



<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v70i1.51043>

Feno-morfología de dos especies de páramo de *Miconia* (Melastomataceae): optimización de la floración y fructificación para mejorar la dispersión

Angie Paola Carvajal-Muñoz^{1*}; <https://orcid.org/0000-0002-5950-6781>

María Eugenia Morales-Puentes¹; <https://orcid.org/0000-0002-5332-9956>

Pablo Andrés Gil-Leguizamón¹; <https://orcid.org/0000-0002-9414-8991>

Andrea Camila Reyes-Duarte¹; <https://orcid.org/0000-0003-3866-2950>

1. Sistemática Biológica, Herbario UPTC, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Avenida Central del Norte 39-115, Tunja, Boyacá, Colombia; angie.carvajal@uptc.edu.co (*Correspondencia), maria.morales@uptc.edu.co, pablo.gil@uptc.edu.co, andrea.reyes02@uptc.edu.co

Recibido 17-V-2022. Corregido 05-X-2022. Aceptado 18-XI-2022.

ABSTRACT

Pheno-morphology of two paramo species of *Miconia* (Melastomataceae): optimization of flowering and fructification to enhance dispersal

Introduction: Paramos are among the ecosystems that are most affected by anthropic activities, increasing the need for phenological studies as a basis for management and conservation.

Objective: To describe the pheno-morphology of *Miconia ligustrina* and *Miconia elaeoides*.

Methods: From September 2019 to February 2020, and from April 2021 to August of the same year, the phenology of 12 individuals of each species was monitored. Additionally, phenological data of herbariums were linked to corroborate obtained results. In the two data sets, distribution of data was described using circular statistics; in addition, we recorded the precipitation and temperature in the area. Additionally, we described the morphometry of each species.

Results: The flowering peak of *M. ligustrina* is in April, and fruiting concentrates between June and July; in *M. elaeoides*, flowering is massive in January, and the highest fruit production in May. The phenology was correlated with rainfall: flowering takes place in the dry season and fruiting in the rainy season. The species differ morphologically, but, as in other *Miconia* species, the flowers and fruits are small (approx. 5 mm).

Conclusions: Flowering occurs in the dry season and fructification in the rainy season, when the photosynthetic rate is low and frugivory increases. This phenological pattern favors optimal seed dispersal.

Key words: flowering; fructification; morphology; phenology; reproductive biology.

RESUMEN

Introducción: El Páramo es uno de los ecosistemas más afectados por actividades humanas, lo que aumenta la necesidad de estudios fenológicos como base para el manejo y la conservación.

Objetivo: Describir la feno-morfología de *Miconia ligustrina* y *Miconia elaeoides*.

Métodos: De septiembre 2019 a febrero 2020, y de abril 2021 hasta agosto del mismo año, se monitoreó la fenología de 12 individuos de cada especie. Adicionalmente, se vincularon datos fenológicos de ejemplares de herbario, para corroborar los resultados obtenidos. En los dos conjuntos de datos, se describió su distribución usando estadística circular, además, se obtuvieron registros de precipitación y temperatura del área. Adicionalmente, se describió la morfometría de cada especie.

Resultados: El pico de floración de *M. lingustrina* es en abril, y la fructificación se concentra entre junio y julio; *M. elaeoides*, florece de forma masiva en enero, con la máxima producción de frutos en mayo. Hubo correlación entre fenología y lluvias: la floración se da en época seca y la fructificación en la época lluviosa. Las especies difieren en morfología, pero, como en otras especies de *Miconia*, las flores y frutos son pequeños (aprox. 5 mm).

Conclusión: La floración se presenta en la época seca y la fructificación en la época lluviosa, cuando las tasas de fotosíntesis son bajas y la frugivoría incrementa. Este patrón fenológico favorece la dispersión óptima de semillas.

Palabras clave: floración; fructificación; morfología; fenología; biología reproductiva.

INTRODUCCIÓN

Melastomataceae es una de las diez familias más diversas del mundo (Christenhusz & Byng, 2016), con > 5 800 especies, entre los 1 000 y 4 000 m de elevación (Penneys et al., 2022). En el Neotrópico se encuentran ca. 3 700 especies (Ulloa et al., 2022) en Colombia 987 (Almeda et al., 2016). Las melastomatáceas presentan estrategias de vida y adaptaciones fundamentales como gran producción de semillas, dispersión eficaz de propágulos, y elevadas tasas de germinación y crecimiento, de modo que, son especies primordiales en la regeneración de los ecosistemas (de Albuquerque et al., 2013). *Miconia* es el género más grande de la familia con ca. 1 900 especies y el más diverso en el Neotrópico (Michelangeli et al., 2019). Los frutos de las especies de *Miconia* son consumidos por aves, murciélagos, marsupiales, monos, tortugas, lagartos, peces y pequeños roedores (Messeder et al., 2022), interacción que contribuye al aumento de la resiliencia ecosistémica, la autoregeneración, la reactivación de los procesos ecosistémicos y el establecimiento de otras especies (Goldenberg & Shepherd, 1998). Estas características destacan a *Miconia* como un importante componente en los ecosistemas, en especial aquellos en peligro con especies únicas, en donde las demandantes condiciones climáticas limitan el recurso alimenticio de la fauna (Rincón, 2015).

Los páramos, importantes refugios de biodiversidad y reguladores hídricos y climáticos, son uno de los ecosistemas con mayor diversidad y abundancia de miconias (Goldenberg et al., 2013), sin embargo, se encuentran en riesgo por actividades humanas, las cuales

han provocado la reducción de área y pérdida de especies (Morales et al., 2007). El páramo de Rabanal, localizado en los departamentos de Boyacá y Cundinamarca, no es la excepción, pues la ganadería y los cultivos de papa superan el 45 % de su superficie (Morales et al., 2007), por ello, es necesario el desarrollo de investigaciones que promuevan o aporten información para su conservación y mantenimiento (Andreis et al., 2005). Desde esta problemática, la comprensión de los patrones fenológicos, permite evaluar las posibles respuestas de las comunidades vegetales frente al cambio climático, así como, entender las estrategias de supervivencia de las poblaciones, regeneración, reproducción, oferta temporal de recursos e interacción planta-animal; línea base en el planteamiento y desarrollo de estrategias de conservación de las especies y su hábitat (de Almeida & de Carvalho, 2009).

Aún con lo anterior, son pocos los estudios fenológicos que contemplan y evalúan diferencias y/o sincronías dentro de un género o familia, datos que permiten entender las estrategias reproductivas de especies con mismos polinizadores y/o dispersores (Morellato et al., 2016), como *Miconia*, género en el que la polinización y frugivoría podrían direccionar la fenología de sus especies. De igual forma, *Miconia* comprende más del 50 % de las melastomatáceas para Colombia (543 sp.) (Ulloa et al., 2022), y su fenología se ha documentado así: para algunas especies en un bosque pluvial del Pacífico y en un bosque andino de Risaralda (Hilty, 1980; Kessler & Kattan, 2012); para *Miconia prasina* y *Miconia resima* en un bosque húmedo de Cundinamarca (Sierra & López, 2021) y para *M. elaeoides* y *Miconia cataractae* en el



páramo de Rabanal (Manrique et al., 2022); de modo que, este trabajo es pionero en describir y comparar aspectos feno-morfológicos de dos especies de *Miconia* en un páramo, resultados importantes en la biología reproductiva, manejo y conservación de *M. ligustrina* y *M. elaeoides*, y en posteriores estudios de polinización, dispersión, interacciones, conservación y restauración.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: el Distrito Regional de Manejo Integrado (DRMI) Rabanal, municipio de Ventaquemada (Boyacá), comprende un área aproximada de 6 639.4 ha, desde los 2 700 a 3 500 m de elevación. La precipitación y temperatura media son de 885.1 mm y 8.1 °C, y la humedad relativa anual de 85 % (Rubio et al., 2008). Laguna Verde y sus alrededores (5°24'44" N & 73°32'43" W), área definida para el estudio, está ubicada dentro del DRMI a 3 300 m en la vereda Montoya, sector Mata Negra; la precipitación media anual es de 1 075 mm y la temperatura de 8.2 °C (Rubio et al., 2008). Es un ecosistema con especies de bosque altoandino, de bordes, de pajonales y frailejonales (Moreno-Mancilla et al., 2018), con clima semihúmedo a seco según la clasificación

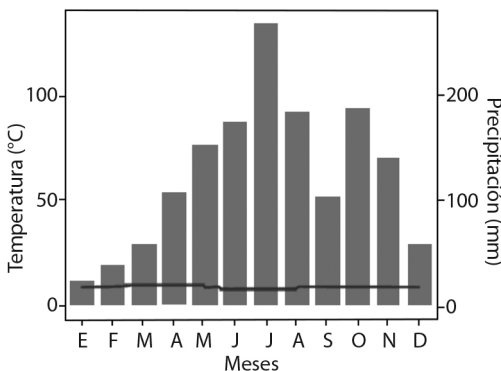


Fig. 1. Registros meteorológicos medios de precipitación y temperatura del sector Laguna Verde, páramo de Rabanal. WorldClim-Global Climate Data. (Fick & Hijmans, 2017).

Fig. 1. Average meteorological records of precipitation and temperature of the Laguna Verde sector, Rabanal paramo. WorldClim-Global Climate Data. (Fick & Hijmans, 2017).

de Caldas-Lang (Morales et al., 2007). Presenta un régimen bimodal de lluvias, de marzo a julio, y de octubre a noviembre, con periodos secos de diciembre a febrero, y de agosto a septiembre (Fig. 1) (Morales et al., 2007).

Seguimiento fenológico en campo: se localizaron, marcaron y georreferenciaron 12 individuos por especie de *M. ligustrina* y *M. elaeoides*; fueron incluidos aquellos capaces de florecer y/o fructificar, separados entre sí por al menos 2 m (Wallace & Painter, 2003). Durante dos periodos, de septiembre 2019 a febrero 2020, y de abril 2021 a agosto del mismo año (11 meses), se contó mensualmente el número total de botones, flores y frutos (maduros e inmaduros); para ello, se promedió la cantidad de estructuras de tres inflorescencias, y se multiplicó por el total de inflorescencias de cada individuo.

Revisión de ejemplares de herbario: los datos de campo se complementaron con la fenología a partir de ejemplares en estado reproductivo y con fecha de recolecta (dd/mm/aaaa) del Herbario Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC), Herbario Universidad Nacional de Colombia (COL) y Universidad Distrital “Francisco José de Caldas” (UDBC) (Diskin et al., 2012), teniendo en cuenta características de la localidad y altitudes cercanas a 3 000 m. Con el cumplimiento de estos requerimientos, se incluyeron 109 ejemplares de *M. ligustrina* y 68 de *M. elaeoides* (Apéndice 1). En cada ejemplar se contó el número de botones, flores y frutos, además, se convirtieron las fechas de recolecta en días julianos o Day Of Year (DOY), y estos en grados circulares (Morellato et al., 2010). Finalmente, se obtuvieron y graficaron datos de precipitación y temperatura media mensual del área de estudio, utilizando las capas climáticas globales de WorldClim-Global Climate-Data (Fick & Hijmans, 2017) y el software R (R Core Team, 2016) (Fig. 1).

Caracterización morfométrica: con el uso de un estereoscopio y el software LASEZ

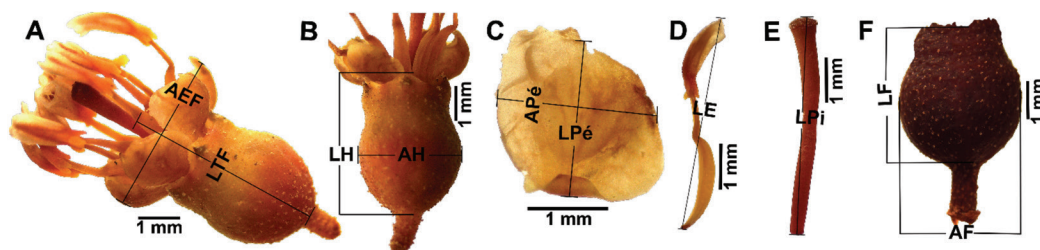


Fig. 2. Medidas morfométricas determinadas en cada especie. **A.** Flor. **B.** Hipanto. **C.** Pétalo. **D.** Estambre. **E.** Pistilo. **F.** Fruto. / **Fig. 2.** Morphometric measurements determined in each species. **A.** Flower. **B.** Hypanthia. **C.** Petal. **D.** Stamen. **E.** Pistil. **F.** Fruit.

v3.0, fueron medidas y fotografiadas 30 flores y 30 frutos de cada especie, obtenidos de seis plantas diferentes ($n = 5/\text{individuo}$). Las medidas correspondieron a longitud total y ancho externo de la flor (LTF, AEF); longitud y ancho del hipanto (LH, AH), del pétalo (LPé, APé) y del fruto (LF, AF); y longitud del estambre y pistilo (LE, LPi) (Fig. 2) (Ramírez et al., 2010).

Análisis de datos: los registros fenológicos se analizaron en el programa RStudio (R Core Team, 2016) mediante estadística circular (Morellato et al., 2010). Por especie, la sumatoria mensual de las observaciones realizadas en campo, fue representada en diagramas de rosas. Para la fenología de las colecciones de herbario, se generaron diagramas de densidad a partir de las fechas de recolecta convertidas a grados (Morellato et al., 2010). Se empleó el test de Rayleigh (Z) para testear la uniformidad y estacionalidad de las fenofases; conjuntamente, se halló el desvío patrón (SD), la media circular (μ) y la longitud del vector medio (r), el cual representa la concentración de los datos alrededor de la media, así, cero indica distribución uniforme y uno concentración total (Brito et al., 2017; Maruyama et al., 2019; Morellato et al., 2010). En Past (Hammer et al., 2001) las variables climáticas fueron correlacionadas con el número de flores y frutos inmaduros obtenidos en campo, mediante el coeficiente de correlación de Spearman. Finalmente, se calcularon tendencia central y dispersión en las variables morfométricas (Sánchez et al., 2013).

RESULTADOS

Seguimiento fenológico: *M. ligustrina* produjo botones durante siete meses, de octubre a abril, con mayor número de estructuras reproductivas a mediados de enero ($\mu = 11.34^\circ$, $r = 0.84$). La floración inició en febrero, tuvo un pico en abril ($\mu = 106.76^\circ$, $r = 0.94$) y concluyó en junio; se registraron ~38 flores/inflorescencia. Los frutos inmaduros permanecen durante el año, con un pico entre junio y julio ($\mu = 179.64^\circ$, $r = 0.57$). En febrero, se contempla aparentemente un pico de frutos maduros, no obstante, son pocos respecto a la cantidad de frutos inmaduros, debido a que muchos no concluyen su maduración o son inmediatamente consumidos por los frugívoros (Fig. 3).

La fenología de herbario se registró así: la brotación acontece de noviembre a abril, con mayor cantidad de botones entre enero y febrero ($\mu = 33.42^\circ$, $r = 0.73$). La floración de diciembre a finales de junio, con el pico de mayor producción a finales de marzo ($\mu = 81.61^\circ$, $r = 0.54$). La fructificación se concentra en julio ($\mu = 190.28^\circ$, $r = 0.29$), registro que se aproxima al observado en campo.

En el caso de *M. elaeoides*, la producción de botones inició en julio y se mantuvo hasta febrero, siendo noviembre el mes de mayor ocurrencia ($\mu = 320.68^\circ$, $r = 0.73$). Enero fue el pico de floración, con un promedio de 44 flores/inflorescencia ($\mu = 16.76^\circ$, $r = 0.97$), aunque aumentaron también los frutos inmaduros, lo que permite plantear que, en el tiempo

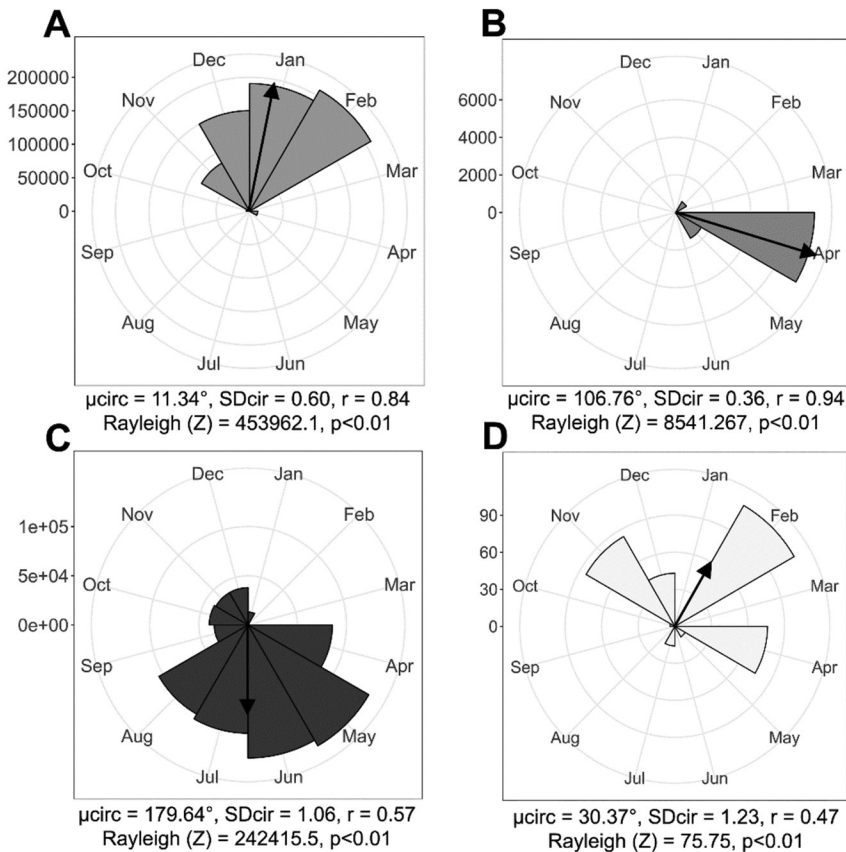


Fig. 3. Datos fenológicos de campo de *M. ligustrina*. A. Botones. B. Flores. C. Frutos inmaduros. D. Frutos maduros. / Fig. 3. Field phenological data of *M. ligustrina*. A. Buttons. B. Flowers. C. Immature fruits. D. Ripe fruits.

transcurrido entre diciembre y enero, ocurrió la floración masiva y breve, propia de las especies de *Miconia* (Gentry, 1974), así que, en enero los individuos ya se encontraban en fructificación. Por otra parte, la producción de frutos inmaduros aumentó gradualmente hasta mayo, pico de la fenofase ($\mu = 137.12^\circ$, $r = 0.45$). Al igual que en *M. ligustrina*, los frutos maduros no son informativos, debido a la frugivoría que impide su conteo (Fig. 4).

Los registros de herbario no presentaron una estacionalidad en la fenofase de brotación ($P > 0.05$). La floración va desde octubre a junio, con el pico en febrero ($\mu = 41.84^\circ$, $r = 0.50$), temporalidad similar a la observada en los individuos estudiados en campo. Finalmente, la fructificación se concentró en junio ($\mu =$

169.52° , $r = 0.45$), semejante a lo evidenciado en el área de estudio.

Correlación con variables climáticas:

la fructificación de *M. ligustrina* fue la única fenofase que presentó una correlación directa con la precipitación (Spearman = 0.75, $P = 0.005$), es decir que, a medida que la precipitación aumenta la cantidad de frutos también, así el pico de esta fenofase fue entre junio y julio, meses más lluviosos en el área de estudio. Respecto a la floración, aunque no correlacionada estadísticamente, se presentó en abril, mes con precipitación baja (Spearman = 0.14, $P = 0.65$) (Fig. 1). En *M. elaeoides*, la floración mostró una relación inversa con la precipitación (Spearman = -0.47, $P = 0.12$), ya que, aconteció

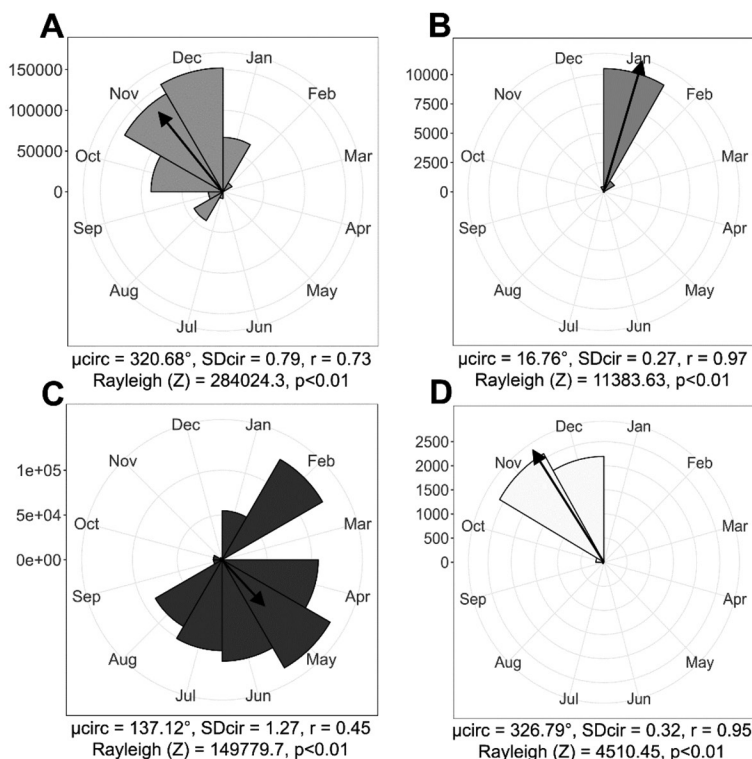


Fig. 4. Datos fenológicos de campo de *M. elaeoides*. **A.** Botones. **B.** Flores. **C.** Frutos inmaduros. **D.** Frutos maduros. / **Fig. 4.** Field phenological data of *M. elaeoides*. **A.** Buttons. **B.** Flowers. **C.** Immature fruits. **D.** Ripe fruits.

en el mes más seco (enero), mientras que, la fructificación tuvo una correlación inversa con la temperatura (Spearman = -0.27, P = 0.38), evidenciando que, a menor temperatura, mayor producción de frutos. El pico de la fenofase fue en mayo, ocasión en el que las lluvias aumentan (Fig. 1).

Caracterización morfométrica: las flores de *M. elaeoides* son pequeñas, miden 4.88 ± 0.38 mm de largo y 3.57 ± 0.27 mm de ancho (Fig. 5A) (Tabla 1). Los pétalos son libres, suborbiculares, blanco-cremosos, ápice redondeado-obtuso, largo 1.81 ± 0.12 mm y ancho 1.97 ± 0.19 mm, membranosos y glabros (Fig. 5B, Fig. 6A). El hipanto es globoso-elongado, mide 3.12 ± 0.31 mm de largo y 2.91 ± 0.26 mm de ancho, minutamente tuberculado, con tricomas cortos y ralos (Fig. 5A). Los estambres y el pistilo son exertos, blanco-crema,

con una longitud media de 4.61 ± 0.40 mm y 4.88 ± 0.24 mm respectivamente (Fig. 5C, Fig. 5D); anteras espatiformes, con las dos tecas profundamente definidas por el tabique; poro terminal ampliamente ovado hasta oblato, de gran tamaño, 0.31 ± 0.05 mm de largo y 0.49 ± 0.06 mm de ancho (Fig. 5C). Los frutos son oblatos, largo 3.75 ± 0.35 mm y ancho 3.94 ± 0.39 mm (Fig. 5E) (Tabla 1), de color verdegrisáceo cuando maduros (Fig. 6B).

Las flores de *M. ligustrina* son más pequeñas, miden 2.62 ± 0.35 mm de largo y 3.66 ± 0.23 mm de ancho (Fig. 7A) (Tabla 1). Los pétalos son libres, subrectangulares, blancos, ápice invaginado, largo 1.42 ± 0.16 mm y ancho 1.98 ± 0.15 mm, membranosos y glabros (Fig. 6C, Fig. 7B,). El hipanto es cortamente redondeado, mide 2.29 ± 0.26 mm de largo y 2.71 ± 0.24 mm de ancho, verde claro con manchas vinotinto. Pistilo exerto, blanco, con una

TABLA 1

Variabilidad morfológica (mm) en flores y frutos de *M. elaeoides* y *M. ligustrina*. / **Table 1.** Morphological variability (mm) in flowers and fruits of *M. elaeoides* and *M. ligustrina*.

Carácter	<i>M. elaeoides</i>					<i>M. ligustrina</i>						
	Dmín	Dmáx		DE	CV	Dmín	Dmáx		DE	CV		
LTF	4.18	5.76	4.88	±	0.38	7.79	2.03	3.23	2.62	±	0.35	13.19
AEF	3.01	4.08	3.57	±	0.27	5.58	3.14	4.01	3.66	±	0.23	6.35
LH	2.60	3.82	3.12	±	0.31	9.88	1.87	2.73	2.29	±	0.26	11.31
AH	2.32	3.36	2.91	±	0.26	8.98	2.31	3.21	2.71	±	0.24	8.66
LPé	1.58	2.04	1.81	±	0.12	6.64	1.14	1.70	1.42	±	0.16	11.54
APé	1.62	2.38	1.97	±	0.19	9.56	1.65	2.24	1.98	±	0.15	7.72
LE	3.63	5.25	4.61	±	0.40	8.49	2.10	3.11	2.62	±	0.28	10.51
Lpi	4.34	5.49	4.88	±	0.24	4.97	2.67	3.97	3.31	±	0.35	10.46
LF	3.13	4.36	3.75	±	0.35	9.22	3.68	5.46	4.56	±	0.51	11.29
AF	3.15	4.50	3.94	±	0.39	9.80	4.19	6.10	5.11	±	0.49	9.58

Dmín = dato mínimo; Dmáx = dato máximo; = media; DE = desviación estándar; CV = coeficiente de variación (%).

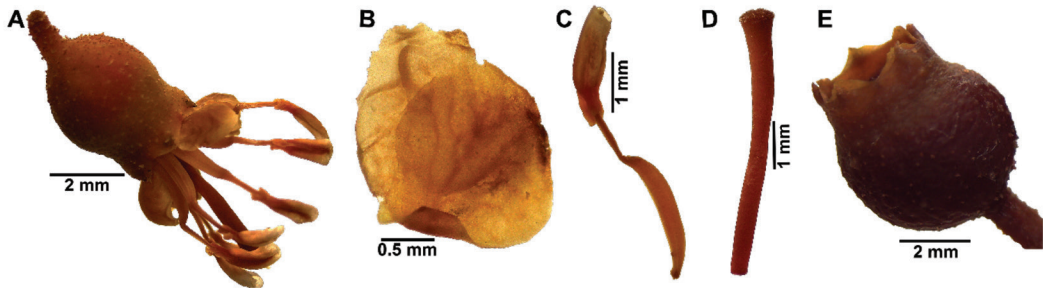


Fig. 5. Estructuras reproductivas de *M. elaeoides*. **A.** Flor en antesis. **B.** Pétalo. **C.** Estambre. **D.** Pistilo. **E.** Fruto. / **Fig. 5.** Reproductive structures of *M. elaeoides*. **A.** Flower in anthesis. **B.** Petal. **C.** Stamen. **D.** Pistil. **E.** Fruit.

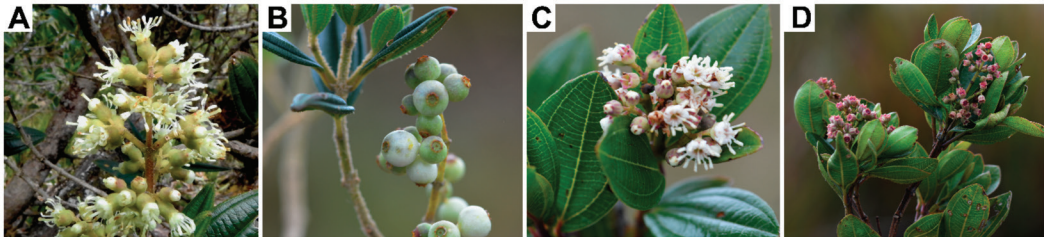


Fig. 6. Inflorescencia e infructescencia de **A.-B.** *M. elaeoides* y **C.-D.** *M. ligustrina*. / **Fig. 6.** Inflorescence and infructescence of **A.-B.** *M. elaeoides* and **C.-D.** *M. ligustrina*.

longitud de 3.31 ± 0.35 mm, más largo que los estambres (2.62 ± 0.28 mm) (Fig. 7D); anteras obtriangulares a cónicas, con las dos tecas definidas ligeramente por el tabique; poro terminal desde circular hasta semicircular, con una profunda muesca hacia la unión de las tecas, 0.23

± 0.03 mm de largo y 0.36 ± 0.03 mm de ancho (Fig. 7C). Los frutos son globosos aplanados en el ápice con la proyección de los sépalos, largo 4.56 ± 0.51 mm y ancho 5.11 ± 0.49 mm de ancho, de color verde claro con líneas vinotinto cuando inmaduros (Fig. 6D, Fig. 7E).

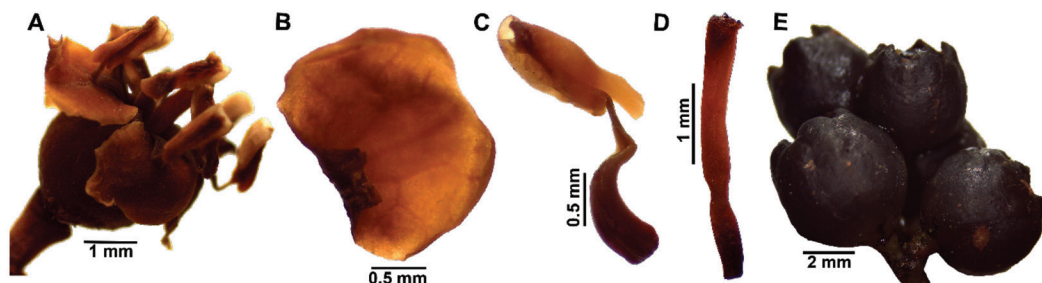


Fig. 7. Estructuras reproductivas de *M. ligustrina*. **A.** Flor en antesis. **B.** Pétalo. **C.** Estambre. **D.** Pistilo. **E.** Fruto. / **Fig. 7.** Reproductive structures of *M. ligustrina*. **A.** Flower in anthesis. **B.** Petal. **C.** Stamen. **D.** Pistil. **E.** Fruit.

DISCUSIÓN

M. elaeoides y *M. ligustrina*, especies del mismo género, tienen tiempos de floración y fructificación diferentes. *M. elaeoides* con un pico de floración en enero, florece primero que *M. ligustrina*, cuya mayor producción de flores se presentó a mediados de abril. Este comportamiento de floración segregada, probablemente ocurre para evitar la competencia, debido a que las especies comparten un mismo grupo de polinizadores y/o dispersores (Manrique et al., 2022; Poulin et al., 1999). Lo anterior, conlleva a que las plantas desarrollen estrategias evolutivas como la mínima superposición de sus fenofases, a fin de reducir al máximo la competencia interespecífica (Restrepo & Bonilla, 2017).

Aunque los picos de fructificación de las dos especies ocurren en periodos de tiempo cercanos (*M. ligustrina* en junio-julio y *M. elaeoides* en mayo), se observa el patrón de fructificación segregado propuesto por Hilty (1980) y Poulin et al. (1999) en *Miconia*, la primera especie fructifica de abril a diciembre, y la segunda de enero a agosto, aumentando en conjunto la oferta de frutos durante el año. De abril a agosto la fructificación se solapa, y se da la mayor oferta de frutos en las dos especies, periodo que coincide con la temporada más lluviosa en el área de estudio (junio-agosto). Esta correlación con la precipitación es reportada también para *Miconia albicans* por Allenspach y Dias (2012), quienes evidenciaron que, la mayoría de las especies

con dispersión ornitócora fructifican en época de lluvia; Maruyama et al. (2013) lo exponen para algunas especies de *Miconia* de la sabana de Brasil, y Santos et al. (2010) para *Miconia angelana* en Minas Gerais. Gran parte de los estudios han sido realizados en Brasil, por lo que, nuestros resultados amplían el reporte de esta correlación para otras especies de *Miconia* en un páramo de Colombia, aspecto que llama la atención porque es un comportamiento que se mantienen tanto latitudinal como altitudinalmente.

A diferencia de la fructificación, la floración de estas dos especies ocurre en las temporadas más secas del área de estudio (diciembre-abril), resultados que se corroboran con los obtenidos por Manrique et al. (2022) para *M. elaeoides*, y que pueden estar directamente correlacionados con una mayor abundancia y riqueza de insectos (Hymenoptera y Díptera). No obstante, Brito et al. (2017) proponen esta relación en Microlicieae y Melastomeae, cuyas especies son melitofílicas y dependen de polinizadores especializados para su reproducción, y no en Miconieae, donde los pétalos blancos no funcionan en la atracción de polinizadores, hay producción de néctar y reproducción por apomixia (Gavrutenko et al., 2020; Manrique et al., 2022). Aunque la floración de especies de *Miconia* en meses secos no está totalmente determinada por la abundancia de polinizadores, puede ser resultado de la alta demanda de agua para la producción de frutos; de modo que, es necesario florecer en estos tiempos, para que la fructificación coincida con



las épocas más lluviosas (Brito et al., 2017), y se favorezca el desarrollo de los frutos carnosos, acuosos y ricos en azúcar propios de estas especies (Maruyama et al., 2019).

Si bien algunas especies de *Miconia* son apomícticas, la presencia y visita de polinizadores no se ven limitadas, por el contrario, se aumenta la fecundación (Maia et al., 2016); así la floración de *M. ligustrina* y *M. elaeoides* durante los períodos secos, también puede estar correlacionada en cierto grado con la abundancia de polinizadores. Jordano (2000) sugiere que los picos de fructificación en las plantas ocurren generalmente cuando la tasa fotosintética es baja, es decir, al final de la época seca cuando incrementa la precipitación, o luego de períodos de altas tasas de acumulación de reservas. Además, Beltran y Kattan (2001) establecen que entre marzo y mayo ocurre en los bosques andinos la temporada de reproducción de muchas especies de aves, y entre agosto-octubre la muda.

El estudio fenológico de Melastomataceae realizado por Kessler y Kattan (2012) en un bosque andino de Colombia, mostró que la fructificación de especies con frutos tipo baya de *Miconia*, *Leandra*, *Ossaesa* y *Henriettella*, exhibe dos picos anuales asociados con los períodos de mayor precipitación. De Almeida y de Carvalho (2009) previamente habían validado el anterior supuesto, pues encontraron para *M. albicans* en el Sur de Minas Gerais, que la floración se desarrolla en la estación más seca, y la maduración de los frutos con la llegada de las lluvias (finales de diciembre), por lo que, la dispersión aconteció en el momento óptimo del año (Batalha & Mantovani, 2000). Con base en lo anterior, se plantea que los picos de fructificación de las dos especies estudiadas probablemente son resultado de varios factores: abundancia de polinizadores que direccionan la floración y, por ende, la fructificación, tiempos de lluvia que aumentan la disponibilidad, acumulación de recursos y actividad de los frugívoros.

No fue posible evidenciar en campo el pico de floración de *M. elaeoides*, ello se vio reflejado en el desajuste entre el número de

flores y frutos inmaduros, que también fue descrito para *Miconia ligustroides* por Allenspach et al. (2012), quienes plantean que las flores de estas especies permanecen abiertas apenas unos cuantos días, sin observarse incluso en los seguimientos quincenales realizados. La cantidad de flores en las especies de *Miconia*, se ajusta a la floración de tipo “big-bang” propuesta por Gentry (1974), en la que un individuo puede producir más de 150 000 flores que se abren al mismo tiempo con episodios de corta duración (2-3 días) (Kriebel & Zumbado, 2014), suceso que probablemente representa una ventaja adaptativa frente a las condiciones extremas que caracterizan a los páramos, y que dificultan la polinización y fecundación de las plantas (Manrique et al., 2022).

Las flores y frutos de las dos especies objeto de estudio presentan diferencias en su forma y tamaño, sin embargo, al igual que en otras especies de *Miconia* miden ~5 mm, con pétalos y anteras blanco-amarillas (Dellinger et al., 2022), característica aparentemente ancestral, que dio lugar a flores más coloridas polinizadas por abejas (Gavrutenko et al., 2020). Las flores de *M. elaeoides* tienen una longitud (4.88 ± 0.38 mm) mayor que las de *M. ligustrina* (2.62 ± 0.35 mm), en *M. elaeoides* las flores son más largas que anchas, en *M. ligustrina* más anchas que largas. Los poros de las anteras, más largos que anchos en las dos especies, son más grandes en *M. elaeoides*. Estas diferencias morfológicas entre las dos especies, junto con las variaciones en la forma e indumento, probablemente sean cambios evolutivos direccionados por presiones selectivas como competencia por polinizadores y modos de polinización, que permitieron la diversificación actual de *Miconia* (Gavrutenko et al., 2020; Goldenberg et al., 2008). Asimismo, la variación morfológica observada entre las especies de estudio demuestra las múltiples interacciones con polinizadores sin síndrome de zumbido, que posiblemente están ocurriendo al interior del género (Gavrutenko et al., 2020).

Goldenberg y Shepherd (1998) al estudiar la morfología floral de *Miconia* y *Leandra*, muestran que en *Miconia* con frecuencia

ocurren flores pequeñas que no superan los 5 mm, al igual que Manrique et al. (2022), autores que señalan que las flores de *M. elaeoides* en promedio tienen una longitud total de 10.97 mm (incluye estambres) y en *M. cataractae* de 9.61 mm, además, los pétalos de *M. elaeoides* presentan longitudes alrededor de los 3 mm, similares a las registradas en este estudio. Los resultados obtenidos corroboran que las especies estudiadas tienen anteras cortas con poros grandes, propias de la sección *Cremanium*, las cuales han sido relacionadas con polinización generalizada, ya que, poros grandes facilitan la extracción de polen a insectos no vibratorios en zonas altas donde las abejas no son muy abundantes (Manrique et al., 2022; Melo et al., 2022).

Los resultados de este estudio se ajustan a los encontrados por Hilty (1980), que reporta, que frutos de las especies de *Miconia* oscilan entre 4 y 15 mm, así Barbosa et al. (2013) encontraron que los frutos de *Miconia prasina* tienen un promedio de 5.30 x 6.66 mm, frutos un poco más grandes que los de *M. elaeoides*. Mendonça et al. (2007) señalan igualmente que, los frutos de especies de *Miconia* tienen dimensiones cercanas al centímetro, y resaltan que la mayor diferencia entre las especies es el color. Los resultados evidencian diferencias en la longitud, forma y color de las dos especies estudiadas, ratificando la importancia de la combinación de estos caracteres en la separación de especies del mismo género.

La mayoría de las especies de *Miconia* tienen flores < 5 mm de largo, como documentan Dellinger et al. (2022) y los resultados de este trabajo, de manera que, la longitud de las flores puede ser definida como un carácter del género con excepciones. Flores de tamaño reducido y con antesis corta y simultánea, resultan en una floración masiva, abundante y con alta oferta de polen, rasgo evolutivo que se presume surgió para aumentar la visita de polinizadores y la producción de frutos, garantizando la dispersión (Manrique et al., 2022). Es así como, la producción masiva de pequeñas flores posiblemente sea la causa del éxito evolutivo, amplia distribución y colonización

de diferentes ecosistemas del género *Miconia* (Michelangeli et al., 2022), pues en otros grupos con dispersión zoocora, como las tribus Blakeeae y Henrietteae, en las que se producen pocas flores grandes o muy grandes y pocos frutos, la diversidad es baja respecto al género *Miconia* (Dellinger et al., 2022).

Los resultados obtenidos para las especies de *Miconia* en el presente estudio y los reportados por todos los autores anteriores son concordantes. Las fenofases de floración se asocian a periodos secos, y las de fructificación a periodos más lluviosos. El tamaño de las flores y su arquitectura se ajusta con las de otras especies del género. Igualmente, los datos de este estudio demuestran que las dos especies de *Miconia* altoandinas, presentan inflorescencias con numerosas flores, pequeñas, blanquecinas y con anteras cortas, y entran en antesis en temporadas secas. Se recomienda incrementar los estudios morfométricos en el género, ya que, como se demuestra en este trabajo junto con la investigación de Manrique et al. (2022), las especies de *Miconia* altoandinas han evolucionado y diversificado su morfología floral, presentando sistemas de polinización generalizada que garantizan su éxito reproductivo, por lo que, estudiarlas contribuirá a entender estas radiaciones adaptativas en Melastomataceae.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. A la Vicerrectoría de Investigación y Extensión (Convocatoria ViE



02 Sostenibilidad 2021, proyecto SGI 3059). Al Herbario UPTC y al grupo Sistemática Biológica por su colaboración en el desarrollo de

este proyecto. A la comunidad del páramo de Rabanal, especialmente a los señores Clodomiro Gil y Ramiro Jerez.

APÉNDICE 1

Lista de registros de herbario de *Miconia elaeoides* y *Miconia ligustrina* incluidos en el conteo fenológico.

Especie	Herbario	Ejemplares
<i>Miconia elaeoides</i>	UDBC	19558
	UPTC	15537
	COL	118785, 237995, 429595, 546250, 546343, 550196, 105671, 103041, 156226, 119749, 232128, 416251, 416250, 416262, 416261, 562661, 567669, 567593, 237823, 377609, 1587, 1619, 224414, 172322, 355453, 362223, 540143, 82438, 184804, 443355, 472202, 355452, 540481, 64517, 128209, 355451, 208766, 101446, 106310, 231723, 362221, 355454, 401537, 362222, 550193, 550195, 561272, 53208, 121350
<i>Miconia ligustrina</i>	UDBC	13877, 18339
	UPTC	17305, 20743, 16419, 18972, 15955, 15917, 2423, 2371, 1171
	COL	22990, 107232, 127342, 180914, 180737, COL000085567, 489479, 1581, 25659, 38581, 36805, 47652, 63303, 56569, 64927, 63686, 102043, 103066, 102978, 167483, 180099, 210839, 296397, 283306, 296429, 416267, 562669, 567667, 567594, 567621, 567622, 14187a, 41221, 50928, 100365, 207764, 221542, 607982, 102900, 103082, 193829, 211193, 428757, 568139, 11218, 1584, 1584, 230691, 224043, 237853, 539838, 1576, 50661, 82294, 255374, 466074, 23028, 137001, 283797, 394875, 1575, 11287, 242484, 452860, 50101, 91060, 208660, 208826, 208765, 242808, 337235, 398083, 573403, 1586b, 21684, 81354, 96198, 398084, 439217, 521420, 491544, 53209, 482582, 603224

REFERENCIAS

- de Albuquerque, L. B., Aquino, F. D. G., Costa, L. C., Miranda, Z., & Sousa, S. R. (2013). Espécies de Melastomataceae Juss. com potencial para restauração ecológica de mata ripária no Cerrado. *Polibotânica*, 35(2013), 1–19.
- Allenspach, N., & Dias, M. M. (2012). Frugivory by birds on *Miconia albicans* (Melastomataceae), in a fragment of Cerrado in São Carlos, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 72(2), 407–413. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842012000200024>
- Allenspach, N., Telles, M., & Dias, M. M. (2012). Phenology and frugivory by birds on *Miconia ligustrina* (Melastomataceae) in a fragment of Cerrado, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 72(4), 859–864. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842012000500012>
- Almeda, F., Alvear, M., Mendoza-Cifuentes, H., Penneys, D. S., & Michelangeli, F. (2016). Melastomataceae. En R. Bernal, S. R. Gardstein, & M. Celis (Eds.), *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia* (pp. 1585–1664). Editorial Universidad Nacional de Colombia. <http://catalogoplantadescolombia.unal.edu.co/es/resultados/familia/Melastomataceae/>
- de Almeida, F., & de Carvalho, D. (2009). Maturação e morfometria dos frutos de *Miconia albicans* (Swartz) Triana (Melastomataceae) em um remanescente de floresta estacional semidecídua montana em Lavras, MG1. *Árvore*, 33(6), 1015–1023. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622009000600004>
- Andreis, C., Longhi, S. J., Brun, E. J., Wojciechowski, J. C., Machado, A. A., Vaccaro, S., & Cassal, C. Z. (2005). Phenology study in three successional stages of a seasonal deciduous forest in Santa Tereza, RS, Brazil. *Árvore*, 29(1), 55–63. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622005000100007>
- Barbosa, L., de Lima, A. V., & de Cardoso, C. (2013). Frugivoria por aves em *Miconia prasina* DC (Melastomataceae) em um fragmento de Mata Atlântica no nordeste do Brasil. *Atualidades Ornitológicas*, 174(2013), 4–7.
- Batalha, M. A., & Mantovani, W. (2000). Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia*, 60(1), 129–145. <https://doi.org/10.1590/S0034-71082000000100016>

- Beltran, W., & Kattan, G. (2001). First record of the Slaty-backed Nightingale-Thrush in the central Andes of Colombia, with notes on its ecology and geographical variation. *The Wilson Journal of Ornithology*, 113(2), 134–139. [https://doi.org/10.1676/0043-5643\(2001\)113\[0134:FROTS B\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1676/0043-5643(2001)113[0134:FROTS B]2.0.CO;2)
- Brito, V. L., Maia, F. R., Silveira, F. A., Fracasso, C. M., Lemos-Filho, J. P., Fernandes, G. W., Goldenberg, R., Morellato, L. P. C., Szazima, M., & Staggemeier, V. G. (2017). Reproductive phenology of Melastomataceae species with contrasting reproductive systems: contemporary and historical drivers. *Plant Biology*, 19(5), 806–817. <https://doi.org/10.1111/plb.12591>
- Christenhusz, M. J., & Byng, J. W. (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261(3), 201–217. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>
- Dellinger, A. S., Kopper, C., Kagerl, K., & Schönenberger, J. (2022). Pollination in Melastomataceae: a family-wide update on the little we know and the much that remains to be discovered. In R. Goldenberg, F. Michelangeli, & F. Almeda (Eds.), *Systematics, Evolution, and Ecology of Melastomataceae* (pp. 585–607). Springer.
- Diskin, E., Proctor, H., Jebb, M., Sparks, T., & Donnelly, A. (2012). The phenology of *Rubus fruticosus* in Ireland: herbarium specimens provide evidence for the response of phenophases to temperature, with implications for climate warming. *International Journal of Biometeorology*, 56(6), 1103–1111.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315.
- Gavrutenko, M., Reginato, M., Kriebel, R., Nicolas, A. N., & Michelangeli, F. A. (2020). Evolution of floral morphology and symmetry in the Miconieae (Melastomataceae): multiple generalization trends within a specialized family. *International Journal of Plant Sciences*, 181(7), 732–747.
- Gentry, A. H. (1974). Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6(1), 64–68. <https://doi.org/10.2307/2989698>
- Goldenberg, R., & Shepherd, G. J. (1998). Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in “Cerrado” vegetation. *Plant Systematics and Evolution*, 211(1), 13–29. <https://doi.org/10.1007/BF00984909>
- Goldenberg, R., Almeda, F., Caddah, M. K., Martins, A. B., Meirelles, J., Michelangeli, F. A., & Weiss, M. (2013). Nomenclator botanicus for the Neotropical genus *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae). *Phytotaxa*, 106(1), 1–171. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.106.1.1>
- Goldenberg, R., Penneys, D. S., Almeda, F., Judd, W. S., & Michelangeli, F. A. (2008). Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a megadiverse Neotropical genus. *International Journal of Plant Sciences*, 169(7), 963–979.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis (Version 3.17).
- Hilty, S. L. (1980). Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*, 12(4), 292–306.
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. In M. Fenner (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (pp. 125–166). CABI Publishing.
- Kessler, M. M., & Kattan, G. H. (2012). Fruits of Melastomataceae: phenology in Andean forest and role as a food resource for birds. *Journal of Tropical Ecology*, 28(1), 11–21. <https://doi.org/10.1017/S0266467411000642>
- Kriebel, R., & Zumbado, M. A. (2014). New reports of generalist insect visitation to flowers of species of *Miconia* (Miconieae: Melastomataceae) and their evolutionary implications. *Brittonia*, 66(4), 396–404. <https://doi.org/10.1007/s12228-014-9337-1>
- Maia, F. R., Varassin, I. G., & Goldenberg, R. (2016). Apomixis does not affect visitation to flowers of Melastomataceae, but pollen sterility does. *Plant Biology*, 18(1), 132–138. <https://doi.org/10.1111/plb.12364>
- Manrique, N. T., Varassin, I. G., Passos, L. S., & Morales, M. E. (2022). First report on generalized pollination systems in Melastomataceae for the Andean paramos. *Plant Species Biology*, 37(2), 160–172. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12364>
- Maruyama, P. K., Borges, M. R., Silva, P. A., Burns, K. C., & Melo, C. (2013). Avian frugivory in *Miconia* (Melastomataceae): contrasting fruiting times promote habitat complementarity between savanna and palm swamp. *Journal of Tropical Ecology*, 29(2), 99–109. <https://doi.org/10.1017/S0266467413000138>
- Maruyama, P. K., Melo, C., Pascoal, C., Vicente, E., Cardoso, J. C. F., Brito, V. L. G., & Oliveira, P. E. (2019). What is on the menu for frugivorous birds in the Cerrado? Fruiting phenology and nutritional traits highlight the importance of habitat complementarity. *Acta Botanica Brasilica*, 33(3), 572–583. <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0221>
- Melo, L. R., Vasconcelos, T. N., Caetano, A. P. S., & Brito, V. L. (2022). Stamen diversity in melastomataceae: morphology, color, and function. In R. Goldenberg, F. Michelangeli, & F. Almeda (Eds.), *Systematics, Evolution, and Ecology of Melastomataceae* (pp. 609–628). Springer.
- Mendonça, P. K. M., Silva, E. A., & Melo, C. (2007). Oferta qualitativa e quantitativa de frutos em espécies ornitócoricas do gênero *Miconia* (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Biociências*, 5(Supplement 1), S672–S674.
- Messeder, J. V. S., Guerra, T. J., Pizo, M. A., Blendinger, P. G., & Silveira, F. A. (2022). Seed dispersal ecology



- in Neotropical Melastomataceae. In R. Goldenberg, F. Michelangeli, & F. Almeda (Eds.), *Systematics, Evolution, and Ecology of Melastomataceae* (pp. 735–759). Springer.
- Michelangeli, F. A., Goldenberg, R., Almeda, F., Judd, W. S., Becquer, E. R., Ocampo, G., Ionta, G. M., Skean Jr., J. D., Majure, L. C., & Penneys, D. S. (2019). Nomenclatural novelties in *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae). *Brittonia*, *71*(2019), 81–121. <https://doi.org/10.1007/s12228-018-9546-0>
- Michelangeli, F. A., Nicolas, A. N., Ocampo, G., Goldenberg, R., Almeda, F., Judd, W. S., Bécquer, E. R., Skean, J., Kriebel, R., Sosa, K., Mayara, K., Ionta, G. M., de Santiago, J. R., Penneys, D., Alvear, M., Gavrutenko, M., Burke, J. M., Majure, L. C., & Reginato, M. (2022). Historical biogeography of the Neotropical Miconieae (Melastomataceae) reveals a pattern of progressive colonization out of lowland South America. In R. Goldenberg, F. Michelangeli, & F. Almeda (Eds.), *Systematics, Evolution, and Ecology of Melastomataceae* (pp. 629–644). Springer.
- Morales, M., Otero, J., van der Hammen, T., Torres, A., Cadena, C., Pedraza, C., Rodríguez, N., Franco, C., Betancourth, J. C., Olaya, E., Posada, E., & Cárdenas, L. (2007). *Atlas de páramos de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Morellato, L. P. C., Alberti, L. F., & Hudson, I. L. (2010). Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In M. Keatley & I. L. Hudson (Eds.), *Phenological research: methods for environmental and climate change analysis* (pp. 339–359). Springer.
- Morellato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M. G. G., Cancian, L., Carstensen, D. W., Escobar, D., Leite, P., Mendoza, I., Rocha, N. M., Soares, N. C., Freire, T. S., Staggemeier, V. G., Susin, A., Vargas, B., & Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, *195*(2016), 6–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- Moreno-Mancilla, O. F., Caro-Melgarejo, D. P., Morales-Puentes, M. E., & Gil-Leguizamón, P. A. (2018). *Entre plantas y animales: una muestra de la diversidad del DRMI Rabanal (Boyacá) y el piedemonte llanero Sabanalarga (Casanare)*. Editorial UPTC.
- Penneys, D. S., Almeda, F., Reginato, M., Michelangeli, F. A., Goldenberg, R., Fritsch, P. W., & Stone, R. D. (2022). A new Melastomataceae classification informed by molecular phylogenetics and morphology. In R. Goldenberg, F. Michelangeli, & F. Almeda (Eds.), *Systematics, Evolution, and Ecology of Melastomataceae* (pp. 109–165). Springer.
- Poulin, B., Wright, S. J., Lefebvre, G., & Calderon, O. (1999). Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, *15*(2), 213–227. <https://doi.org/10.1017/S0266467499000760>
- R Core Team. (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ramírez, N., Nassar, J. M., Valera, L., Garay, V., Briceño, H., Quijada, M., Moret, Y. A., & Montilla, J. (2010). Floral morphometric variation in *Pachira quinata* (Jacq.) W. Alverson (Bombacaceae). *Acta Botanica Venezuelica*, *33*(1), 83–102.
- Restrepo, M., & Bonilla, M. A. (2017). Dinámica de la fenología y visitantes florales de dos bromelias terrestres de un páramo de Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *88*(3), 636–645. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.07.008>
- Rincón, L. N. G. (2015). Los páramos en Colombia, un ecosistema en riesgo. *Ingeniare*, *11*(19), 127–136. <https://doi.org/10.18041/1909-2458/ingeniare.19.530>
- Rubio, T., Tapia, C., & Urdaneta, M. (2008). *Estudio sobre el estado actual del macizo del páramo de Rabanal*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Sánchez, D., Arias, S., & Terrazas, T. (2013). Análisis morfométrico de las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (Cactaceae) en México. *Brittonia*, *65*(3), 368–385.
- Santos, A. P. M. D., Romero, R., & de Oliveira, P. E. A. (2010). Biología reproductiva de *Miconia angelana* (Melastomataceae), endémica da Serra da Canastra, Minas Gerais. *Brazilian Journal of Botany*, *33*(2), 333–341. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042010000200014>
- Sierra, E. M., & López, L. F. (2021). Frugivoria por pájaros em *Miconia resima* Naudin & *Miconia prasina* (Sw.) DC. (Melastomataceae), e sua relação com a fenologia da frutificação na Cundinamarca, Colombia. *Brazilian Journal of Animal and Environmental Research*, *4*(4), 5619–5646. <https://doi.org/10.34188/bjaerv4n4-059>
- Ulloa, C., Almeda, F., Goldenberg, R., Kadereit, G., Michelangeli, F. A., Penneys, D. S., Douglas, R., & Veranso-Libalah, M. C. (2022). Melastomataceae: global diversity, distribution, and endemism. In R. Goldenberg, F. Michelangeli, & F. Almeda (Eds.), *Systematics, Evolution, and Ecology of Melastomataceae* (pp. 3–28). Springer.
- Wallace, R. B., & Painter, L. E. (2003). Metodologías para medir la fenología de fructificación y su análisis con relación a los animales frugívoros. *Documentos, Ecología en Bolivia*, *2*(2003), 1–14.