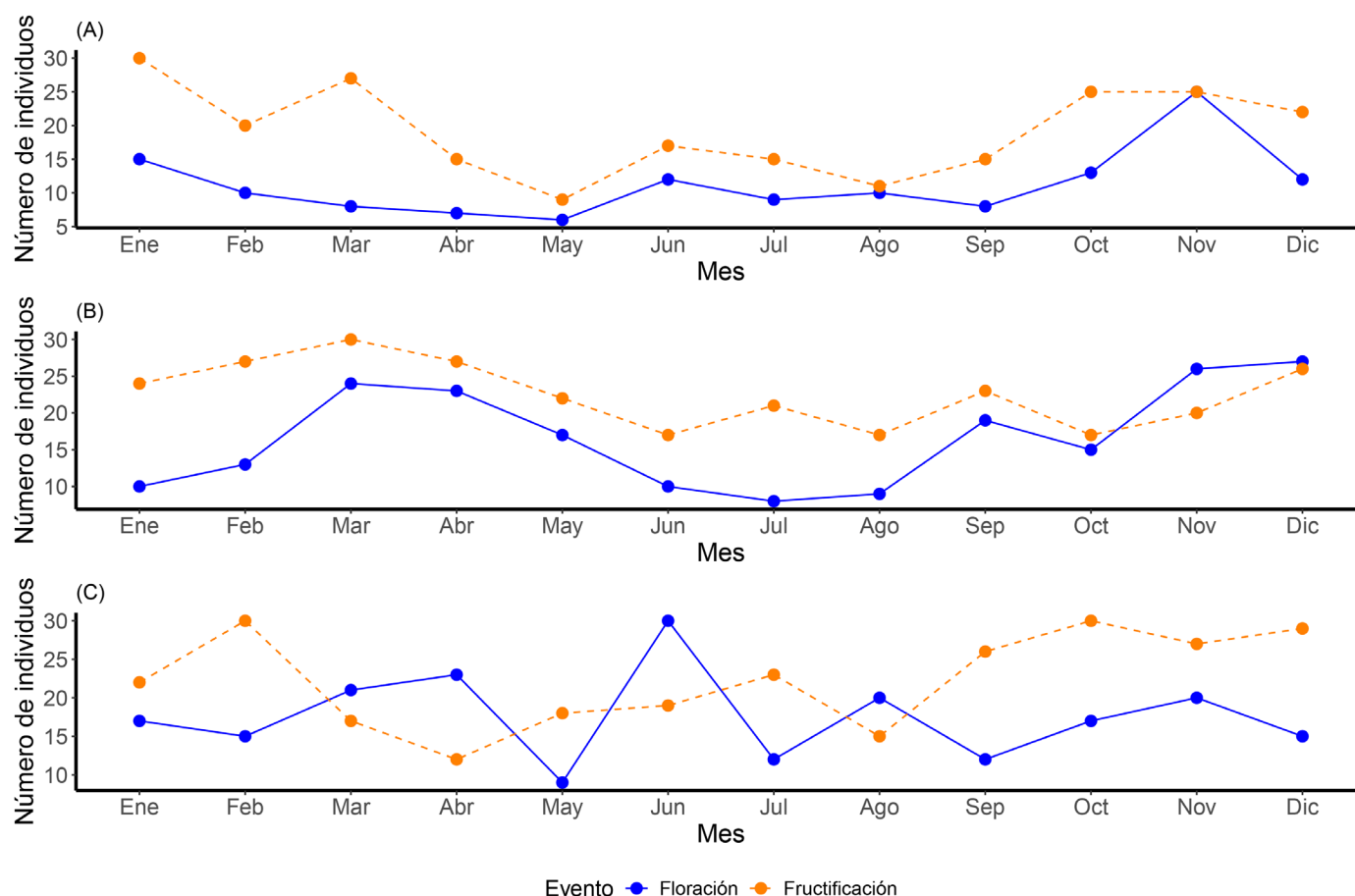


Figura 3: Número de individuos en floración y fructificación. A. *Wettinia aequalis* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal, B. *Wettinia quinaria* (O.F. Cook & Doyle) Burret y C. *Wettinia radiata* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal).

disminución en el número de individuos en flor de *W. aequalis* a medida que aumentó la precipitación (Fig. 5A), mientras que para *W. quinaria* y *W. radiata* las pendientes fueron más estables y cercanas a cero. En relación con la temperatura, las tres especies mostraron respuestas poco marcadas y no significativas (Fig. 5C).

En contraste, para los individuos fructificados, el modelo evidenció un efecto significativo de la precipitación ($F_{1,32}=12.32$, $P=0.0016$), así como de las interacciones especie $\times$ precipitación ($F_{2,29}=3.83$, $P=0.034$) y especie $\times$ temperatura ($F_{2,27}=3.65$, $P=0.040$). La especie por sí sola no fue significativa ($F_{2,33}=2.08$, $P=0.144$), y el efecto de la temperatura fue marginal ($F_{1,31}=2.32$, $P=0.140$). En este caso, la fructificación de *W. aequalis* disminuyó con el incremento de la precipitación, mientras que *W. radiata* mostró una tendencia positiva y *W. quinaria* una relación negativa (Fig. 5B). En cuanto a la temperatura, se observó

un aumento en la fructificación de *W. quinaria* y *W. aequalis*, en contraste con una disminución en *W. radiata* (Fig. 5D). Las tendencias temporales en el número de inflorescencias e infrutescencias a lo largo del año evidenciaron diferencias entre las especies, con variaciones en la magnitud y el momento de ocurrencia de los eventos fenológicos (Figs. 4, 5).

Morfología floral

Las inflorescencias de las tres especies de *Wettinia* se ubican de manera infrafoliar, en los nudos, y están protegidas por tres brácteas pedunculares (Fig. 6). En promedio ($\pm$ desviación estándar, EE), cada individuo presentó alrededor de 1.56 (1.56 ± 0.09) inflorescencias, sin diferencias entre especies (Cuadro 1). Tampoco se encontraron diferencias en el número de yemas por nudo ni en la proporción de inflorescencias masculinas y femeninas.



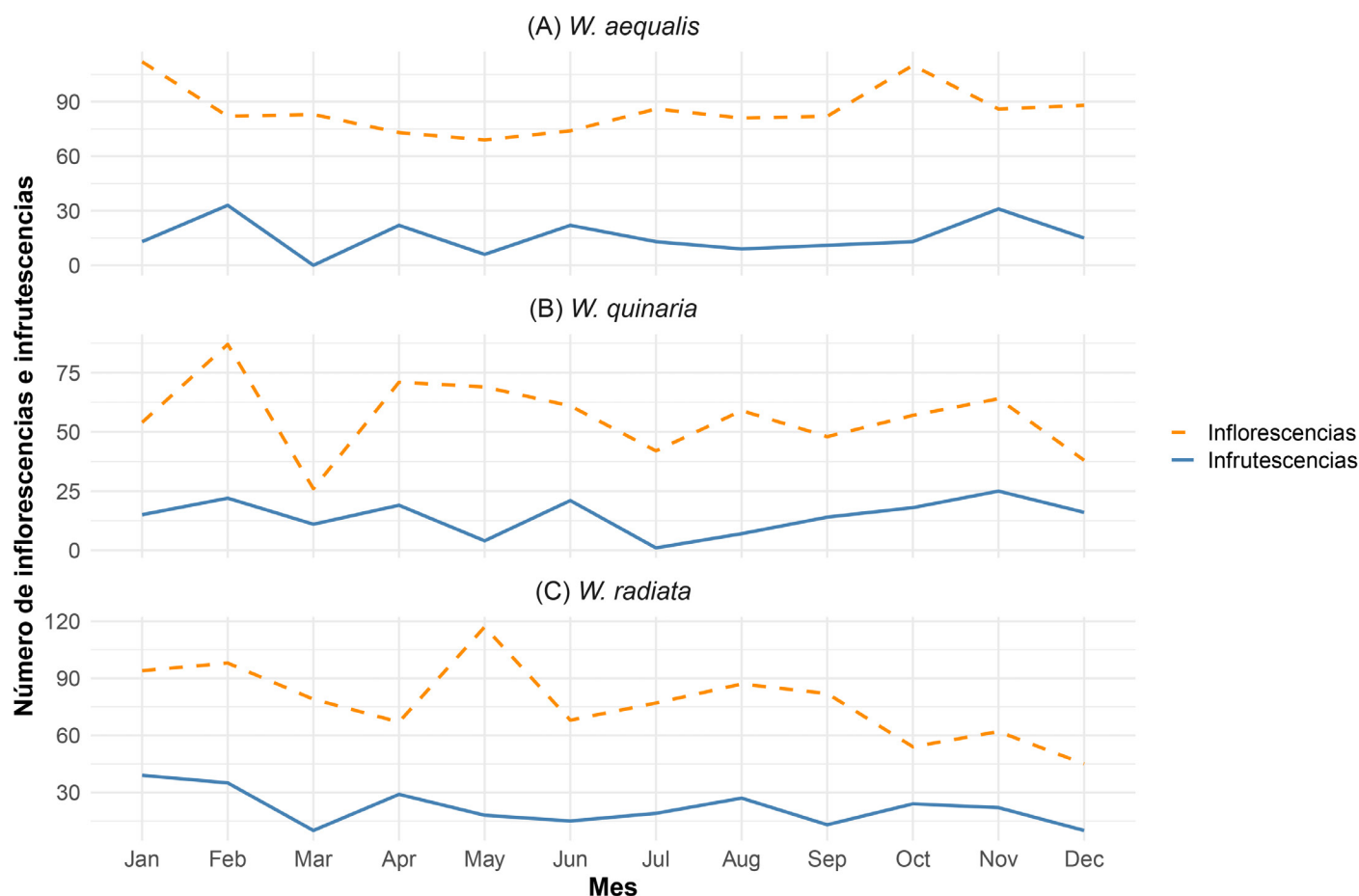


Figura 4: Número de inflorescencias e infrutescencias por mes en tres especies de *Wettinia* (*Wettinia aequalis* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal, *Wettinia quinaria* (O.F. Cook & Doyle) Burret y *Wettinia radiata* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal).

En cambio, sí se observaron diferencias significativas en la longitud de las raquillas, el número de raquillas por inflorescencia y la cantidad de flores (Cuadro 1). *Wettinia quinaria* presentó inflorescencias con menos raquillas (4.5 ± 0.14), pero con una producción marcadamente mayor de flores femeninas por inflorescencia (1006.1 ± 38.9). *Wettinia radiata* mostró la mayor densidad de flores por raquilla (212.0 ± 4.85), mientras que *Wettinia aequalis* exhibió valores intermedios, con menor número total de flores por inflorescencia (666.5 ± 16.86 masculinas y 185.6 ± 12.01 femeninas; Cuadro 1).

El análisis estadístico *post hoc* de Dunn con corrección de Bonferroni evidenció diferencias significativas en varias características morfológicas entre las especies del género *Wettinia*. En cuanto al número de flores en la raquilla (FI_Raq), *W. radiata* presentó los valores más altos (212.0 ± 4.85), significativamente superiores a los de

W. aequalis (162.7 ± 2.50) y *W. quinaria* (153.9 ± 1.39 ; $P < 0.001$, ajustado), mientras que no se registraron diferencias entre estas dos últimas especies. De manera similar, en el número de flores femeninas por raquilla, *W. quinaria* mostró valores marcadamente superiores (222.6 ± 2.35), seguida por *W. radiata* (58 ± 1.13) y *W. aequalis* (35.6 ± 2.11), con diferencias significativas entre las tres especies ($P < 0.001$, ajustado). Para las flores masculinas por raquilla, *W. quinaria* también presentó los valores más altos (275.6 ± 8.7), en contraste con *W. radiata* (230.6 ± 2.76) y *W. aequalis* (127.5 ± 1.86 ; $P < 0.001$, ajustado). En conjunto, estos resultados confirman que, aunque todas las especies difieren significativamente en varios caracteres florales, *W. radiata* concentra una mayor densidad de flores por raquilla, mientras que *W. quinaria* se distingue por su elevada producción de flores, especialmente femeninas (Cuadro 1).



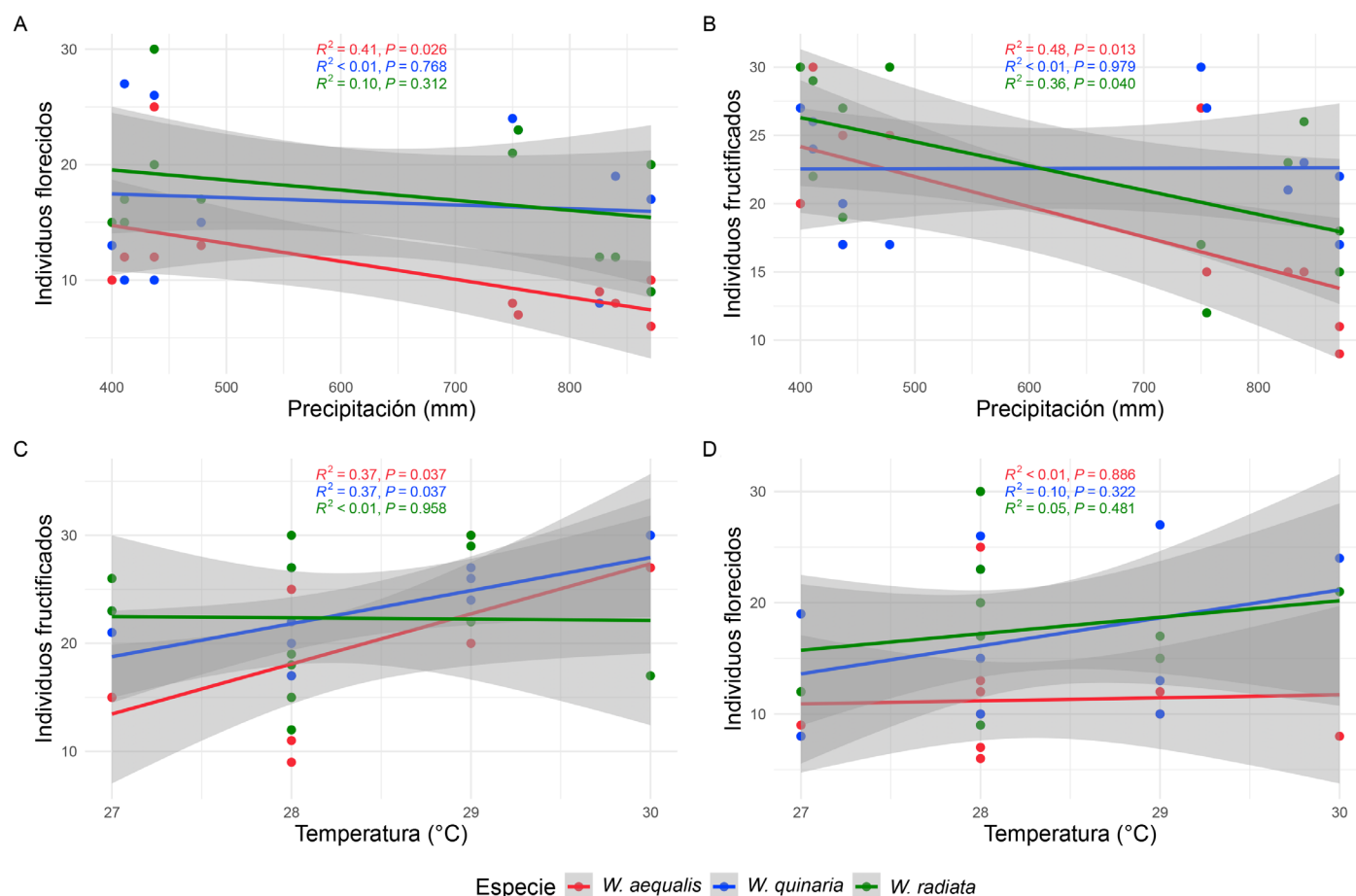


Figura 5: Relación entre variables climáticas (precipitación y temperatura promedio mensual) y los eventos fenológicos reproductivos (floración y fructificación) en tres especies de palmas del género *Wettinia* (*Wettinia aequalis* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal, *Wettinia quinaria* (O.F. Cook & Doyle) Burret y *Wettinia radiata* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal). Las líneas muestran la predicción del modelo lineal generalizados (GLM) con sus respectivas bandas de confianza (95 %).

Por su parte las flores estaminadas están dispuestas densamente en diadas a lo largo de las raquillas, presentan tres pétalos de color crema y exhiben una variación que va desde nueve a 15 estambres por flor. En contraste, las flores pistiladas son de tono blanco cremoso y se disponen apretadas a lo largo de las raquillas en *W. quinaria* y laxas en *W. aequalis* y *W. radiata* (Fig. 6). Poseen tres estigmas largos en un estilo corto situado en la base del ovario y la fase de antesis es diurna, siendo similar en las tres especies.

Tras la apertura de las tres brácteas pedunculares, las raquillas se expanden en forma de espiral, y las flores comienzan a abrirse entre las 23:00 y las 08:00 horas. En las inflorescencias estaminadas, este evento marca el inicio de la fase masculina. El polen es abundante, lo que coinci-

de con la llegada de los insectos visitantes que acceden a ellas. La duración de cada fase varía según la especie. En *W. aequalis*, la fase estaminada se extiende entre 3 y 5 días; en *W. quinaria*, la fase estaminada dura 3 y 4 días; y finalmente, en *W. radiata* la fase estaminada se extiende entre 3 y 6 días. La fase pistilada por su parte tiene una duración aproximada de 4 días en *W. aequalis*, 3.5 días en *W. quinaria* y 4.5 días en *W. radiata* (Fig. 7).

En las *Wettinia*, cada inflorescencia es exclusivamente estaminada o pistilada, sin coincidir ambas fases en un mismo individuo. Durante la antesis, las flores estaminadas liberan polen como principal recompensa; sin embargo, al segundo día de floración la disponibilidad de polen disminuye, y con ello la actividad de los insectos. A partir del ter-



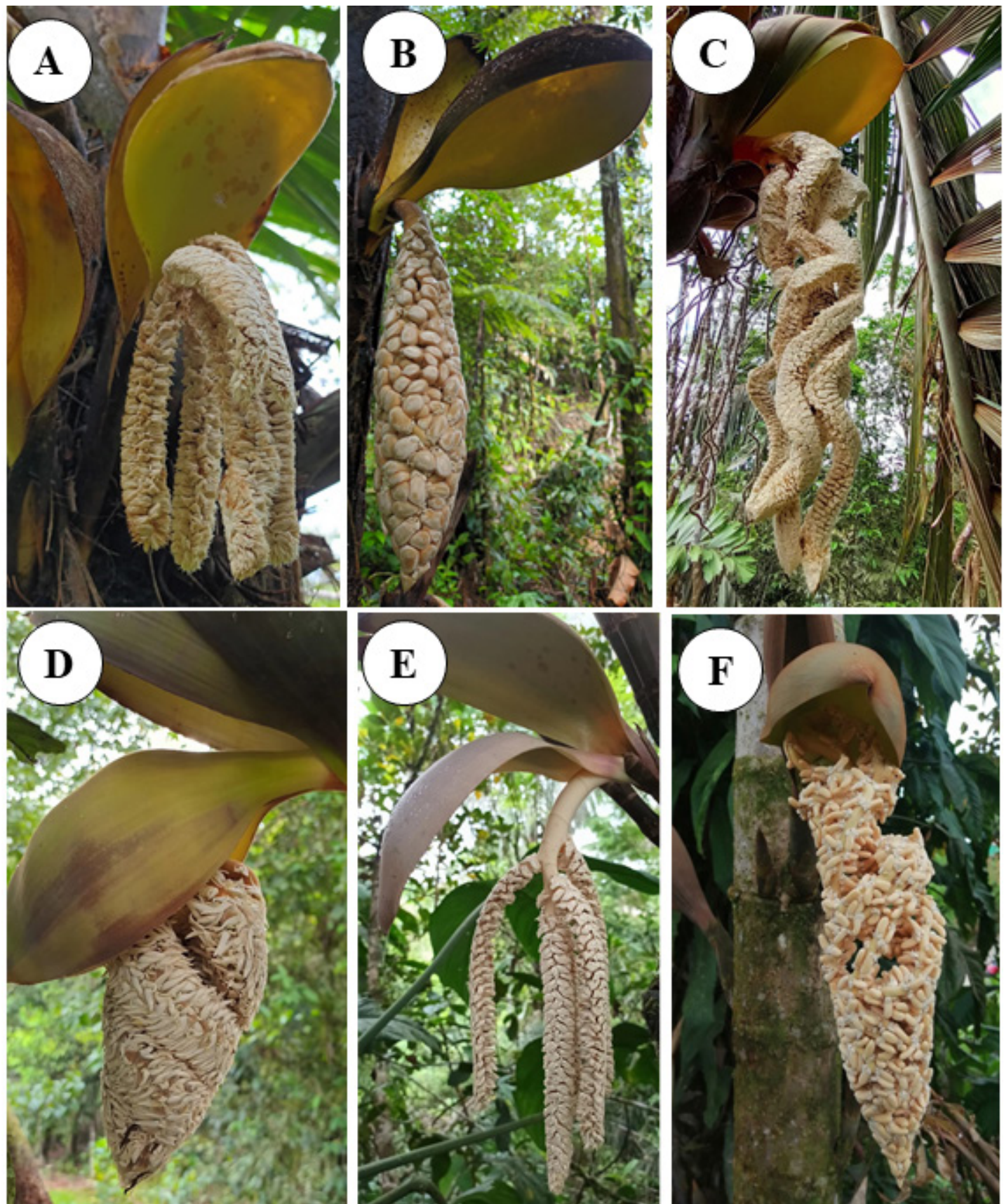


Figura 6: Aspectos morfológicos de las inflorescencias y raquillas de tres especies de Palma macana. *Wettinia aequalis* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal. A. inflorescencia masculina; B. inflorescencia femenina. *Wettinia quinaria* (O.F. Cook & Doyle) Burret. C. inflorescencia masculina; D. inflorescencia femenina. *Wettinia radiata* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal. E. inflorescencia masculina; F. inflorescencia femenina. Fotos: Jhoniel Javier Borja Rentería.

Cuadro 1: Características morfológicas, vegetativas y reproductivas de las especies *Wettinia aequalis* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal, *Wettinia quinaria* (O.F. Cook & Doyle) Burret y *Wettinia radiata* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal. Valores expresados como media $\pm$ error estándar (EE). N=30 individuos analizados por especie. Los *P*-valores corresponden a un ANOVA de una vía para cada variable (factor=especie), seguido de prueba post hoc de Tukey. Significación estadística: **P*<0.05, ** *P*<0.01, *** *P*<0.001, -- no significativo.

Carácter	<i>W. aequalis</i> (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal	<i>W. quinaria</i> (O.F. Cook & Doyle) Burret	<i>W. radiata</i> (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal	Valor <i>P</i>
Altura de las inflorescencias (m)	7.83 $\pm$ 0.63	9.06 $\pm$ 0.37	7.89 $\pm$ 0.39	*
Inflorescencias /individuos	1.66 $\pm$ 0.12	1.56 $\pm$ 0.09	1.60 $\pm$ 0.09	--
Inflorescencias masculinas	6.83 $\pm$ 0.46	5.30 $\pm$ 0.45	6.20 $\pm$ 0.38	--
Inflorescencias femeninas	6 $\pm$ 0.48	6.03 $\pm$ 0.49	5.23 $\pm$ 0.33	--
Longitud raquilas (cm)	15.18 $\pm$ 0.43	13.47 $\pm$ 0.36	15.8 $\pm$ 0.34	***
Yemas/nudo	6.43 $\pm$ 0.52	5.5 $\pm$ 0.38	7.13 $\pm$ 0.54	--
Raquilas/inflorescencia	5.23 $\pm$ 0.11	4.5 $\pm$ 0.14	5 $\pm$ 0.16	**
Flores/raquilas	162.7 $\pm$ 2.50	153.9 $\pm$ 1.39	212.0 $\pm$ 4.85	***
Flores masculinas/raquila	127.5 $\pm$ 1.86	275.6 $\pm$ 8.7	230.6 $\pm$ 2.76	***
Flores femeninas/raquila	35.56 $\pm$ 2.11	222.6 $\pm$ 2.35	58 $\pm$ 1.13	***
Flores masculinas/inflorescencia	666.5 $\pm$ 16.86	1246 $\pm$ 60.26	1165.2 $\pm$ 42.85	***
Flores femeninas/inflorescencia	185.6 $\pm$ 12.01	1006.1 $\pm$ 38.9	292.5 $\pm$ 11.29	***

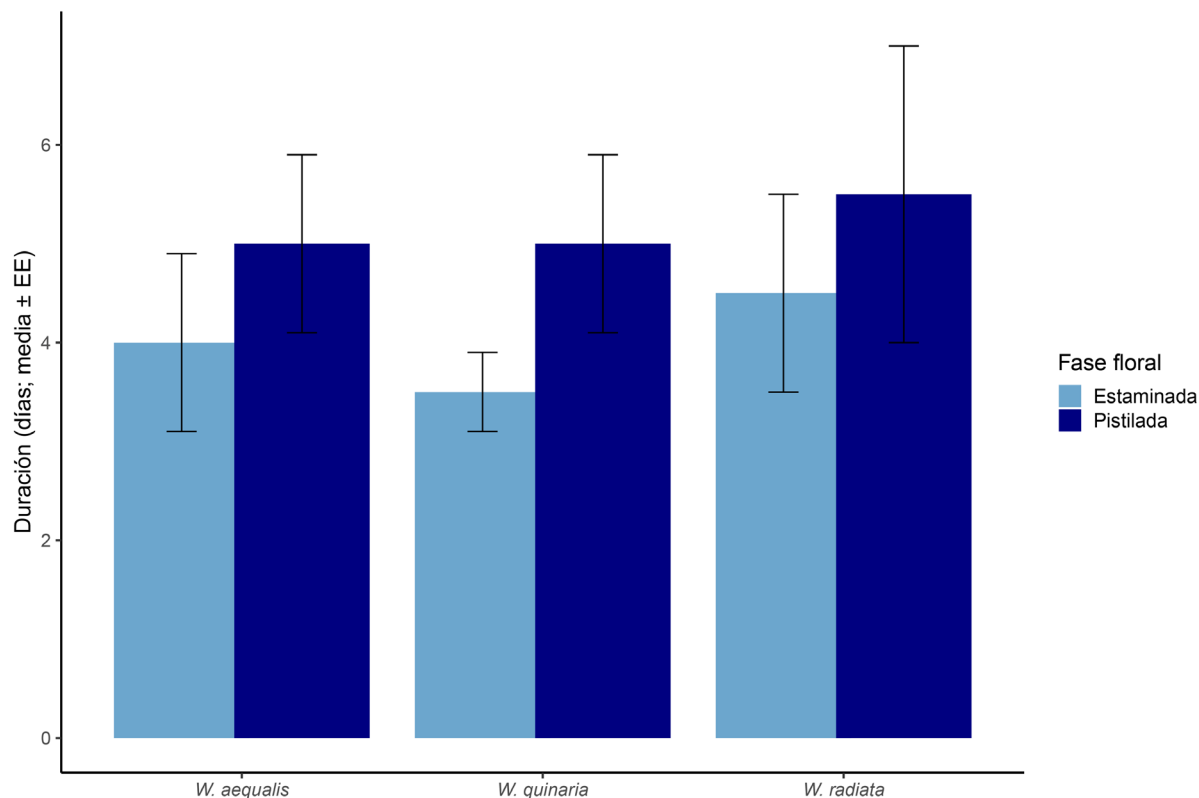


Figura 7: Duración de las fases florales de las inflorescencias de las tres especies de Palma macana, *Wettinia aequalis* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal, *Wettinia quinaria* (O.F. Cook & Doyle) Burret y *Wettinia radiata* (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal. Los valores representan el promedio $\pm$ error estándar (EE).



cer día dejan de producir polen y comienzan a cambiar de color, perdiendo atractivo. Finalmente, hacia el cuarto día, las flores estaminadas entran en senescencia y las raquillas adquieren una tonalidad gris.

El desarrollo de la fase pistilada inicia con la dehiscencia de la bráctea peduncular que protege la inflorescencia, un evento que ocurre entre las 19:00 y las 08:00 horas. Esta fase se extiende un día más que la fase estaminada y se caracteriza por la expansión de las raquillas, facilitando la exposición de las flores pistiladas. A diferencia de las flores estaminadas, las flores pistiladas permanecen adheridas al raquis incluso tras la senescencia, iniciándose en ellas la formación de los frutos. Los estigmas son funcionalmente receptivos desde el momento de la apertura de la bráctea, presentando una apariencia translúcida y recubierta por una secreción hialina que favorece la captación de polen (Fig. 8).

La finalización de la fase pistilada está marcada por un cambio cromático evidente y la pérdida de turgencia en los estigmas, los cuales se desecan completamente, indicando el cese de la receptividad estigmática. Posteriormente, se da inicio al desarrollo de los frutos, un proceso de maduración que, en promedio, requiere cerca de nueve meses para completarse. En las especies evaluadas, la duración fue de 8.5 ± 0.2 meses en *W. aequalis*, 8.8 ± 0.3 meses en *W. quinaria* y 9.2 ± 0.2 meses en *W. radiata*.

Con respecto a la morfología floral de las tres especies, se pudo observar que *Wettinia radiata* y *W. aequalis* aparecen más próximas en el espacio de ordenación (NMDS), lo que muestra una mayor similitud en sus caracteres florales en términos de disimilitud de Bray-Curtis, en comparación con *W. quinaria* que se separa de manera más marcada (Fig. 9). La proyección de las variables mor-

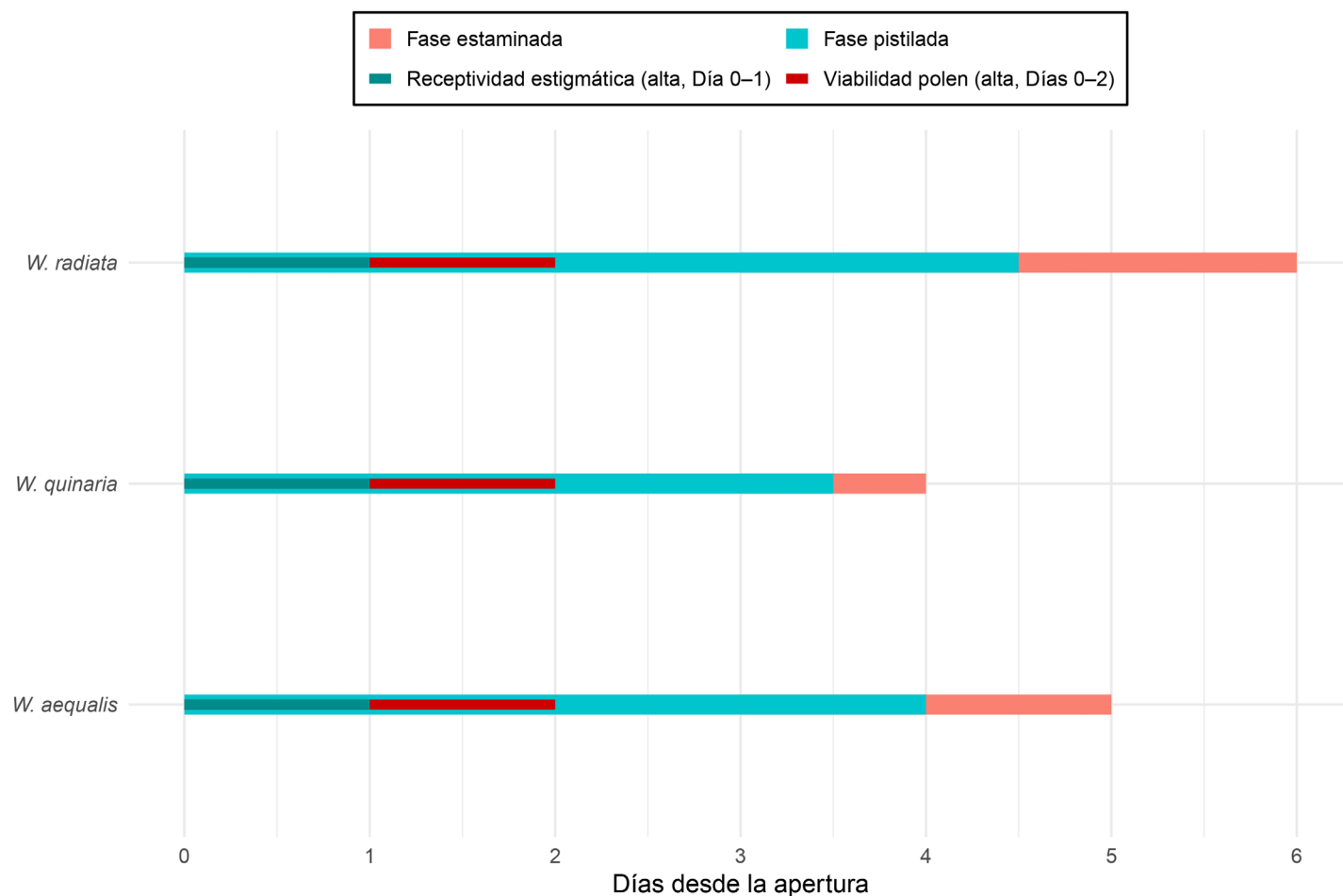


Figura 8: Duración de las fases reproductivas y periodos de alta viabilidad/receptividad en tres especies de *Wettinia* Poepp. ex Endl.

fológicas sobre el espacio de ordenación mostró cómo el número de flores masculinas por inflorescencia, el número de raquillas y la longitud de las raquillas son los principales responsables de la variación observada (Fig. 9). La dirección y magnitud de los vectores indican que estos rasgos contribuyen de manera diferencial a la separación entre las especies. La prueba de similitud (ANOSIM) confirmó estadísticamente esta diferenciación morfológica ($R=0.9145$, $P=0.001$) observada en el NMDS. Este valor elevado de R indica que las diferencias morfológicas entre especies son altamente significativas, aunque también refleja que existe mayor solapamiento entre *W. radiata* y *W. aequalis* en comparación con *W. quinaria*.

Discusión

Fenología reproductiva

Los patrones fenológicos de *Wettinia aequalis*, *W. quinaria* y *W. radiata* estuvieron modulados principalmente por la precipitación, sin mostrar una estacionalidad estricta. En ecosistemas tropicales, la floración y fructificación frecuentemente se sincronizan con la estación lluviosa debido a que la alta disponibilidad hídrica reduce el estrés fisiológico y garantiza los recursos necesarios para la producción de estructuras reproductivas (Newstrom et al., 1994; Wright y Calderon, 1995). Además, la coincidencia con la temporada de lluvias puede aumentar la probabilidad de éxito reproductivo al favorecer la actividad de polinizadores y

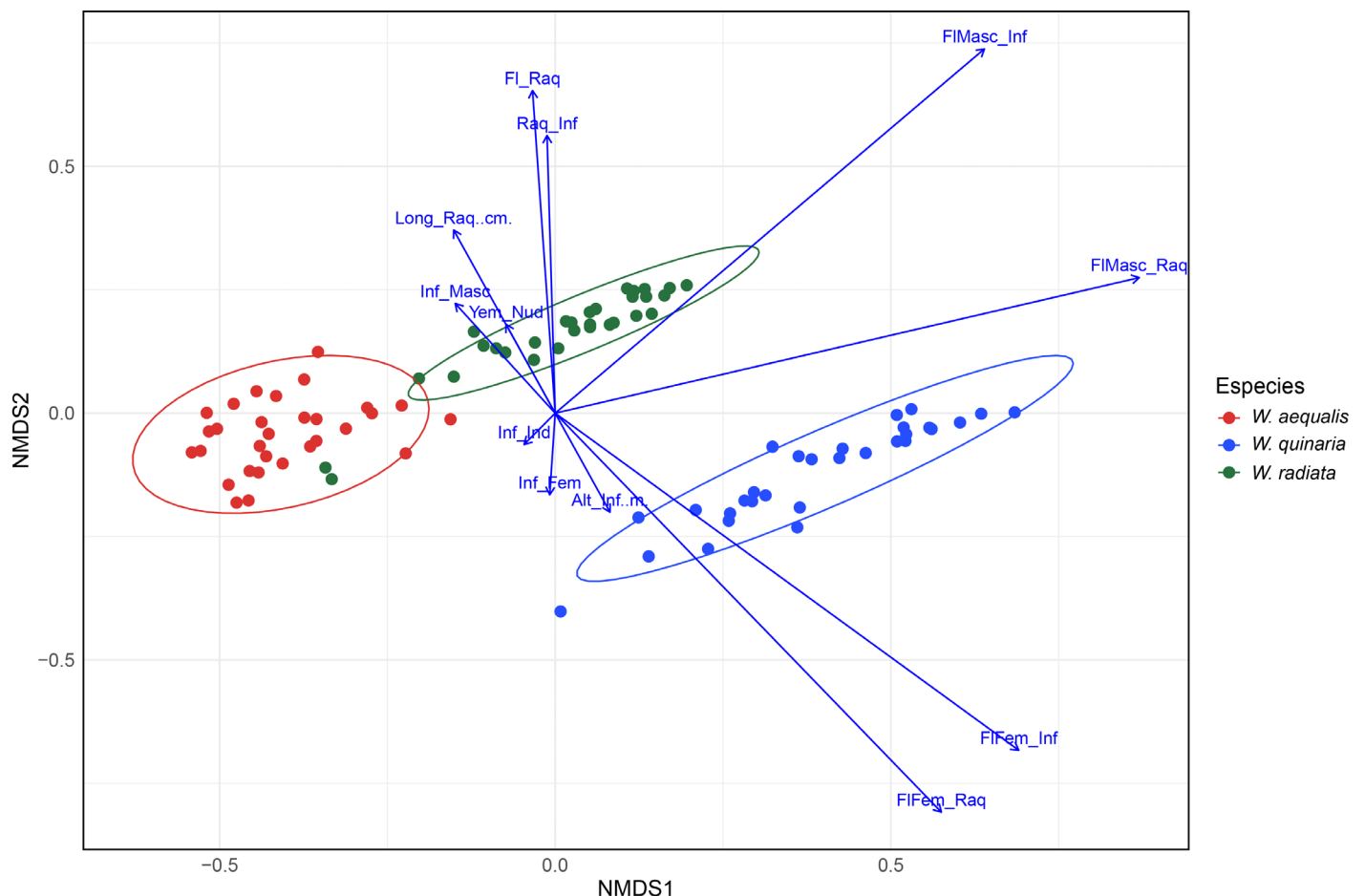


Figura 9: Ordenación mediante Escalamiento No Métrico Multidimensional (NMDS) de los caracteres morfológicos de las inflorescencias en tres especies de *Wettinia* Poepp. ex Endl. Los vectores indican las variables morfológicas: *Alt_Inf* (m)=altura de la inflorescencia; *Yem_Nud*=número de yemas por nudo; *Inf_Ind*=número de inflorescencias por individuo; *Inf_Masc*=número de inflorescencias masculinas; *Inf_Fem*=número de inflorescencias femeninas; *Raq_Inf*=número de raquillas por inflorescencia; *Long_Raq* (cm)=longitud de la raquilla; *FI_Raq*=número total de flores por raquilla; *FIFem_Raq*=número de flores femeninas por raquilla; *FIMasc_Raq*=número de flores masculinas por raquilla; *FIFem_Inf*=número de flores femeninas por inflorescencia; *FIMasc_Inf*=número de flores masculinas por inflorescencia.



dispersores de semillas, cuya abundancia y movilidad suelen estar condicionadas por las condiciones climáticas y la oferta de recursos (Frankie et al., 1974; Henderson, 2002; Zimmerman et al., 2007; Fava et al., 2011). De este modo, la sincronía fenológica con la lluvia constituye una estrategia que integra factores fisiológicos y ecológicos.

Por otra parte, cuando las especies coexistentes exhiben estrategias fenológicas diferentes como floración anual, supra-anual o irregular, el patrón conjunto a nivel de comunidad tiende a volverse heterogéneo. Este solapamiento de ciclos reproductivos asincrónicos genera lo que en los análisis se percibe como “ruido”, es decir, la ausencia de un pico fenológico común que represente a todo el ensamblaje (Bencke y Morellato, 2002; Mendoza et al., 2017). En comunidades tropicales diversas, algunas especies muestran marcada estacionalidad asociada a lluvias o sequías, mientras que otras presentan floración o fructificación difusa durante todo el año (Newstrom et al., 1994; Sakai, 2001). Esta asincronía interespecífica refleja estrategias de coexistencia y partición temporal de recursos, pero al mismo tiempo dificulta identificar tendencias generales cuando se analizan datos comunitarios agregados.

Finalmente, si bien la alta diversidad de especies en los bosques tropicales puede incrementar la complejidad de los análisis fenológicos, esto no impide detectar patrones claros. Existen metodologías y diseños de muestreo que permiten evaluar tanto patrones de especies individuales como de comunidades (Bencke y Morellato, 2002; Galeano y Bernal, 2010; Mendoza et al., 2017). En este sentido, la dificultad radica más en seleccionar la escala de análisis apropiada (individuos, poblaciones o comunidades) que en la diversidad misma. Estudios previos en palmas amazónicas y andinas han demostrado que, a pesar de la complejidad comunitaria, es posible describir con claridad los patrones reproductivos de especies particulares y compararlos entre niveles de organización (Núñez y Rojas-Robles, 2008; Galeano y Bernal, 2010).

En *W. aequalis*, la floración es relativamente continua, con picos que aseguran una oferta constante de flores a lo largo del año. De manera similar, *W. quinaria* y *W. radiata* no muestran una floración y fructificación estrictamente estacionales, sino que muestran variabilidad a lo largo del año, lo que sugiere una estrategia reproductiva

flexible en respuesta a las condiciones del Chocó (Arango et al., 2010). Esta variabilidad también se observa en otras especies del género, como *Wettinia kalbreyeri* (Burret) R. Bernal y *W. maynensis* Spruce, donde la floración puede ser asincrónica entre individuos de una misma población (Núñez et al., 2005; Lara et al., 2017; Peñuela et al., 2019). Esta asincronía ha sido interpretada como una estrategia que favorece la polinización cruzada y, al mismo tiempo, reduce la competencia intraespecífica por dispersores de semillas (Henderson et al., 2000).

La fructificación en *W. quinaria* coincide con el inicio de la estación lluviosa, lo que favorece la maduración de los frutos bajo condiciones de alta humedad. En contraste, *W. radiata* presenta múltiples picos de fructificación a lo largo del año, lo que resalta su papel en el suministro de alimento para frugívoros y dispersores. Este patrón ha sido ampliamente documentado en otras palmas neotropicales, como *Oenocarpus bataua* Mart. y *Astrocaryum standleyanum* L.H. Bailey, cuyas fructificaciones escalonadas aseguran una oferta constante de frutos que son clave en la dieta de mamíferos y aves frugívoras, como marimondas, pecaríes, tucanes y guacamayas (Terborgh, 1986; Stevenson, 2000; Rojas-Robles et al., 2012; Bruno et al., 2019). De hecho, se ha señalado que la asincronía en la fructificación de palmas puede amortiguar la estacionalidad en la disponibilidad de recursos, manteniendo la presencia de dispersores en los bosques y facilitando procesos de regeneración (Bufalo et al., 2016; Vogado et al., 2020). En este sentido, las diferencias observadas dentro del género *Wettinia* reflejan no solo la diversidad de estrategias reproductivas en palmas tropicales, sino también la influencia de factores ambientales en la regulación de sus ciclos fenológicos como lo reportan Castillo (2012) y Cifuentes et al. (2013).

La asincronía fenológica observada entre especies y poblaciones sugiere que la fenología de estas palmas está determinada tanto por factores exógenos (precipitación y temperatura) como endógenos (genética y brotes florales perennes) (Castillo, 2012; Cifuentes et al., 2013). Aunque la temperatura no mostró un efecto directo sobre la floración y fructificación en este estudio, su interacción con la precipitación podría ser clave para entender la plasticidad fenotípica de estas especies en respuesta a cambios climáticos (Mendoza et al., 2017). En otras especies como *W.*



maynensis, se ha documentado una fuerte relación entre la temperatura y la humedad relativa, con un aumento en la producción de inflorescencias; lo que sugiere que estos patrones pueden ser altamente dinámicos en función de las condiciones ambientales locales (Peñuela et al., 2019). Esta relación sugiere que cambios en el clima, como sequías más severas y frecuentes, podrían afectar la fenología reproductiva de las especies.

Estos resultados plantean interrogantes sobre los efectos del cambio climático, en particular la alteración de los regímenes de lluvia, sobre los ciclos reproductivos de las especies de *Wettinia*. La fuerte dependencia de estas especies a la disponibilidad hídrica resalta su vulnerabilidad ante cambios ambientales, lo que podría afectar la sincronización con polinizadores y dispersores. En este sentido, estudios a largo plazo y estrategias de conservación son fundamentales para garantizar la persistencia de estas especies en paisajes cada vez más fragmentados. La protección de hábitats y el mantenimiento de corredores ecológicos son medidas clave para mitigar los impactos de la variabilidad climática y asegurar la resiliencia de estos ecosistemas (Lourdes et al., 2009; McDowell y Allen, 2015; Mendoza et al., 2017).

Morfología floral

Las características morfológicas de las inflorescencias de *Wettinia aequalis*, *W. quinaria* y *W. radiata* muestran una variabilidad estructural que ha sido documentada en estudios previos (Galeano y Bernal, 2010; Bacon et al., 2016; Peñuela et al., 2019). En términos generales, estas especies presentan un sistema reproductivo monoico dicógamo, es decir, producen inflorescencias estaminadas (masculinas) y pistiladas (femeninas) en el mismo individuo, pero en diferentes momentos de su desarrollo floral. Este rasgo, ampliamente reportado en el género *Wettinia*, constituye un mecanismo que favorece la alogamia y reduce la probabilidad de autogamia (Núñez et al., 2005; Lara et al., 2017; Peñuela et al., 2019).

Sistemas similares han sido documentados en otras palmas tropicales, como *Geonoma epetiolata* H.E. Moore (Martén y Quesada, 2001) y *Geonoma macrostachys* Mart. (Listabarth, 1993; Borchsenius et al., 2016). En estos casos, la separación temporal de las funciones masculinas y feme-

ninas ha sido interpretada como una estrategia evolutiva que limita la autofecundación y promueve el intercambio de polen entre individuos, contribuyendo a mantener la diversidad genética de las poblaciones. De manera comparable, en palmas de gran importancia ecológica como *Attalea butyracea* (Mutis ex L. f.) Wess. Boer y *Oenocarpus bataua* también se ha registrado dicogamia funcional (Henderson, 2002; Rojas-Robles y Stiles, 2009), lo que sugiere que este sistema reproductivo está ampliamente distribuido en la familia Arecaceae, como una adaptación clave para favorecer la polinización cruzada en ambientes tropicales altamente diversos.

La duración de las fases estaminada y pistilada, así como la apertura de las inflorescencias, mostró un desfase temporal entre las especies, observándose una apertura nocturna similar a la reportada en *W. kalbreyeri* por Lara et al. (2017), así como un desfase en la duración entre las fases estaminada y pistilada, donde la fase femenina tiene una mayor duración en las especies estudiadas. Algo similar fue encontrado en *W. maynensis* por Peñuela et al. (2019), donde la proporción de inflorescencias estaminadas fue, en general, mayor que la de inflorescencias pistiladas, aunque nuestro estudio no evaluó la variación mensual de inflorescencias estaminadas y pistiladas.

Estas diferencias han sido interpretadas como una estrategia para asegurar la presencia constante de visitantes florales y favorecer la alogamia (Bernal, 1995; Núñez et al., 2005; Bacon et al., 2016; Lara et al., 2017). En otras palmas neotropicales, como *Geonoma macrostachys*, *Oenocarpus bataua* y *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés, se ha documentado que los desfases en la fenología floral permiten un suministro estable de recursos florales y, en consecuencia, un flujo de polen más efectivo (Henderson, 2002; Ottewell et al., 2012; Rojas-Robles y Stiles, 2009; Moreno y Romero, 2015). Esto sugiere que la morfología y el patrón temporal de las inflorescencias en *Wettinia* no solo responden a condiciones ambientales locales, sino que también representan adaptaciones clave para mantener interacciones ecológicas estables en ecosistemas tropicales.

Una de las principales variaciones observadas entre las especies fue la longitud de las inflorescencias. *Wettinia aequalis* y *W. radiata* presentaron inflorescencias más largas que *W. quinaria*, una característica que puede estar



vinculada a diferencias en la asignación de recursos reproductivos y en las estrategias de inversión floral, rasgos que suelen variar entre especies de la familia Arecaceae en respuesta a condiciones ecológicas locales como la disponibilidad de luz, nutrientes y competencia por espacio (Bernal, 1995; Sampaio y Scariot, 2008; Bacon et al., 2016; Mendes et al., 2019).

Una mayor longitud de las inflorescencias, acompañada por un mayor número de flores, incrementa la oferta floral y puede aumentar las oportunidades de interacción con los polinizadores. No obstante, la efectividad de la reproducción no depende únicamente de la cantidad de polen, sino también de la disponibilidad, receptividad y disposición espacial de las flores femeninas, así como de los patrones de visita de los insectos, factores que en conjunto determinan el éxito de la fecundación (Pearse et al., 2016; Sun et al., 2018; Bruno et al., 2019). En este sentido, las diferencias en la longitud de las inflorescencias pueden interpretarse como parte de estrategias reproductivas que optimizan tanto la producción de polen como la recepción en flores pistiladas.

Por otro lado, la cantidad de flores por nudo y la variabilidad en la proporción de inflorescencias estaminadas y pistiladas reflejan diferencias en las estrategias reproductivas entre especies. Como señalan Bernal (1995) y Bacon et al. (2016), estas variaciones pueden interpretarse como mecanismos adaptativos mediante los cuales las palmas ajustan la inversión en estructuras masculinas y femeninas en respuesta a factores ecológicos como la disponibilidad de recursos y la dinámica de polinización.

Peñuela et al. (2019) documentaron que la proporción de inflorescencias estaminadas (masculinas) y pistiladas (femeninas) en *Wettinia maynensis* varía en función de las condiciones climáticas, lo que sugiere que este rasgo podría representar una estrategia reproductiva flexible. Dichas variaciones pueden ser ventajosas en términos de eficiencia energética, al permitir que las especies ajusten su inversión reproductiva de acuerdo con la disponibilidad de recursos y las fluctuaciones ambientales. En este sentido, la capacidad de modular la proporción entre inflorescencias masculinas y femeninas podría favorecer la persistencia de las especies en diferentes contextos ecológicos, incrementando sus probabilidades de éxito reproductivo.

En cuanto a la estructura de las raquillas, se observó que *W. aequalis* y *W. radiata* presentaron una mayor longitud en comparación con *W. quinaria*. En palmas neotropicales, la longitud de las raquillas se ha relacionado con la distribución espacial de las flores, ya que una mayor extensión permite acomodar más flores por inflorescencia sin incrementar su densidad, lo que puede reducir la competencia intra-inflorescencia por recursos y mejorar la exposición floral hacia los visitantes (Sampaio y Scariot, 2008; Mendes et al., 2019).

Asimismo, inflorescencias más largas han sido interpretadas como un ajuste morfológico que optimiza la eficiencia reproductiva en ambientes heterogéneos, al facilitar tanto la dispersión de polen como la recepción en flores pistiladas bajo distintos microclimas del dosel (Bernal, 1995; Henderson, 2002; Núñez y Rojas-Robles, 2008). De esta manera, los cambios observados en la longitud de las raquillas podrían reflejar diferencias adaptativas entre especies de *Wettinia*, en respuesta a factores ambientales como la disponibilidad de luz, humedad y la dinámica de visitantes florales, lo cual incide directamente en sus oportunidades reproductivas (Bacon et al., 2016; Peñuela et al., 2019).

El número de inflorescencias masculinas varió entre especies, siendo mayor en *W. aequalis*, seguido por *W. radiata* y *W. quinaria*. En contraste, la cantidad de inflorescencias femeninas se mantuvo más uniforme entre las tres especies, aunque con cierta variabilidad en la producción de flores por raquilla, particularmente en *W. radiata*. Esto parece a lo reportado Peñuela et al. (2019), quienes sugirieron que esta disimilitud podría estar relacionada con estrategias de reproducción diferenciadas entre especies, donde una mayor producción de inflorescencias masculinas podría representar una ventaja en términos de dispersión del polen (Núñez et al., 2005).

En términos de adaptación a las condiciones climáticas, las especies con inflorescencias más largas, como *W. aequalis* y *W. radiata*, parecen estar más expuestas a variaciones de temperatura y humedad, lo que podría afectar la viabilidad de sus flores durante los picos de lluvia (Morel, 2006; Mendoza et al., 2017). En contraste, especies con inflorescencias más compactas, como *W. quinaria*, podrían estar mejor adaptadas a fluctuaciones en la humedad am-



biental, reduciendo el riesgo de daño por precipitación excesiva (Morel, 2006; Askgaard et al., 2008). Estos hallazgos sugieren que la morfología floral de *Wettinia* está influenciada por factores climáticos y ecológicos, lo que resalta la importancia de la plasticidad fenotípica de estas palmas, permitiéndoles una diversificación ecológica, en la que las especies se adaptan a diferentes nichos dentro del paisaje tropical (Bacon et al., 2016; Bruno et al., 2019; Peñuela et al., 2019).

Finalmente, la variabilidad observada en la morfología floral dentro del género *Wettinia* sugiere un proceso de diversificación ecológica y funcional, en el cual las especies, pese a ser simpátricas, han desarrollado rasgos particulares que pueden favorecer su coexistencia en un mismo hábitat (Bernal, 1995; Henderson, 2002; Bacon et al., 2016). Aunque la diferenciación en la morfología floral observada en este estudio es relevante, no parece ser el único factor determinante en dicha coexistencia. De acuerdo con Bacon et al. (2016) y Eiserhardt et al. (2011), factores como la competencia por recursos abióticos, la distribución espacial a nivel de microhábitat y la disponibilidad de recursos podrían desempeñar un papel igualmente importante en la estructuración de sus poblaciones.

Conclusiones

Las especies *Wettinia aequalis*, *W. quinaria* y *W. radiata* presentan ciclos reproductivos continuos y asincrónicos, con diferencias en la duración de las fases estaminadas y pistiladas, así como en el tiempo de maduración de los frutos. Estas especies comparten un sistema monoico dicógamo y muestran variación morfológica significativa en sus inflorescencias. Se detectaron correlaciones entre los eventos reproductivos y los factores climáticos en dos de las especies, lo que sugiere que la precipitación y la temperatura pueden influir en su fenología, aunque estos patrones podrían variar a lo largo de su rango de distribución. Nuestros resultados aportan información clave para comprender la dinámica reproductiva del género *Wettinia* en el Chocó biogeográfico y constituyen una base para futuros estudios que evalúen la consistencia de estas relaciones en otras poblaciones y condiciones ambientales.

Contribución de autores

Conceptualización: JJBR, JGZ; Metodología: JJBR, JGZ; Curación de datos: JJBR; Investigación: JJBR; Análisis formal: JJBR, JGZ; Visualización: JJBR; Administración del proyecto: JJBR, JGZ; Recursos: JJBR; Validación: JJBR, JGZ; Redacción - borrador original: JJBR, JGZ; Redacción - revisión y edición: JJBR, JGZ.

Financiamiento

A la Convocatoria para la Formación de Capital Humano de Alto Nivel para los departamentos de Arauca, Bolívar, Boyacá, Chocó, Guainía, San Andrés, Tolima y Vaupés, en el marco de la celebración del Bicentenario y la Convocatoria 7 del Plan Bienal del FCTEI 2019-2020, del Sistema General de Regalías, por la financiación de los estudios de Maestría del investigador principal.

Agradecimientos

Agradecemos a los revisores anónimos, al editor en jefe y a los editores técnicos, cuyas observaciones y comentarios mejoraron la calidad del manuscrito. Agradecemos al Herbario CHOCO, donde fueron depositados los especímenes estudiados, a Joan Gastón Zamora, quien revisó y contribuyó en la escritura del manuscrito, a Juan David Borja y Jhon Freddy Pérez Mosquera, quienes acompañaron al primer autor en campo. El primer autor también agradece a Rosierliny Maturana Correa, Jhosier Alexis Borja y María Ercilia Rentería por su apoyo en el largo camino que tuvo durante los estudios de maestría.

Declaración de disponibilidad de datos

El conjunto de datos que apoya los resultados de este estudio fue sometido en SciELO Data y puede ser accedido en <https://doi.org/10.48331/SCIELODATA.LIIBQ6>

Literatura citada

- Arango, D. A., Á. J. Duque y E. Muñoz 2010. Dinámica poblacional de la palma *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical* 58(1): 465-481.
- Askgaard, A., F. W. Stauffer, D. R. Hodel, A. S. Barfod, R. Askgaard, A. Stauffer y D. R. Barfod. 2008. Floral structure



- in the neotropical palm genus *Chamaedorea* (Arecoideae, Arecaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65(2): 197-210.
- Ávila, M. A. de, I. F. P. de Azevedo, J. R. Antunes, C. R. de Souza, R. M. dos Santos, R. S. Fonseca y Y. R. F. Nunes. 2022. Temperature as the main factor affecting the reproductive phenology of the dioecious palm *Mauritiella armata* (Arecaceae). *Acta Botanica Brasílica* 36: e2021abb0111. DOI: <https://doi.org/10.1590/0102-33062021abb0111>
- Christ, A. 2009. Mixed Effects models and extensions in ecology with R. Reseña de: A.F. Zuur, E.N. Ieno, N.J. Walker, A.A. Saveliev y G.M. Smith. 2009. Springer-Verlag, New York. *Journal of Statistical Software* 32(1). <http://www.highstat.com/> (consultado septiembre 2025).
- Bacon, C. D., F. Velásquez-Puentes, A. Flórez-Rodríguez, H. Balslev, G. Galeano, R. Bernal y A. Antonelli. 2016. Phylogenetics of Iriarteae (Arecaceae), cross-Andean disjunctions and convergence of clustered infructescence morphology in *Wettinia*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 182(2): 272-286. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12421>
- Barbosa, C. M., A. C. D. Maia, C. Martel, J. C. S. Regueira, D. M. do A. F. Navarro, R. A. Raguso, P. Milet-Pinheiro e I. C. Machado. 2021. Reproductive biology of *Syagrus coronata* (Arecaceae): sex-biased insect visitation and the unusual case of scent emission by peduncular bracts. *Plant Biology* 23(1): 100-110. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.13162>
- Barfod, A. S., M. Hagen y F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany* 108(8): 1503-1516. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcr192>
- Bencke, C. S. C. y L. P. C. Morellato. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25(3): 269-275. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042002000300003>
- Bernal, R. 1995. Nuevas especies y combinaciones en la subtribu Wettiniinae (Palmae). *Caldasia* 17(82-85): 367-377.
- Borchsenius, F., T. Lozada y J. T. Knudsen. 2016. Reproductive isolation of sympatric forms of the understory palm *Geonoma macrostachys* in western Amazonia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 182(2): 398-410. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12428>
- Borja-Rentería, J. J., E. Ledezma Rentería y J. C. Copete. 2024. Biología reproductiva de *Euterpe oleracea* Mart., palma con alto valor nutricional para las comunidades del Pacífico colombiano. *Revista de Ciencias* 27(2): e13395. DOI: <https://doi.org/10.25100/rc.v27i2.13395>
- Brieva-Oviedo, E. y L. Núñez-Avellaneda. 2020. Biología reproductiva de la palma amarga (*Sabal mauritiiformis*: Arecaceae): especie económicamente importante para la Costa Caribe colombiana. *Caldasia* 42(2): 278-293. DOI: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v42n2.75595>
- Bruno, M. M. A., K. G. Massi, M. M. Vidal y J. du Vall Hay. 2019. Reproductive phenology of three *Syagrus* species (Arecaceae) in a tropical savanna in Brazil. *Flora* 252: 18-25. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.02.002>
- Bufalo, F. S., M. Galetti y L. Culot. 2016. Seed Dispersal by Primates and Implications for the Conservation of a Biodiversity Hotspot, the Atlantic Forest of South America. *International Journal of Primatology* 37(3): 333-349. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9903-3>
- Castillo, D. C. Z. J. A. 2012. Efecto de la humedad de suelo en los patrones fenológicos de tres especies de palmas en el Valle del Yeguaré. Tesis de licenciatura. Departamento de Ambiente y Desarrollo, Escuela de Agricultura de Zamorano. Tegucigalpa, Honduras. 27 pp. <https://bdigital.zamorano.edu/handle/11036/887> (consultado agosto de 2025).
- Cifuentes, L., F. Moreno y D. A. Arango. 2013. Comportamiento fenológico de *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó biogeográfico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84(2): 591-599. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.30326>
- Copete, J. C., M. Sanchez, R. Cámara-Leret y H. Balslev. 2019. Diversidad de comunidades de palmas en el Chocó biogeográfico y su relación con la precipitación. *Caldasia* 41(2): 358-369. DOI: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v41n2.66576>
- Cortés-Flores, J., K. Hernández-Esquivel, A. González-Rodríguez y G. Ibarra-Manríquez. 2017. Flowering phenology, growth forms, and pollination syndromes in tropical dry forest species: Influence of phylogeny and abiotic factors. *American Journal of Botany* 104(1): 39-49. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1600305>
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. A. Gonzalez, M. Tablada y C. W. Robledo. 2008. InfoStat, versión 2008, Grupo



- InfoSta. FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- Dransfield, J., N. Uhl, C. Lange, W. Baker, M. Harley y C. Lewis. 2008. Genera Palmarum. The Evolution and Classification of Palms. Royal Botanic Gardens. Kew, UK. DOI: <https://doi.org/10.34885/92>
- Eiserhardt, W. L., J.-C. Svenning, W. D. Kissling y H. Balslev. 2011. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany* 108(8): 1391-1416. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcr146>
- Fava, W. S., W. da Silva Covre y M. R. Sigrist. 2011. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. *Flora* 206(6): 575-584. DOI: <https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2011.02.001>
- Fitter, A. H. y R. S. R. Fitter. 2002. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* 296(5573): 1689-1691. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1071617>
- Frankie, G. W., H. G. Bakery, P. A. Opler. 1974. Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology* 62(3): 881-919. DOI: <https://doi.org/10.2307/2258961>
- Galeano, G. y R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia, Guía de campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, Colombia. 688 pp.
- Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of palms. Botanical Garden Press. New York, USA. 259 pp.
- Henderson, A., B. Fischer, A. Scariot, M. A. W. Pacheco y R. Pardini. 2000. Flowering Phenology of a Palm Community in a Central Amazon Forest. *Brittonia* 52(2): 149-160. DOI: <https://doi.org/10.2307/2666506>
- Holdridge L. R. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica. 206 pp.
- Kidyoo, A. M. y D. McKey. 2012. Flowering phenology and mimicry of the rattan *Calamus castaneus* (Arecaceae) in southern Thailand. *Botany* 90(9): 856-865. DOI: <https://doi.org/10.1139/b2012-058>
- Lara, C. E., M. C. Díez, Z. Restrepo, L. A. Núñez y F. Moreno. 2017. Flowering phenology and flower visitors of the Macana Palm *Wettinia kalbreyeri* (Arecaceae) in an Andean montane forest. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88(1): 106-112. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.001>
- Larios-Ulloa, M., S. Loza-Cornejo, G. B. Ramos, H. J. Arreola-Nava, A. M. Espinosa-Rojas y L. M. Hernández-Paz. 2015. Biología reproductiva de tres especies de *Mammillaria* Haw. (Cactaceae) endémicas del cerro “La Mesa Redonda”, Jalisco, México. *Gaia Scientia* 9(2): 147-154.
- Listabarth, C. 1993. Pollination in *Geonoma macrostachys* and Three Congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis*, and *G. interrupta*. *Botanica Acta* 106(6): 496-506. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1993.tb00779.x>
- Lourdes, V., N. Arizpe, R. Orellana, C. Conde y J. Hernández. 2009. Impactos del cambio climático en la floración y desarrollo del fruto del café en Veracruz, México. *Interciencia: Revista de Ciencia y Tecnología de América* 34(5): 322-329.
- Martén, S. y M. Quesada. 2001. Phenology, Sexual Expression, and Reproductive Success of the Rare Neotropical Palm *Geonoma epetiolata*. *Biotropica* 33(4): 596-605. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2001.tb00218.x>
- Mateu-Andrés, I. y L. de Paco. 2006. Genetic Diversity and the Reproductive System in Related Species of *Antirrhinum*. *Annals of Botany* 98(5): 1053-1060. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcl186>
- McDowell, N. G. y C. D. Allen. 2015. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change* 5(7): 669-672. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate2641>
- Mendes, C. N., E. S. Diniz, M. C. N. S. Terra, K. K. Jeannot y M. A. L. Fontes. 2019. Light conditions imposed by canopy: allometric strategies of an understorey palm (*Geonoma schottiana* Mart.) in Atlantic forest. *Journal of Tropical Forest Science* 31(3): 332-342. DOI: <https://doi.org/10.26525/jtfs2019.31.3.332>
- Mendoza, I., C. A. Peres y L. P. C. Morellato. 2017. Continental-scale patterns and climatic drivers of fruiting phenology: A quantitative Neotropical review. *Global and Planetary Change* 148: 227-241. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.12.001>
- Morel, M. 2006. Morfología floral y fenología de la floración de la palma de la Palma *Butia capitata* (Mart.) Becc. (Arecaceae). Tesis de licenciatura, Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad de la República, Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay. 71 pp.
- Moreno, L. P. y H. M. Romero. 2015. Phenology of the reproductive development of *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortes. *Agronomía Colombiana* 33(1): 36-42. DOI: <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v33n1.47199>



- Newstrom, L. E., G. W. Frankie y H. G. Baker. 1994. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388804>
- Núñez, L. A. 2014. Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 384 pp.
- Núñez, L. A. y R. Rojas-Robles. 2008. Reproductive biology and pollination ecology of the milpesos palm *Oenocarpus bataua* in the Colombian Andes. *Caldasia* 30(1): 101-125.
- Núñez, L. A., R. Bernal y J. T. Knudsen. 2005. Diurnal palm pollination by mystropine beetles: is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution* 254(3-4): 149-171. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0340-6>
- Ottewell, K., E. Grey, F. Castillo y J. Karubian. 2012. The pollen dispersal kernel and mating system of an insect-pollinated tropical palm, *Oenocarpus bataua*. *Heredity* 109(6): 332-339. DOI: <https://doi.org/10.1038/hdy.2012.40>
- Ortiz, O. O., M. S. de Stapf y T. B. Croat. 2019. Diversity and distributional patterns of aroids (Alismatales: Araceae) along an elevational gradient in Darién, Panama. *Webbia* 74(2): 339-352. DOI: <https://doi.org/10.1080/00837792.2019.1646465>
- Pearse, I. S., W. D. Koenig y D. Kelly. 2016. Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *New Phytologist* 212(3): 546-562. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14114>
- Peñuela, M. C., M. Bustillos-Lema, S. Álvarez-Solas y L. A. Núñez-Avellaneda. 2019. Reproductive phenology variation of the multiple inflorescence-palm tree *Wettinia maynensis* in relation to climate, in a Piedmont forest in western Amazonia. *Trees* 33(3): 867-876. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01824-7>
- Posit Team. 2024. RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC. Boston, USA. <http://www.posit.co/> (consultado julio de 2025).
- Poveda, M. C., C. A. Rojas-P., R. Rudas-Ll. y J. O. Rangel-Ch. 2014. El Chocó biogeográfico: ambiente físico. In: Rangel-Ch., J. O. (eds.). Colombia diversidad biótica IV, El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica Bogotá: Universidad Nacional de Colombia y Conservación Internacional. Bogotá, Colombia. 1-22 pp.
- R Core Team. 2024. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/> (consultado julio de 2025).
- Rodrigo, J. y M. Herrero. 2002. Effects of pre-blossom temperatures on flower development and fruit set in apricot. *Scientia Horticulturae* 92(2): 125-135. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(01\)00289-8](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(01)00289-8)
- Rojas-Robles, R. y F. G. Stiles. 2009. Analysis of a supra-annual cycle: reproductive phenology of the palm *Oenocarpus bataua* in a forest of the Colombian Andes. *Journal of Tropical Ecology* 25(1): 41-51. DOI: <https://doi.org/10.1017/S026646740800552X>
- Rojas-Robles, R., F. G. Stiles y Y. Muñoz-Saba. 2012. Frugivoría y dispersión de semillas de la palma *Oenocarpus bataua* (Arecaceae) en un bosque de los Andes colombianos. *Revista de Biología Tropical* 60(4): 1445-1461. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i4.2054>
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* 43(1): 77-86. DOI: <https://doi.org/10.1007/PL00012018>
- Sampaio, M. B. y A. Scariot. 2008. Growth and reproduction of the understory palm *Geonoma schottiana* Mart. in the gallery forest in Central Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 31(3): 433-442. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042008000300007>
- Schoen, D. J., M. T. J. Johnson y S. I. Wright. 2019. The ecology, evolution, and genetics of plant reproductive systems. *New Phytologist* 224(3): 999-1004. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16222>
- Stevenson, P. R. 2000. Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia: Dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *American Journal of Primatology* 50(4): 275-289. DOI: [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(200004\)50:4%3C275::AID-AJP4%3E3.0.CO;2-K](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(200004)50:4%3C275::AID-AJP4%3E3.0.CO;2-K)
- Sun, H., B. Huang, X. Yu, C. Tian, Q. Peng y D. An. 2018. Pollen limitation, reproductive success and flowering frequency in single-flowered plants. *Journal of Ecology* 106(1): 19-30. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12834>
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. Springer. Dordrecht, The Netherlands. pp. 371-384.



- DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-009-4812-9_32
- Vogado, N. O., M. J. Liddell, S. G. W. Laurance, M. J. Campbell, A. W. Cheesman, J. E. Engert, A. C. Palma, F. Y. Ishida y L. A. Cernusak, 2020. The effects of an experimental drought on the ecophysiology and fruiting phenology of a tropical rainforest palm. *Journal of Plant Ecology*, 13 (6). pp. 744-753. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtaa069>
- Wright, S. J. y O. Calderon. 1995. Phylogenetic Patterns among Tropical Flowering Phenologies. *The Journal of Ecology* 83(6): 937. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261176>
- Zimmerman, J. K., S. J. Wright, O. Calderón, M. A. Pagan y S. Paton. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23(2): 231-251. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467406003890>
- Zu, K., F. Chen, Y. Li, N. Shrestha, X. Fang, S. Ahmad, G. Nabi y Z. Wang. 2023. Climate change impacts flowering phenology in Gongga Mountains, Southwest China. *Plant Diversity* 46(6): 774-782. DOI: <https://doi.org/10.1016/J.PLD.2023.07.007>

