



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica

Luis Alberto Núñez Avellaneda

**Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Bogotá, D.C.**

2014

Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica

Luis Alberto Núñez Avellaneda
Código: 1190858

Trabajo de Tesis Requisito para optar por el título de Doctorado

Directora
Gloria Galeano Ph.D.
Profesora Titular
Instituto de Ciencias Naturales

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Bogotá, D.C.
2014

Agradecimientos

Esta tesis fue posible por el apoyo de muchas personas e instituciones. Mi agradecimiento a todos aquellos que a lo largo del tiempo que tomó desarrollarla colaboraron de distintas maneras y en distintos lugares.

Un agradecimiento muy especial a mi directora la Dra. Gloria Galeano por el constante apoyo, entusiasmo y la participación activa durante todas las etapas de esta tesis, desde la elaboración del proyecto, el trabajo de campo y de laboratorio hasta los análisis y redacción de los manuscritos.

A Colciencias, a través del proyecto proyecto No.110148925263 financió parte de la tesis, principalmente los trabajos realizados en la Amazonia Colombiana

El proyecto Palms del programa marco FP-7 de la Unión Europea (Proyecto No. 21263), financió parte de esta tesis.

A Colciencias a través del proyecto proyecto número 110240820446 permitió realizar parte del trabajo en la Orinoquia Colombiana

La Universidad Nacional de Colombia, Universidad Industrial de Santander, Universidad de Los Andes, Universidad Tecnológica del Chocó, Universidad de La Salle por el apoyo en el análisis químico del aroma floral de algunas especies y por el acceso a los laboratorios

A Javier Carreño por ser parte fundamental en todas las fases de la tesis

Un reconocimiento y agradecimiento especial a todos mis estudiantes ahora todos colegas y varios de ellos coautores de los manuscritos de la tesis, los cuales contribuyeron sustancialmente con su esfuerzo en los diferentes temas, fase de campo, seguimiento y observación de especies, conteo y separación de visitantes, largas caminatas, observaciones nocturnas y demás tareas extenuantes. A Edwin Brieva, Juan Carlos Copete, Zorayda Restrepo, Fernando López, Marcela González, Amalia Barchilon, Edith Bernal, Luis Romero, Martha Sofía Mesa y Danny Mosquera

La tesis que presento aquí hace parte de mi historia como biólogo y es el resultado acumulado de mi fascinación por las palmas, despertada y motivada por el Dr. Rodrigo Bernal cuando aún era un estudiante de biología Gracias Rodrigo...

Agradezco a los amigos entomólogos Bruno de Medeiros, Diego Campos, Jhon Cesar Neita por la identificación de las especies.

A mi artista favorita y compañera inseparable María Fernanda quien pudo soportar todo lo que implica una tesis de doctorado.

A mi madre quién es mi fuente de inspiración por su tenacidad, calidad humana, ejemplo y ser la mejor de las mujeres

A mis estimados profesores y amigos que fueron significantes con su apoyo y enseñanzas por mi paso por la Universidad nacional, Gemán Amat, Martha Rocha, Argenis Bonilla, María del Rosario Rojas, Guimar Nates, Rodolfo Ospina y Marisol Amaya

Agradezco al innumerable listado de personas, estudiantes, familiares, amigos y auxiliares que a lo largo de las regiones de Colombia, que contribuyeron con su esfuerzo en labores de la fase de campo.

A las comunidades indígenas, afrodescendientes, campesinos y los propietarios anónimos de las innumerables fincas y localidades que visitamos.

A Yisela por su apoyo y gestión de principio a fin en los proyectos asociados al grupo de investigación de palmas

Resumen

Se describe, analiza y valida el papel de los insectos que han sido considerados los principales polinizadores de palmas neotropicales: las especies del género *Mystrops* (Nitidulidae), diferentes grupos de gorgojos (Curculionidae), los escarabajos del género *Cyclocephala* (Dynastidae), especies de Abejas sin aguijón (Apidae Meliponinae). El estudio se realizó a partir de un análisis multiespecífico y multitemporal de polinizadores que involucró la colecta, separación e identificación de visitantes florales de, al menos, 83 especies de palmas silvestres, provenientes de, al menos, 110 localidades distintas distribuidas a lo largo y ancho de Colombia, y de observaciones detalladas sobre la biología reproductiva y ecología de la polinización de 15 especies de palmas de los géneros *Attalea*, *Ceroxylon*, *Mauritia*, *Manicaria*, *Oenocarpus* y *Syagrus*. El estudio tuvo como hipótesis “Las especies de palmas presentan mecanismos de polinización especializados generados por la mutua dependencia con polinizadores específicos, constantes, eficientes y se encuentran a lo largo del área de distribución de cada especie de palma”. Los resultados indican que las especies de palmas atraen gran cantidad de insectos a las inflorescencias. Se encontraron 27 especies de *Cyclocephala* asociados a 59 especies de palmas; 114 especies de gorgojos asociados a 20 especies de palmas, respectivamente. En la mayoría de los casos los polinizadores son específicos, constantes espacial y temporalmente, eficientes y se encuentran a lo largo de la distribución de cada palma. El papel en la polinización es diferencial, la mayor importancia como polinizadores la presentan en su orden especies de *Mystrops* (Nitidulidae), Acalyptinae (Curculionidae), Meliponinae (Apidae), y con mínima participación, especies de *Cyclocephala* (Coleoptera). Los resultados validan la hipótesis de alta especialización en especies de *Mystrops* y Curculionidae, pero se rechaza la participación como polinizadores de *Cyclocephala*.

Palabras clave: Bosques tropicales, Coleoptera, *Mystrops*, polinizadores, síndrome

Abstract

It describes, analyzes and validates the role of insects that have been considered the main pollinators of neotropical palms: the species of *Mystrops* (Nitidulidae), different groups of weevils (Curculionidae); beetles of the *Cyclocephala* (Dynastidae) and stingless bees (Apidae Meliponinae). The study was conducted from a multi-species and multi-temporal analysis of pollinators involving the collection, separation and identification of floral visitors from at least 83 species of neotropical palms, from at least 110 different locations spread all over width of Colombia, and detailed observations on the reproductive biology and pollination ecology of 15 species of palms of the genera *Attalea*, *Ceroxylon*, *Mauritia*, *Manicaria*, *Oenocarpus* and *Syagrus*. The study's assumptions "species of palms have specialized pollination mechanisms generated by the mutual dependence with specific, consistent, and are efficient pollinators throughout the range of each species of palm." The results indicate that the species of palms attract many insects inflorescences. 27 species to *Cyclocephala* associated with 59 of palms; 114 species of weevils associated with 20 species of palms, respectively. In most cases pollinators are specific, spatially and temporally constant, efficient and are along each tree distribution. The role in pollination is differential, the greater the importance as pollinators presented in their order *Mystrops* species (Nitidulidae), Acalyptinae (Curculionidae), Meliponinae (Apidae), with minimal participation *Cyclocephala* species (Coleoptera). The results validate the high specialization of *Mystrops* and Curculionidae, but participation is rejected as palm pollinators in *Cyclocephala* species.

Key words: Coleoptera, *Mystrops*, tropical forests, pollinators, syndrome

Contenido

	Pág.
Resumen y Abstract	VII
Lista de figuras	XI
Introducción General	1
Capítulo 1. Reproductive biology and pollination ecology of three <i>Attalea</i> species (Arecaceae) in Colombian Orinoquia.	3
Capítulo 2. Biología reproductiva de <i>Mauritia flexuosa</i> en Casanare, Orinoquia Colombiana	41
Capítulo 3. Biología reproductiva de la palma Cabecinegro (<i>Manicaria saccifera</i>). Una especie de importancia económica para las comunidades Afrodescendientes del Chocó en Colombia	79
Capítulo 4. Ecología de la polinización de <i>Ceroxylon sasaimae</i> , una palma Andina, endémica y en peligro crítico de Colombia	99
Capítulo 5. Ecología de la polinización de tres especies de <i>Oenocarpus</i> (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana	131
Capítulo 6. Asociación de gorgojos (Curculionidae: Coleoptera) con las palmas (Arecaceae) silvestres de la Orinoquia colombiana, y su papel en la polinización	165
Capítulo 7. Tres nuevas especies de <i>Anchylorhynchus</i> (Curculionidae: Coleoptera) de Colombia	207
Capítulo 8. Polinización por abejas en <i>Syagrus orinocensis</i> (Arecaceae) en la Orinoquia de Colombia	221
Capítulo 9. Las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) visitantes florales de palmas (Arecaceae) en Colombia, y su papel en la polinización	257

Capítulo 10.

Asociación de los escarabajos *Cyclocephala* (Dynastinae: Scarabaeidae: Coleoptera) con las palmas (Arecaceae) silvestres Neotropicales, y su papel en la polinización 303

Capítulo 11. Conclusiones. 342

Lista de figuras

	Pág.
Capítulo 1.	
Figura 1. Location of the study areas in Casanare, Colombia.	7
Figura 2. Inflorescence and raquilla of three <i>Attalea</i> species. a-c. <i>Attalea butyracea</i> , d-f. <i>Attalea insignis</i> and g-i. <i>Attalea maripa</i>	13
Figura 3. Flowering periods of three <i>Attalea</i> species, 2010-2012. Solid lines indicate flowering throughout the year and the thick lines show the peak of flowering	15
Figura 4. Mean number of inflorescence per month in three <i>Attalea</i> species, January 2010 to December 2012.	15
Figura 5.	20
Figura 6. Box plot of flowers production, set fruits and abortion in three <i>Attalea</i> species in Colombia	21
Figura 7. Flower visitors in three <i>Attalea</i> especies (during 2010-2012). a. Variation of species richness, Staminate inflorescence =Stam, Androgynous inflorescence= Andg. b. Index pollinator value importance, <i>Mystrops</i> = Mys, Beetles= Beet, Bees = Bee, c. Relative abundance, d. Similarity (Bray-Curtis index) between palm species, <i>A. butyracea</i> - <i>A. insignis</i> =but-ins, <i>A. butyracea</i> - <i>A. maripa</i> =but-mar, <i>A. insignis</i> - <i>A. maripa</i> =ins-mar.	22
Figura 8. Box plot of insects'abundance in three <i>Attalea</i> species. a. Staminate inflorescence and b. androgynous inflorescence of <i>Attalea butyracea</i> , c. Staminate inflorescence and d. androgynous inflorescence of <i>Attalea insignis</i> and e. staminate inflorescence and f. androgynous inflorescence of <i>Attalea maripa</i>	26
Capítulo 2.	
Figura 1. Ubicación del área de estudio.	45
Figura 2. Estructura reproductivas <i>M. flexuosa</i> . A-C Inflorescencia femenina, A. Inflorescencia, B detalle de una rama, raquillas y botones florales, C. detalle de flor femenina en antesis. D-F. Inflorescencia masculinas D. Inflorescencia masculina, E- Detalle de una rama y de las raquillas, F detalle de flor masculina en antesis.	51

Figura. 3.	Infrutescencias de <i>M. flexuosa</i> . a) Varias infrutescencias por palma, b) detalle de una infrutescencia, c) fruto.	53
Figura 4.	Duración y fases de desarrollo de una inflorescencia masculina de <i>M. flexuosa</i>	54
Figura 5.	Duración y fases de desarrollo de una inflorescencia femenina de <i>M. flexuosa</i> .	55
Figura 6.	Promedio mensual de individuos masculinos, femeninos en floración y fructificación durante cinco periodos reproductivos 2007-2001 de <i>M. flexuosa</i> .	56
Figura 7.	Duración de eventos reproductivos según la escala morfológica en inflorescencia masculina (M) y femenina (F).	58
Figura 8.	Visitantes florales de <i>M. flexuosa</i> en al Orinoquia de Colombia. a) <i>Mystrops dalmasi</i> (Nitidulidae); b-i) Curculionidae; j-m) Chrysomelidae; n-o) Staphylinidae; p) <i>Discocoris drakei</i> (Heteroptera); q) <i>Drosophila</i> (Díptera) y r-t) Meliponinae (Apidae).	61
Figura.9	Abundancias relativas por grupo de polinizadores de <i>Mauritia flexuosa</i> . Polinizadores y tipo de inflorescencias indicadas como: nitídulidos en inflorescencia masculina (Nit-mas) y femenina (Nit-fem); curculionidos en inflorescencia masculina (Cur-mas) y femenina (Cur-fem); crisomélidos en inflorescencia masculina (Cri-mas) y femenina (Cris-fem); Apidae en inflorescencia masculina (Api-mas) y femenina (Api-fem).	61
Figura 10.	Eficiencia reproductiva de <i>M. flexuosa</i> a partir de la relación flores formadas y frutos producidos	67
Figura 11.	Modelo general polinización en <i>Mauritia flexuosa</i> .	71
	Capítulo 3.	83
Figura. 1.	Ubicación del área de estudio	83
Figura 2.	Biología reproductiva de <i>M. saccifera</i> . (A) Hábito. (B-C) Inflorescencias cubiertas por la bráctea peduncular. (D) Flores de <i>M. saccifera</i> en tríadas. (E) Flor femenina receptiva. (F) Flor masculina abierta.	87
Figura. 3.	Proporción mensual de individuos en floración y fructificación de una población de <i>M. saccifera</i> , en relación a la precipitación en un período de un año de observación.	88
Figura 4.	Distribución de las flores femeninas y masculinas a lo largo de la raquila y longitud de esta en <i>M. saccifera</i>	88
Figura. 5.	Modelo de polinización en <i>M. saccifera</i>	94
	Capítulo 4.	
Figura 1.	Study area in Vereda el arrayan, municipio of San Francisco-Cundinamarca.	103
Figura 2.	Reproductive structure of <i>C. sasaimae</i> : A. Male inflorescences B. Rachillae male inflorescence, C. Female inflorescence, D. Rachillae female inflorescences.	107

Figura 3.	<i>C. sasaimae</i> : A. Habit, B. Set infrutecences, C. Set fruits	109
Figura 4.	Developed inflorescences in male and female inflorescence in <i>C. sasaimae</i> .	110
Figura 5.	Reproductive phenology of <i>C. sasaimae</i> , from 20 months of study: A. Monthly production of male inflorescences; B. Monthly production of female inflorescences; C. Monthly production of fruits; D. Monthly rainfall in San Francisco Cundinamarca, Sabaneta weather station.	111
Figura 6.	Floral phenology of <i>C. sasaimae</i> .	112
Figura 7.	Flower visitors in <i>C. sasaimae</i> : A. <i>M. pulchra</i> , B. Meliponini sp.4, C. Vespide Sp.1, D. Meliponini Sp3. E. Diptera sp.1, F. Coleoptera sp., G. <i>A. meliphora</i> , H. <i>M. pulchra</i> with pollen.	117
Figura 8.	Relative abundances of some floral visitors in male inflorescences (m) and female inflorescences (f): A. Mp : <i>M. pulchra</i> , B. Mr : <i>M. rotundula</i> , C. Pe : <i>P. eutaeniata</i> , Th : <i>T. handlirsch</i> .	117
Figura 9.	Relación flores, frutos y abortos por inflorescencia en <i>C. Sasaimae</i>	119

Capítulo 5.

Figura 1.	Aspecto de las inflorescencias y raquillas de tres especies de <i>Oenocarpus</i> . A y D. <i>O. balickii</i> , B y E. <i>O. bataua</i> , y C y F. <i>O. minor</i>	139
Figura 2.	Fases florales en inflorescencias de especies de <i>Oenocarpus</i> . A. Tríadas, B. Botones de flores femeninas, C. Preantesis de flores femeninas, D y E. Antesis y polinización, F. Frutos	140
Figura 3.	Red bipartita para tres especies de <i>Oenocarpus</i> en la Amazonia colombiana. Las especies de palmas e insectos se representados por rectángulos y la interacción se representa por una línea que las conecta. A. Red de interacción en fase masculina, B. Red de interacción en fase femenina. C. Red de interacción de visitantes polinizadores (con cargas polínicas en su cuerpo)	147
Figura 4.	Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMSD) de los insectos visitantes de tres especies de <i>Oenocarpus</i> en la Amazonia colombiana. A. Inflorescencia en fase masculina, B. inflorescencia en fase femenina, C. Inflorescencia con polinizadores	150
Figura 5.	Diagrama de cajas de la producción de flores, frutos y abortos de tres especies de <i>Oenocarpus</i> simpátricas en la Amazonia colombiana	152
Figura 6.	Coleópteros polinizadores de especies de <i>Oenocarpus</i> . A- <i>Oenocarpus balickii</i> , B. <i>O. bataua</i> y C. <i>O. minor</i> . Polinizadores indicados como: A1. <i>Anchylorhynchus</i> sp., A2. <i>Limnonotus</i> sp.1., A3. <i>Phyllotrox</i> sp.35 y A4. Baridinae Gen4, sp.2. B1. Baridinae Gen4, sp.1, B2. <i>Anchylorhynchus tricarinatus</i> , B3. Baridinae Gen4, sp.2 y B4. <i>Perelleschus</i> sp.1, C1. <i>Anchylorhynchus bicarinatus</i> , C2. <i>Mystrops salazari</i> , C3. <i>Phyllotrox</i> sp.37 y C4. Baridinae Gen4, sp.2.	156

Capítulo 6.		
Figura 1.	Ubicación de las zonas de estudio donde fueron colectadas las especies de <i>Gorgojos</i> asociados a palmas silvestres en la Orinoquia de Colombia	168
Figura 2.	Principales especies de gorgojos (en vista lateral) asociados a las inflorescencias de palmas silvestres en la Orinoquia colombiana.	172
Figura 3.	Curva de acumulación de especies de gorgojos (Curculionidae) asociadas a palmas en Colombia	180
Figura 4.	Riqueza y abundancia total de los gorgojos asociados a las palmas de la Orinoquia Colombiana. A. Número de especies de gorgojos, B. Abundancia acumulada de especies de gorgojos que visitantes inflorescencias de palmas en la Orinoquia colombiana.	181
Figura 5.	Gráfica rango-abundancia de las especies de gorgojos, en veinte especies de palmas silvestres en la Orinoquia Colombiana.	182
Figura 6.	Dendograma de análisis de agrupamiento jerárquico para similaridad de Bray-Curtis de especies de gorgojos colectados en las zonas de estudios visitados.	183
Figura 7.	Red bipartita para veinte especies de palmas silvestres en la Orinoquia colombiana. Las especies de palmas e insectos se representados por rectángulos y la interacción se representa por una línea que las conecta. A. Red de interacción en fase masculina, B. Red de interacción en fase femenina.	184
Figura 8.	Registro de actividades de gorgojos en flores de palmas	188
Capítulo 7.		
Fig 1.	Dorsal and lateral view of the species of <i>Anchylorhynchus</i> . The scale bar corresponds to 1 mm. A-B <i>A. gracilis</i> . C <i>A. centrisquameus</i> . D-F <i>A. luteobrunneus</i> .	210
Figura 2.	Dorsal, frontal and lateral view of male genitalia of the species of <i>Anchylorhynchus</i> . In dorsal view, dark colors correspond to sclerotized areas. Dashed and dotted lines indicate the upper membranous surface of the median lobe. Apodemes were drawn in thick dashed lines where they impede the view of the sclerites of internal sac. Thin lines correspond to the internal sac, with membranous structures dashed. The scale bar corresponds to 500 μ m A <i>A. gracilis</i> . B <i>A. centrisquameus</i> . C <i>A. luteobrunneus</i> .	214
Figura 3.	Pronota of the species of <i>Anchylorhynchus</i> , with males at left and females at right. Arrows indicate the direction of the scales. The scale bar corresponds to 500 μ m A <i>A. gracilis</i> . B <i>A. centrisquameus</i> . C <i>A. luteobrunneus</i>	216
Figura 4.	<i>Anchylorhynchus centrosquamatus</i> among flowers of <i>Syagrus orinocensis</i> . Colombia, Casanare, Monterrey, Vereda la Tigrana. L. Núñez & J. Carreño col. In inflorescence of <i>Syagrus orinocensis</i>	218

	Capítulo 8.	
Figura 1.	Ubicación del área de estudio.	225
Figura 2.	<i>Syagrus orinocensis</i> . A. Hábito de crecimiento, B. Inflorescencia estaminada, C, Raquila con flores masculinas. E. Raquila con flores estaminadas y botones de las flores femeninas. F. infrutescencia.	231
Figura 3.	Producción de inflorescencias en <i>Syagrus orinocensis</i> durante tres años consecutivos, y su relación con la precipitación.	232
Figura 4.	Descripción de fases por las que atraviesa una inflorescencia de <i>Syagrus orinocensis</i> desde antesis hasta la formación de frutos.	233
Figura 5.	Principales visitantes florales de <i>Syagrus orinocensis</i> . A. <i>Trigona williana</i> . B. <i>Scaptotrigona</i> sp. C. <i>Trigona williana</i> . D <i>Anchylorhynchus centrisquameus</i> , E. <i>Celetes</i> sp. nov.1. F. <i>Omohopita</i> sp.1. G, H. <i>Eristalis</i> sp.1. I. <i>Eristalis</i> sp.2. (Syrphidae).	234
Figura 6.	Box plot de la variación en la abundancia de grupos de visitantes. A. fase masculina, B. fase femenina, para tres períodos reproductivos de <i>Syagrus orinocensis</i> en la Orinoquia colombiana. (C= coleópteros, A= Abejas, O= otros visitantes).	237
Figura 7.	Participación porcentual de los grupos de visitantes en la polinización de <i>Syagrus orinocensis</i> durante tres períodos reproductivos.	240
Figura 8.	Evidencia de melitofilia en <i>Syagrus orinocensis</i> . A. Abejas en fase masculina. B. Abejas con polen en flores femeninas.	247
Figura 9.	Atributos y factores selectivos impuestos a los visitantes florales para categorizar los polinizadores efectivos en <i>Syagrus orinocensis</i> .	249
	Capítulo 9.	
Figura 1.	Ubicación de las zonas de muestreo. Cada punto representa una localidad donde se han colectado visitantes para evaluar presencia de especies de abejas	260
Figura 2	Riqueza de los abejas asociados a las palmas de Colombia. A. Número de especies de abejas por géneros de abejas, B. Número de especies de abejas por género de palmas presentes en Colombia Curva de acumulación de especies de abejas asociadas a palmas de Colombia.	264
Figura 3.	Rango-abundancia de las especies de abejas (en fase femenina) con participación en la polinización de especies de palmas silvestres en Colombia.	279
Figura 4.	Riqueza y composición de especies. A. Número de especies de abejas por géneros de abejas encontrados. B. Número de especies de abejas por género de palmas	280
Figura .5	Abejas en flores de diferentes especies de palmas. A-H Fase masculina, I-J. Fase femenina	281
Figura 6.	Red bipartita para 81 especies de palmas silvestres y abejas Meliponini asociadas. Las especies de palmas y abejas se representan	

	por rectángulos y la interacción se representa por una línea que las conecta. A. Red de interacción en fase masculina, B. Red de interacción en fase femenina.	282 283
Capítulo 10		
Figura 1.	Puntos de muestreo y observación de visitantes florales de palmas en Colombia. Cada punto representa una localidad donde se muestrearon palmas en estado reproductivo.	307
Figura 2.	Curva de acumulación de especies de <i>Cyclocephala</i> asociadas a palmas en Colombia	311
Figura 3.	Variación mensual de la abundancia de especies de <i>Cyclocephala</i> en inflorescencias de cinco especies de palmas de la Orinoquia colombiana. <i>Cyclocephala forsteri</i> en <i>Acrocomia aculeata</i> , <i>Cyclocephala Amazona</i> en <i>Attalea butyracea</i> , <i>C. discicollis</i> en <i>A. insignis</i> , <i>C. discolor</i> en <i>Oenocarpus bataua</i> y <i>Cyclocephala sp1</i> en <i>Syagrus sancona</i>	314
Figura 4.	Red bipartita de la asociación Palmas neotropicales y especies de <i>Cyclocephala</i> . Las especies de palmas y escarabajos son representados por rectángulos y la interacción se representa por una línea que las conecta. A. Red de interacción en fase masculina, B. Red de interacción en fase femenina. C. Red de interacción de <i>Cyclocephala</i> con cargas polínicas. Ver las abreviaturas de las especies de palma en el anexo 1	317
Figura 5.	Actividades desarrolladas por <i>Cyclocephal fosteri</i> en inflorescencias de <i>Acrocomia aculeata</i> , A. Llegada a la espata cerrada. B. Contacto estigmas, C. insectos en cópula, D. Agregación en flores masculinas para consumo de polen y tejidos florales, E-F. Agregación la base del pedúnculo y de la bráctea generando una pseudocámara de reproducción de <i>Cyclocephala</i> .	319
Figura 6.	Secuencia de visita, agregación y florivoría en inflorescencias de <i>Attalea insignis</i> A. Antesis flor estaminada. B. Llegada de especies <i>Cyclocephala</i> . C. consumo de tejidos florales. D. abandono de la inflorescencia	319
Figura 7.	Modelo comparativo de mecanismos de polinización entre cámara de polinización plantas (Anonaceae) y raquilas libres en Palmas. Los símbolos + indica evento ocurre y – no se presenta	329

Introducción

El interés en el tema de la ecología de la polinización se remonta a más de dos siglos (Pellmyr 2002), pero ha sido en las últimas décadas cuando ha experimentado un desarrollo exponencial (Ollerton *et al.* 2009). La ecología de la polinización ha sido profusamente utilizada, desde los primeros momentos de su formulación, para apoyar el papel de la selección natural como motor evolutivo, tal como lo revelan los trabajos pioneros de Darwin (1878) hasta los ya famosos trabajos sobre evolución paralela de años más recientes (Thompson 1994, 1998). Desde entonces, los estudios sobre polinización han ido acumulando una tremenda base teórica y experimental hasta el punto de llegar a convertirse en uno de los principales sistemas modelo donde estudiar la evolución adaptativa en la naturaleza (Feinsinger 1983, Thompson 1998).

La interacción mutualista entre las plantas y sus polinizadores ha sido usada para la construcción y evaluación de las teorías de interacción planta-animal (Johnson & Steiner 2000, Pellmyr 2002, Ollerton *et al.* 2009). A partir de dichos trabajos se han ido postulando variadas hipótesis que discuten el grado de especialización-generalización de las interacciones (Ollerton & Cranmer 2002), evalúan la existencia de patrones globales de interacciones en respuesta a variables biogeográficas (Olesen & Jordano 2002, Thompson 2005), y valoran el efecto de la dimensión temporal, dado que la intensidad y las consecuencias de la interacción pueden variar para un mismo individuo, para la población o la comunidad, en sucesivos eventos de la interacción (Herrera 1998). Las hipótesis anteriores, sin embargo, no han sido todavía suficientemente contrastadas, ni han sido objeto de validación en ecosistemas tropicales, debido a que los estudios generalmente se han considerado pocas especies, se han realizado en localidades restringidas, a pequeña escala (Ollerton *et al.* 2009) y en períodos fenológicos de corto tiempo (Herrera 2005), o en algunos casos la información sobre el tema ha sido fuertemente influenciada o extrapolada por la información recopilada en ecosistemas del hemisferio norte (Nakano & Washitani 2003).

La existencia de especialización o generalización en los sistemas de polinización de plantas neotropicales ha sido un tema de constante debate (Mitchell *et al.* 2009). Una primera hipótesis asume que la relación entre las plantas y sus polinizadores es altamente especializada, es decir, cada especie vegetal es visitada por sólo unos cuantos polinizadores relacionados filogenéticamente como fruto de la selección impuesta por ellos (Herrera 2005). La segunda hipótesis establece que los sistemas de polinización son generalistas, en la cual muchas especies vegetales son polinizadas por conjuntos numerosos y taxonómicamente diversos de polinizadores (Armbruster *et al.* 2000)

Para poder validar la hipótesis de especialización o de generalización se deben evaluar supuestos teóricos o requisitos necesarios para que ocurra especialización, o posibles causas ecológicas que pueden propiciar la aparición y/o mantenimiento de sistemas de polinización generalistas. Los principales supuestos teóricos son:

Importancia de un polinizador (eficiencia). El principal proceso para determinar las posibilidades de especialización o generalización en los sistemas de polinización hace referencia a la eficiencia del polinizador. No todos los visitantes florales participan en el transporte de polen, o no lo hacen con la misma efectividad. Por lo tanto, todos los visitantes no son polinizadores o la eficiencia puede ser diferencial (Núñez & Rojas 2008). La mayoría de los investigadores definen la eficiencia como el efecto que tiene dicho polinizador sobre la eficiencia reproductiva de la planta por cada visita que la efectúa (Waser *et al.* 1986, Gómez 2004). Este proceso está relacionado con la calidad-cantidad de polen que transportan los polinizadores, y suele medirse en el número de granos de polen depositados o transportados (Ivey *et al.* 2003), la proporción de cruzamientos alógamos realizados la distancia de vuelo, el número de flores visitadas por planta consecutivamente (Conner *et al.* 1995), y muchas otras variables (Gómez & Zamora 1999).

Agentes selectivos reales (especificidad) Los polinizadores deben ser agentes selectivos perfectamente diferenciables, para ello, debe existir una correlación positiva entre la frecuencia de la interacción y el valor del rasgo floral que va a ser seleccionado (Gómez 2004); para la planta la generación de un rasgo floral asegura las respuestas para atraer a los polinizadores más eficientes, y de esta manera se genera una

correlación significativa entre la frecuencia de la interacción y el número de descendientes dejados por la planta. para que un polinizador sea un agente selectivo deben darse dos cosas. primero, los diferentes polinizadores deben tener diferente importancia o efecto sobre el "fitness" de la planta. esto puede ocurrir bien porque los polinizadores tengan diferente abundancia o bien porque tengan diferente eficiencia (Fishbein & Venable 1996). segundo, debe ocurrir diferencia en la preferencia de los polinizadores, ya que se debe generar un rasgo de la planta para atraer al polinizador más importante (Fleming *et al.* 2001). Este mecanismo es el que posibilita que la frecuencia de interacción entre un polinizador eficiente y la planta aumente. Por otro lado, diferente preferencia floral por parte de los polinizadores previene cruzamientos indeseados (Waser *et al.*1996).

Variación temporal y espacial. La fluctuación temporal y espacial en la abundancia y composición del conjunto de visitantes florales es una de las causas más aceptadas de la existencia de sistemas de polinización generalizados (Herrera1998). Una variación temporal en la identidad de los polinizadores más importantes para una especie vegetal puede provocar una fluctuación temporal en la dirección y magnitud de la selección fenotípica. La variación espacial y temporal en la abundancia y composición de los polinizadores son los dos de los caracteres más importantes para valorar la especialización o generalización en los sistemas de sistemas de polinización (Gómez 2004). La variación temporal en la composición de polinizadores cambia la magnitud en las presiones selectivas que ejercen los polinizadores, aumenta la probabilidad que el éxito reproductivo cambie entre años sobre la planta y por lo tanto reduce las posibilidades de especialización (Herrera 1996, Waser 1996, Gómez 2004).

Un análisis riguroso de la variación temporal y espacial en el grupo de polinizadores demanda estudios de varios períodos reproductivos y en varias localidades. Los patrones de variación en sistemas planta-polinizador a lo largo de rangos geográficos han sido estudiados en una variedad de escalas espaciales y ecológicas. Los trabajos publicados incluyen ejemplos de búsqueda de patrones relacionados con variaciones de altitud (Malo & Baonza 2002), latitud (Ollerton & Cranmer 2002), insularidad (Ollerton & Cranmer 2002, Jordano *et al.* 2003), fragmentación y complejidad del paisaje y estadio sucesional luego de un disturbio (Potts *et al.* 2001, 2003).

Síndromes de polinización. Los síndromes de polinización son el conjunto de características de la flor como forma, color, néctar, cantidades relativas y tipo de polen, y

esencias que atraen a los polinizadores específicos hacia flores particulares, permitiendo que se alimenten y excluyan a otros visitantes que podrían usurpar los recursos florales, sin realizar polinización efectiva (Faegry & Van der Pijl 1979)- El concepto de síndrome de polinización implica la aceptación de que existe especialización entre las plantas y sus polinizadores, lo cual se constituyó en la hipótesis dominante por más de un siglo (Waser *et al.* 1996). Sin embargo, en muchos casos el ajuste entre las características florales y el polinizador no es tan específico como para excluir a otros agentes que pueden visitar y polinizar las flores (Jonson & Esteiner 2000). Aunque hay especies de plantas que son visitadas y polinizadas por una sola especie, o un solo tipo de polinizador, la gran mayoría puede ser visitada y polinizada por una gran variedad de animales de uno o varios grupos taxonómicos (Herrera 1996)

Polinizador más eficiente. Debido a que entre los visitantes florales y polinizadores existen distintos grados de eficiencia la mayoría de los estudios sobre la ecología evolutiva de las interacciones entre plantas y polinizadores se han basado en el denominado “principio del polinizador más eficiente” (Herrera 1987). Un polinizador eficiente es aquel que de manera sistemática, transfiere al estigma suficiente polen compatible para la fertilización de los óvulos. Este principio, formulado originalmente por (Stebbins 1970), postula que la selección natural favorecerá aquellos rasgos morfológicos, fisiológicos o ecológicos de las plantas que sirvan para atraer a aquellos visitantes florales que polinizan más eficientemente y postula que:

1. Las características de las flores están determinadas (moldeadas) por aquellos polinizadores que las visitan con mayor frecuencia y eficacia.
2. Los síndromes de caracteres deben interpretarse a partir de la atracción, por los estímulos que dichos caracteres provocan, de los polinizadores más especializados.
3. La selección se produce a través de las líneas de menor resistencia y, cuando implica transferencias en la función de ciertos rasgos, debe producirse a través de estadíos intermedios con doble función. Por ese motivo, el cambio evolutivo de un vector a otro está probablemente desencadenado por la entrada de la planta en un hábitat donde el vector original es raro y el nuevo abundante, y ocurre vía estadíos intermedios en los que ambos vectores son capaces de polinizar las flores

Este concepto tiene importantes implicaciones para la evolución de las plantas, puesto que define las posibles fuerzas de selección que estarían actuando sobre características tales como; producción de néctar (cantidad y concentración), forma, tamaño y color de las flores, sistema reproductivo y número de flores. El grado de eficiencia de un polinizador depende de varios factores como la cantidad de polen que transporta el animal, constancia de las visitas, el momento en que ocurre la visita con respecto al momento en que las anteras han hecho dehiscencia y el estigma está receptivo y con respecto a las visitas de otros polinizadores, así como la distancia promedio de vuelo entre flores y entre individuos (Potts *et al.* 2003)

Enfoque de redes complejas de asociación. Tradicionalmente, la mayoría de la investigación en el campo de la ecología de la polinización involucró estudios detallados de pequeños grupos de especies en un área determinada, mientras que la dimensión comunitaria de este fenómeno permaneció ignorada (Guimarães *et al.* 2006). Sólo recientemente se ha empezado a valorar la información que puede aportar el uso de escalas espaciales amplias al estudiar sistemas de polinización y su grado de especialización (Bascompte & Jordano 2007, Sargent & Ackerly 2008). Varios estudios han aportado información sobre la composición de todos los polinizadores en un área determinada y de todas las flores que visita cada especie de polinizador en un área definida (Memmott 1999, Olesen *et al.* 2006). Los anteriores trabajos, fueron la base para abordar relaciones plantas polinizadores bajo una dimensión comunitaria y es así como nació lo que se conoce como redes complejas de mutualismos o polinizadores “mutualistic networks” (Bascompte & Jordano 2006, Guimarães *et al.* 2007, Olesen *et al.* 2007, Vázquez & Melián 2008).

La noción de redes complejas, ha surgido recientemente como un concepto clave para entender las relaciones entre los elementos de un sistema, ya sean físicos, químicos, sociales o biológicos (Bascompte & Jordano 2007). En ecología, las redes complejas han sido aplicadas para investigar la estructura de cadenas tróficas (Guimaraes *et al.* 2007), redes de interacción interespecífica, (Olesen *et al.* 2006) estructuración de redes mutualistas (Bascompte *et al.* 2006, Guimarães *et al.* 2006), y otras interacciones interespecíficas (Vázquez *et al.* 2005).

Específicamente, el estudio de las redes planta-polinizador ha sido el más ampliamente estudiado (Olesen & Jordano 2002, Ollerton & Cranmer 2002). Los esfuerzos recientes se han concentrado principalmente en esclarecer: la estructura de las redes de interacción planta polinizador y sus causas (Bascompte *et al.* 2006, Vázquez & Aizen 2004), las propiedades de las redes planta-polinizador compartidas por otros tipos de redes tróficas (ej. huésped-parásito, planta-dispersor) y por otras redes abióticas (Jordano *et al.* 2003), y variaciones en la estructura (composición del elenco de visitantes) y función (grado de especialización de las interacciones) de redes planta-polinizador a lo largo de gradientes ambientales en una variedad de escalas espaciales y ecológicas (Malo & Baonza 2002), latitudinales (Ollerton & Cranmer 2002), de insularidad (Jordano *et al.* 2003), de complejidad del paisaje (Steffan-Dewenter *et al.* 2001) y estado de sucesión luego de un disturbio (Potts *et al.* 2003).

Los principales resultados muestran que estas redes usualmente exhiben un tipo específico de especialización asimétrica llamado 'nested' (encajado o anidado). Las redes anidadas se caracterizan por:

1. especies generalistas que interactúan entre ellas, formando un núcleo de especies interantuales;
2. especies especialistas que comúnmente interactúan solamente con las generalistas, y
3. la ausencia de especialistas que interactúen solamente con otras especies especialistas (Vázquez & Aizen 2004)

El conocimiento de las interacciones entre especies se considera básico para establecer programas de conservación eficaces (Guimarães & Guimarães 2006). Estas redes de especies forman enlaces de distintos niveles e importancia y por ello existe una corriente científica en desarrollo que insiste en que la biodiversidad no puede ser entendida como relación simple entre especies, sino también como una estructura compleja de interrelaciones que pueden condicionar al proceso coevolutivo de la diversidad biológica.

El enfoque de redes permite además identificar qué papel juega cada especie dentro de la red de interacciones, mientras que algunas tienen poca importancia, otras están muy bien conectadas, actuando como un pegamento que mantiene juntas las redes y cuya

extinción provocaría cambios en toda la red; en palabras de Jordano et al (2003) “Dadas las complejas redes de interdependencia que las relacionan, la extinción de una especie puede arrastrar a otras emparentadas evolutivamente con ella”. Así, cuando hay una avalancha de extinciones, las especies que desaparecen tienden a estar emparentadas filogenéticamente (las especies que ocupan posiciones similares en la red de interacciones tienden a estar próximas en el árbol evolutivo (Bascompte *et al.* 2003).

En el plano más práctico, la aplicación del enfoque de redes a ecosistemas permite evaluar las consecuencias de las perturbaciones para la comunidad (Vázquez & Aizen 2004). Esto puede ser un primer paso hacia una ecología más predictiva que pueda enfrentarse al cambio de interdependencia entre las partes y permitir plantearse, entre otras cuestiones, cómo la sobrepesca afecta a las cadenas tróficas o cómo los cambios en las redes mutualistas pueden afectar a servicios de los ecosistemas como la polinización (Bascompte & Jordano 2007).

La teoría permite predecir cómo los cambios en la estructura de la red afectarían al número de especies: “Las redes mutualistas y fuertemente jerarquizadas que se observan en la naturaleza tienen la estructura necesaria para permitir la coexistencia del mayor número de especies posibles, y cualquier otro patrón arquitectónico no haría sino disminuir la biodiversidad”, argumenta (Bascompte *et al.* 2003). Por ejemplo, dos plantas que compiten para atraer polinizadores tienen una mayor ventaja si coexisten, ya que la abundancia de flores atraerá más polinizadores al área.

Polinización en palmas. Las palmas son una de la familia de plantas más diversas, con 200 géneros y unas 1500 especies en todo el mundo, pero con mayor representatividad en los trópicos. La familia está dividida en cinco subfamilias: Calamoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae, Arecoideae y Nypoidae (Dransfield *et al.* 2008). Dieciocho géneros son endémicos de América del Sur y algunos otros se destacan por su diversificación a nivel específico: *Geonoma* (69 spp.), *Bactris* (61 spp.), *Attalea* (56 spp.), *Astrocaryum* (39 spp.), *Syagrus* (35 spp.). En total, el continente suramericano contiene 459 especies que representan 50 géneros (Henderson *et al.* 1995), destacando que Colombia con 44 géneros y 231 especies (Galeano & Bernal 2010), es el tercer país más rico en palmas en el mundo después de Malasia y Brasil.

En palmas existe una gran diversidad en cuanto a los modos de polinización pero tres son dominantes: cantarofilia (polinización por coleópteros), Melitofilia (polinización por abejas) y Miofilia (polinización por moscas), aunque en un comienzo se atribuía gran importancia a la polinización por viento en palmas, entre otros aspectos por desconocido y poco estudiado este proceso (Henderson 1986, Silberbauer & Gottsberger 1990, Barfod *et al.* 2011). Actualmente se acepta que las especies de palmas son predominantemente entomófilas y solo ocasionalmente anemófilas (Henderson 2002).

La polinización por cada uno de estos grupos está acompañada por una serie combinada de caracteres, morfológicos, fenológicos y de biología floral que reflejan adaptaciones reproductivas de las flores e inflorescencias a los polinizadores (Silberbauer-Gottsberger 1990). Es así como la polinización por coleópteros (Cantarofilia) está asociada con inflorescencias protóginas, antesis nocturna, termogénesis, producción y liberación de aromas fuertes y permanentes, flores de coloración clara y en antesis desde el mismo momento de la apertura floral, polen como principal recompensa, y ausencia de nectarios (Henderson 1986).

La polinización por abejas (melitofilia) se asocia con inflorescencias protandras, flores que producen néctar, se desarrollan días después de la apertura, pocos estambres y producción y liberación de olor dulce (Henderson 1986) La polinización por moscas (miofilia) se asocia con inflorescencias protandras, flores que producen néctar, pocos estambres y producción y liberación de olor simulando materia en descomposición (Henderson 2002, Silberbauer-Gottsberger 1990).

Los coleópteros las familias Nitidulidae: Mystropini, y Curculionidae: Acalyptini (Coleoptera), son los dos grupos más importantes en la polinización de palmas neotropicales (Henderson 1986, 2002, Barfod *et al.* 2011). La asociación y dependencia mutua entre estos grupos de insectos es de una alta especialización, ya que los insectos realizan su ciclo o parte de él exclusivamente en las flores de una especie de palma en particular y a su vez la palma depende de ellos para el flujo de polen y fertilización de sus flores (Núñez *et al.* 2005, Núñez & Rojas 2008).

Las palmas son extremadamente diversas en número de especies y abundantes en cantidad de individuos, siendo un componente importante de los ecosistemas tropicales (Henderson, 2002). Son fuente de alimento para la fauna silvestre consumidora de

néctar, polen, así como de semillas y frutos (Henderson, 1986; Zona 1987). Adicionalmente, son un elemento destacado en la economía de subsistencia de varios pueblos neotropicales, tanto indígenas como agricultores y campesinos y están profundamente involucradas en las creencias mágicas y místicas de las comunidades locales (Balick 1985). A pesar de las expectativas que se han generado sobre sus usos potenciales y posibilidades de domesticación y de que el Neotrópico es la segunda región más diversa en especies de palmas, este es uno de los grupos de plantas con mayor número de especies amenazadas de extinción, debido a sus diversos usos, por su aprovechamiento intensivo e importancia económica (Galeano & Bernal 2010)

Los estudios muestran que las palmas son uno de los grupos de plantas más interesantes en cuanto a sus modos de polinización y la relación con sus polinizadores; se caracteriza, entre otros aspectos, por la producción continua de un gran número de flores, variación en los tipos de recompensas florales (polen/néctar); dicogamia (protandria o protoginia), predominio de sistema reproductivo tipo xenogámicos y por lo tanto con dependencia de los insectos como vectores de polen. La atracción de los insectos se debe al aumento de temperatura interna de las inflorescencias, seguido de la liberación de aromas florales y respuestas programadas genéticamente por parte de los polinizadores al aroma liberado, que en la mayoría de los casos son altamente específicos (Henderson 2002, Núñez *et al.* 2005).

De igual manera, los antecedentes indican que los polinizadores y las palmas presentan una fuerte asociación y mutua dependencia, principalmente porque los polinizadores llevan su ciclo de vida dentro de las flores, son visitantes exclusivos de la familia y presentan respuestas programadas a las condiciones que las flores expresan. La relación es tan estrecha que se ha llegado a sugerir la existencia de procesos coevolutivos en dicha relación (Henderson 1986, Silberbauer & Gottsberger 1990, Henderson 2002, Núñez *et al.* 2005, Franz & Valente 2005).

Para determinar los patrones de asociación entre palmas y polinizadores, hemos abordado el problema utilizando varias escalas que involucro un análisis multiespecífico y multitemporal de polinizadores y el seguimiento de los visitantes y poliniadores entre 2 a 3 períodos reproductivos y en palmas con importancia económica

LITERATURA CITADA

Armbruster, W. S., C. B. Fenster, & M. R. Dudash. 2000. Pollination “principles” revisited: specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers. *Ny Serie* 39: 179–200.

Balick, M. J. 1985. Useful plants of Amazonian: a resource of global importance. Pages 339-367 En G. Prance y T. Lovejoy (Editores.). *Key e environments: Amazonia*. Pergamon Press.

Barfod, A., M. Hagen & F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*. 108: 1503-1516

Bascompte, J. & P. Jordano. 2007. Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 38, 567–593

Bascompte, J. & P. Jordano. 2006. The structure of plant animal mutualistic networks. En: M. Pascual & J.A. Dunne (editores), *Food Webs as Complex Adaptative Networks: liking structure to dynamics*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 143-159.

Bascompte, J., P. Jordano, C.J. Melián & J.M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences.*, USA 100:9383-9387.

Conner, J. K., R. Davis, & S. Rush. 1995. The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. *Oecologia* 104: 234–245.

Darwin, C. 1878. *El origen de las especies*. Academia Francesa de las Ciencias. 356Pp.

Dransfield, J., N. Uhl, C. Asmussen, W. Baker, M. Harley, & C. Lewis. 2008. *Genera Palmarum. The Evolution and Classification of Palms*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew, Londres.

Faegri K & Van Der Pijl L. 1979. *The principles of pollination ecology*, 2nd edn. New York: Pergamon Press.

Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination Pp. 282-311 en D. Futuyma y M. Slatkin, editors. *Coevolution*. Sinauer Associates

Fishbein, M., & D. L. Venable. 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology* 77: 1061– 1073.

Fleming, T. H., C. S. AHLEY, J. Holland, J. Nason, & J. L. Hamrick. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*. 71: 511– 530.

Franz, N. & R. Valente. 2005. Evolutionary trends in derelomine flower weevils: from associations to homology. *Invertebrate Systematics*. 19: 499-530

Galeano, G. & R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia-Guía de Campo. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Gómez J. M. 2004. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 105–116.

Gómez J. M. & R. Zamora. 1999. Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80: 796-805.

Guimarães, P. R., G., Machado, M. A. M. DE Aguiar, P. Jordano, J. Bascompte, A. Pinheiro & S. F. Dos Reis. 2007a. Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. *Journal of Theoretical Biology*, 249, 181–189.

Guimarães P.R., J.R. Rico-Gray, S.F. D. Reis & J. N. Thompson. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society*. 273: 2041-2047.

Guimarães P.R. & P. Guimarães. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*, 21, 1512–1513.

Henderson,, A. 2002. Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press

Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Henderson, A., G. 1986. A Review of pollination studies in the Palmae. *Botanical Review*. 52: 221-259

Henderson, A., G. 2002. Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press.

Herrera, C. M. 1987. Components of pollinator «quality»: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79-90

Herrera, C. M 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: Lloyd D, Barrett S, eds. *Floral biology*. New York, USA: Chapman y Hall, 65–87.

Herrera, C. M. 1998. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95-125

Herrera, C. M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany* 92:13-20

Ivey, C. T., P. Martinez, & R. W. Yatt. 2003. Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *American Journal of Botany* 90: 214–225.

Johnson, S. D., & K. E. Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140–143.

Jordano, P., J. Bascompte & J. M. Olesen. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*. 6:69-81.

- Memmot, T. J. 1999. The structure of a plant–pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276–280.
- Malo J. E. & J. Baonza. 2002. Are there predictable clines in plant-pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Diversity and Distributions* 8: 365-371.
- Mitchell, R. R. E. Irwin, R. J. Flanagan & J. D. Karron. 2009. Ecology and evolution of plant–pollinator interactions. *Annals of Botany* 103: 1355–1363.
- Nakano, C., & I. Washitani. 2003. Variability and specialization of plant–pollinator systems in a northern maritime grassland. *Ecological Research* 18: 221–246
- Núñez L. A. & M. R. Rojas. 2008. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia* 30(1): 99-122.
- Núñez L. A., R. Bernal & J. Knudsen. 2005. Diurnal palm pollination by mytropicine beetles: is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution*. 208: 187–196.
- Olesen, J. M., J., Bascompte, Y. L. Dupont & P. Jordano 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology*, 240, 270–276.
- Olesen, J. M., & P. Jordano. 2002. Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416–2424.
- Ollerton J., R. Alarcón, N. M. Waser, M. V. Price, S. Watts, L. Cranmer & A. Hingston. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany*. 103 (9): 1471-1480
- Ollerton, J., & L. Cranmer. 2002. Latitudinal trends in plant–pollinator interactions: are tropical plants more specialised? *Oikos* 98: 340–350.
- Pellmyr O. 2002. Pollination by animals. En: Herrera CM, Pellmyr O, eds. *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Science Publishing, 157–184.
- Potts S.G., Vulliamy B., Dafni A, Neman G., O'toole C., Roberts S. & Willmer P. 2003. Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos* 101: 103-112.
- Sargent, R. D. & D. D. Ackerly. 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 123-130.
- Silberbauer-Gottsberger I. 1990. Pollination and evolution in palms. *Phyton* 30: 213–233.
- Steffan-Dewenter I., U. Münzenberg & T. TscharnkE. 2001. Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. 268: 1685-1690.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.

Thompson J. N., J. N. 1994. The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA

Thompson J. N. 1998. The population biology of coevolution. *Researches on population ecology*. 40: 159-166.

Thompson J. N., J. N. 2005. The Geographic Mosaic of Coevolution. University of Chicago Press, Chicago.

Vazquez, D. P. & C. J. Melian. 2008. Interaction Web Database. <http://www.hceas.ucsb.edu/interactionweb/index.html>.

Vázquez, D. P., W.F. Morris & P. Jordano. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecological Letters*. 8:1088-1094

Vázquez, D. P. & M. A. Aizen. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85:1251-1257.

Waser, N., L. Chittka, M. Price, N. Williams & J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:1043–1060

Waser, N. 1986. Flower constancy: definition, cause, and measurement. *American Naturalist* 127:593–603

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

Preguntas de investigación

¿La asociación entre especies de palmas y sus visitantes florales es predecible en el tiempo o simplemente es el resultado de ensambles de polinizadores al azar que conllevan a la variación en la composición en cada período floral?

¿Las especies de palmas silvestres en Colombia presentan mecanismos de polinización especializados generados a partir de polinizadores específicos, constantes, con alta eficiencia en el transporte y deposición de polen?

¿Las diferencias morfológicas de las estructuras florales de las especies de palmas que se presentan a nivel de subfamilias, tribus y géneros determinan rasgos selectivos para atraer y mantener polinizadores específicos?

Hipótesis de estudio

H₁: Las especies de palmas presentan mecanismos de polinización especializados generados por la mutua dependencia con polinizadores específicos, constantes, eficientes y que se encuentran a lo largo de la distribución de cada palma.

H₂: Las especies de palmas presentan mecanismos de polinización generalistas, de tal manera que estos insectos cambian en cada área biogeográfica donde cada palma se presenta, variando su constancia y eficiencia.

Objetivos

Objetivo general

Determinar los patrones de asociación existentes entre polinizadores y palmas con énfasis en las palmas de importancia económica

Objetivos específicos

1. Determinar el grado de asociación y especificidad existente entre las palmas de los géneros *Attalea*, *Ceroxylon*, *Mauritia*, *Oenocarpus*, *Socratea* y *Syagrus* y sus insectos polinizadores.
2. Evaluar constancia de los polinizadores de *Attalea butyracea*, *Oenocarpus bataua*, *Mauritia flexuosa*, *Socratea exorrhiza* y *Syagrus sancona* a lo largo de la distribución geográfica de cada especie de palma.
3. Evaluar la estacionalidad de los polinizadores con estudios multitemporales en especies de los generos *Attalea*, *Ceroxylon*, *Mauritia*, *Oenocarpus*, *Socratea* y *Syagrus*
4. Comparar la eficiencia de polinizadores en especies de los generos *Attalea*, *Ceroxylon*, *Mauritia*, *Oenocarpus*, *Socratea* y *Syagrus*
5. Determinar el grado de asociación, especificidad y diversidad existente entre diferentes grupos de palmas con especies de Abejas (apidae: Meliponinae), de coleópteros de los géneros *Mystrops* (Nitidulidae) y *Cyclocephala* (Dynastidae) y con especies de las familias Curculionidae y Sthaphilinidae

1. Reproductive biology and pollination ecology of three *Attalea* species (Arecaceae) in Colombian Orinoquia

Biología reproductiva y ecología de la polinización de tres especies de *Attalea* (Arecaceae) en la Orinoquia colombiana

Autores: L. A Núñez, J. Carreño, M. Mesa, L. Romero, A. Bitti & G. Galeano

Sometido a: Plant Systematics and Evolution

Abstract

Reproductive biology of three congeneric species of a promising group of neotropical palms (*Attalea butyracea*, *Attalea insignis* and *Attalea maripa*) was studied during three years in three different wild populations at the Colombian Orinoco. To evaluate the reproductive system, determine pollinators and calculate the reproductive efficiency of each species, floral biology and reproductive phenology were described. The three palms are monoecious, with staminate and androgynous inflorescences that are produced throughout the year and remain active for two to four days. The three palms do not produce fruit by apomixis and although geitonogamy may occur, it was determined by auto-incompatibility that xenogamy is the dominant form of reproduction. Pollination occurs during daytime in *A. butyracea* and at night in *A. insignis* and *A. maripa*, and it is performed by different species of *Mystrops* (Nitidulidae). Small beetles are attracted in large numbers to the inflorescences by pollen, mating location and to reproduce. The attraction and location of each inflorescence was mediated by specific scent composed mainly of the p-methyl-Anisol in *A. butyracea*, the ethenyl-dimethyl-methylene-cyclohexane in *A. insignis*, and methyl-isopropenyl cyclohexenol in *A. maripa*.

Reproductive efficiency of *A. butyracea* was 88 %, 90 % in *A. insignis* and 92 % in *A. maripa*. The high reproductive efficiency was achieved by the close association and mutual dependence between each palm species and their pollinators, which were specific, generous, faithful and constant during the three studied reproductive periods. As the association between *Attalea* and *Mystrops* occurred in all species, evidence of palm-pollinator specialization is suggested.

Keywords: Cantharophily, coevolution, *Mystrops*, palms, sap beetles, specialization

Introduction

The genus *Attalea* belongs to the Cocoeae tribe, subfamily Arecoideae from the Arecaceae family, and is made up of just over 55 species (Pintaud 2008), fifteen of which are located in Colombia, especially in the biogeographic Chocó and the Amazon and Orinoco basins (Galeano and Bernal 2010). In the Colombian Orinoquia the species *Attalea butyracea*, *Attalea maripa* and *Attalea insignis* can be found. These species form dense populations and are major structural components of the dominant vegetation typical of the region such as gallery forests (Córdoba et al. 2011).

The *Attalea* genus is one of the most important of the neotropical palms as it includes some of the largest and most abundant arborescent species (Dransfield et al. 2008; Pintaud 2008), which are a constant source of food for wildlife vertebrates (Genini et al. 2009), and have great economic potential due to the high oil content of the fruit (Voeks 1988; Bernal et al. 2010; Davila et al. 2011) and the versatility of products they offer, which include fiber, food, beverages, palm-hearts, medicines and other commodities (Moraes et al. 1996; Devia et al. 2002; Pulgarín and Bernal 2004; Paniagua-Zambrana et al. 2007; Balslev et al. 2008; Bernal et al. 2010) .

Given its ecological and economic importance, there have been natural history studies of several species of *Attalea*, including work in reproductive phenology (Adler and Lambert 2008; Olivares and Galeano 2013) and reproductive biology (Storti and Storti 2002; Núñez et al. 2005; Fava et al. 2011). Among the pollination studies are the ones made in *A. speciosa* (Anderson et al.1988), *A. geraensis* (Silberbauer-Gottsberger 1990), *A. microcarpa* (Küchmeister et al.1992), *A. attaleoides* and *A. microcarpa* (Küchmeister et al.

1998), *A. funifera* (Voeks 2002), *A. allenii* (Núñez et al. 2005), *A. amygdalina* (Lopera et al. 2007) and *A. phalerata* (Fava et al. 2011).

The main results of the studies of reproductive biology and pollination show that *Attalea* species bloom throughout the year, have variation in sexual expression of inflorescences, short floral biology, generate a strong floral smell, have thermogenic inflorescences, a xenogamous reproductive system, and attract lots of insects even if pollination is done by beetles of the Nitidulidae and Curculionidae families; also all have a high reproductive efficiency (Küchmeister et al. 1998; Voeks 2002; Núñez et al. 2005; Fava et al. 2011).

Several previous studies have suggested that the high reproductive efficiency in the species of the genus *Attalea* is the result of the efficient pollination derived by the close association and mutual dependence of coleopteran from the Nitidulidae and Curculionidae families, that feed, reproduce and part of their lifecycle is done within the inflorescences (Voeks 2002; Storti and Storti 2002; Núñez et al. 2005; Fava et al. 2011). Thus, the mutual dependency between pollinators and *Attalea* species provides a specialized pollination system that facilitates the fertilization of the many flowers that are produced by the inflorescences.

The present study describes and compares for the first time, and for three reproductive periods, the reproductive biology and pollination ecology of three congeneric species from the Colombian Orinoquia forests: *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f.) Wess. Boer, *A. insignis* (Mart.) Drude, and *A. maripa* (Aubl.) Mart. The objectives of this study were 1. Register reproductive events of each species for three breeding seasons. 2. Describe and compare the floral biology of the three species. 3. Conduct analysis of the chemical composition of floral scents and rewards offered to floral visitors. 4. To identify flower visitors, to define pollinators and assess the possible variation for three reproductive periods, and 5. Determine the reproductive system and evaluate the reproductive efficiency of each species.

Materials and methods

Study site. The study was conducted between January 2010 and December 2012, in three different locations where each species is dominant. The population of *A. butyracea*

was composed of 350 individuals, the population of *A. insignis* by 571 individuals and the population of *A. maripa* by 418 individuals. The three studied populations are in the department of Casanare in Colombia's Orinoco basin (Fig. 1). Observations were consecutive, alternating visits to each zone. *A. butyracea* was studied in a population located in the town of Yopal, Vereda Palomas in a farm called Palomas (5°21'53"N- 72°17'34" W); the vegetation in the area corresponds to a Cordilleran Piedemonte forest (IGAC 1984), characterized by having a morichal ecosystem surrounded by pastures where *A. butyracea* is the dominating species. *A. insignis* was studied in the municipio of Aguazul, Corregimiento El Charte in the farm Villa Claudia (3°05'19" N- 72°28'23" W), in an area of savanna grasses with Forest Gallery surrounded by paddocks. *A. maripa* was studied in a Piedemonte forest located in vereda Tigrana baja, in the municipio of Monterrey (5°12'9"N- 72°23'51"W). The three areas have similar weather conditions with a monomodal rainfall regime, annual average rainfall of 1453 mm and average annual temperature of 29 °C (IDEAM 2013).

Study species

Attalea butyracea, known as real palm or wine palm, is a massive palm up to 25 m high. Its distribution goes from Central America to northwestern South America. In Colombia it is widely distributed from 300 to 1000 m elevation, in different ecological conditions, but is especially abundant in the dry forests of the Caribbean region, the interandean valleys and the Orinoco basin. It also occurs in rainforests, especially along the banks of rivers in the Amazon basin (Galeano and Bernal 2010). Bernal *et al* (2010) reported 36 uses for *A. butyracea* in different regions of Colombia, which include human and animal food, medicine, construction, and technological and cultural uses.

Attalea insignis, known as yagua palm, is a massive palm with subterranean and solitary stem. It grows to the east of the Andes in Colombia, Ecuador, Peru and Brazil. In Colombia it is common in the forests of western Amazonia and the gallery forests of the Orinoco, between 100 and 600 m elevation (Henderson *et al.* 1995). Leaves of *A. insignis* are used for thatching and fruits are consumed by wildlife and local people (Núñez unpublished data).

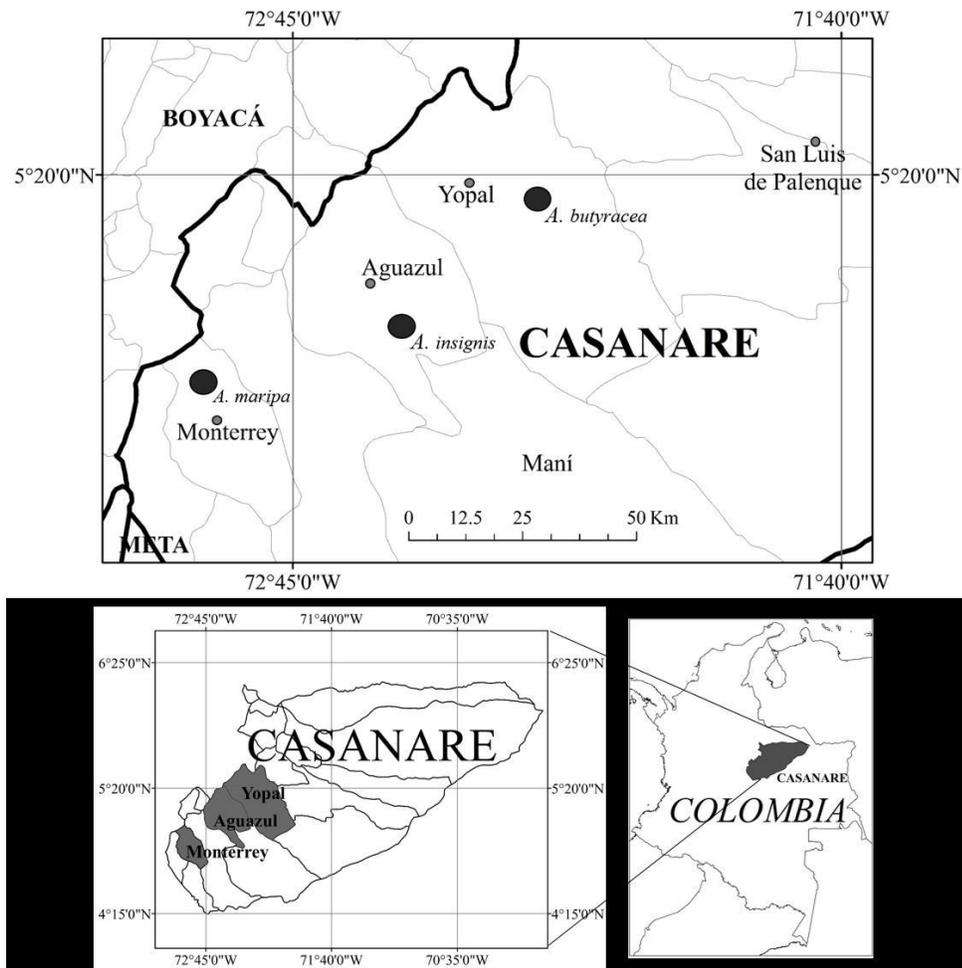


Fig. 1 Location of the study areas in Casanare, Colombia

Attalea maripa, known as pacurita palm, is a massive palm with a solitary stem up to 15 m high. It grows in lowlands at the east of the Andes in the northwest of South America, in secondary forests, open land areas, and is especially abundant in areas of disturbed non-flooded soils (Henderson et al. 1995). In Colombia it is a common and abundant species in the Amazon and the Orinoco basins. The fruits of this palm are one of the most important sources of food for vertebrate fauna in Amazonia (Bodmer 1991; Frago 1999), and are also highly appreciated as a food source by several Amazonian ethnic groups (Mesa and Galeano 2013).

Methods

Inflorescence morphology. A comparative analysis of the morphology of the inflorescence of the three species of palms was performed. The compared variables were: height of the inflorescence, rachilla number per inflorescence, number of male and female flowers per rachilla, total number of flowers per inflorescence, and size of the male and female flowers. The characters were described from inflorescences collected in the forest: 30 inflorescences (17 staminate and 13 androgynous) of *A. butyracea*; 33 inflorescences (14 staminate and 19 androgynous) of *A. insignis*; and 30 inflorescences (15 staminate and 15 androgynous) of *A. maripa*.

Inflorescences development. Phases and development time of inflorescences in each species were followed, 30 inflorescences were labeled (10 per species: 5 androgynous, and 5 staminate), and from emergence of buds until finished flowering, morphological changes in each inflorescence were weekly recorded, and then changes from the beginning of fruit formation until the fruits reached maturity and began their dispersion, were monthly recorded.

Population phenology. For three reproductive periods, between 2010-2012, we recorded the production of buds and inflorescences, and followed the flowering of all individuals of a population in the three species. The populations were visited each month and, following a pre-established pathway, all new buds were marked and counted, and produced inflorescences were recorded. The average monthly production of flowering by species in the three years was calculated according to the methodology of Rojas and Cruz (2004), and flowering synchrony was determined according to the methodology Bencke and Morellato (2002).

Floral biology. Duration of stigmatic receptivity was determined in 15 androgynous inflorescences of *A. butyracea*, 25 androgynous inflorescences of *A. insignis* and 30 androgynous inflorescences of *A. maripa* by observing color changes and the presence of exudates on the surface of the stigma by means of an enzymatic test or colorimetric test (Test Perex Merck) and by dilution with hydrogen peroxide, in all cases following methods proposed by Dafni (1992). The presentation of pollen was determined by direct observations of anthers and, pollen viability using the drop technique (Dafni 1992). Additionally, we recorded the internal temperature of 6 male inflorescences and 4

androgynous ones of *A. butyracea*, 6 staminate inflorescences and 5 androgynous of *A. insignis*, and 10 staminate inflorescences and 10 androgynous of *A. maripa*; for this we used two digital thermometers Cox Technologies, Inc. brand. Pollen as a resource was evaluated by calculation of the number of grains per anther and per flower and inflorescence according to Dafni (1992).

Floral aromas. Floral scent was collected *in situ* in five staminate inflorescences and five androgynous of each species. For the collection of the aroma, the headspace adsorption technique (Knudsen et al. 1999) was used: The inflorescences were enclosed in a polyvinyl bag, and with an air pump connected to a battery the volatile were sucked and concentrated into glass tubes containing a mixture of activated carbon and Tenax Gr (ORBOTM-32, 20267- U- SUPELCO). The chemical composition analysis was performed in the chromatography laboratory of Universidad Industrial de Santander, Colombia. The contents of each tube were diluted in 1.0 ml ethyl ether. The separation of the volatiles was done by gas chromatography and the definition of the compounds with mass spectrometer (GC-MS) GC17AMSDQP505A Shimadzu. The identification of the chemical compounds that constitute the floral scent of each species was performed by comparison of mass spectra and times and ratios of retention (IR) against authentic reference compounds; the tentative identifications were made by comparison with spectra available in compounds libraries from databases. The similarity between inflorescences of each species was calculated with the Sorensen index using the program STATISTICA 6.0 (Stat Soft 2013).

Reproductive system. We performed controlled pollinations in five treatments: 1. Self-pollination: androgynous inflorescences isolated without intervention. 2. Apomixis: All male flowers from inflorescences were emasculated; female flowers were then isolated without pollination. 3. Allogamy: Pollinating with pollen from different individuals. 4. Geitonogamy: Pollination was performed with pollen from other staminate flowers from another inflorescence of the same individual 5. Open pollination: Pollination occurred naturally without intervention. For each of the treatments androgenic inflorescences were isolated with synthetic mesh and then flowers of 10 inflorescences were pollinated per treatment in 10 individuals of each different species. In all cases the flowers have been

cut off inside the synthetic mesh for at least 30 days, and after each of the tests, the formation of fruits was observed and the percentage of fruit formed was calculated.

Reproductive efficiency. We compared the reproductive efficiency of each palm through the relationship of flower production per inflorescence and number of fruits that developed and matured. Five infrutescences with ripe fruits were cut from each palm species and total number of fruits produced by each infrutescence was count. Reproductive efficiency was calculated as the percentage of fruit produced using the ratio suggested by Dafni (1992): (set fruit /flowers total)*100.

Pollinators and floral visitors. We recorded the behavior, degree of association and composition of insects that visited the inflorescences of the three species during the three reproductive periods. Direct observations of visitor behavior on inflorescences before, during and after the opening of the bud were performed throughout the day and night. The composition was obtained by collecting all visitors on 45 inflorescences, 15 of each species, 5 inflorescences per year. The collections were made bagging the inflorescence and waving it to get the insects to fall into the bag. Bees (Apidae) were counted before bagging. In each of the palms the frequency, abundance, specificity and role as pollinators was assessed.

Frequency. The frequency, expressed as a percentage, was calculated by dividing the number of palms in which every kind of visitor was observed on the total number of plants studied ($n = 15$). According to the above, the floral visitors were classified into five categories: Constant species (Co), insects that were present in 100 % of the inflorescences; very common species (MFr), present in 76-90 % of collections; frequent species (Fre), present in 51-75 % of collections; occasional species (Oc), present in 26-50 % of collections; sporadic species (Esp), present between 1 and 25 %. When the insect was not present in any kind or type of inflorescence its absence was represented by (-).

Relative abundance. The relative abundance of each species of floral visitors was calculated as the sum of the partial abundance of each species in each of the collections. Visitors were grouped into the following abundances classes by number of individuals: Very abundant (Mab), with more than 2000 individuals; abundant (Ab), with abundances

up to 500 individuals; rare (R), with up to 50 individuals; sporadic (Es), with up to 10 individuals; and Absent (-) when visitors were not found in any of the inflorescences. Because the relative abundance data did not show normal distributions (Shapiro-Wilk and Kolmogorov-Smirnov), nonparametric Kruskal-Wallis ANOVAs were applied with R program (Stat Soft 2013) to detect significant differences ($p < 0.05$) in the abundances in the three years and species.

Pollinator's definition. The role of each visitor in the pollination of the three species of *Attalea* was determined by a quantity analysis (abundance) of insects that came to the flowers in female phase and number of grains transported in the body of each insect before entering flowers in the female phase (quality). Following the methodology of Núñez et al. (2005), quality of pollination was evaluated from counting pollen loads of a sample of 20 individuals of each species of insect that arrived during the pistillate phase. The role of the visitors as pollinators was evaluated by calculating and comparing the relative importance of each insect in the pollen flow of each palm; for this we calculated the importance value index of pollinators (PRIV), as well as the relative importance as a pollinator (IRP), which evaluates the pollen transport ability, efficiency and fidelity of each insect (Núñez and Rojas 2008).

Specificity. We determined the specificity by a similarity ANOSIM analysis using the PAST® program (Clarke and Gorley 2001); to find significant differences in the relative abundance of floral visitors a similarity matrix (Bray-Curtis index) was constructed with relative abundances previously transformed ($\text{LogX} + 1$). ANOSIM is a nonparametric similarity test that defines if there are significant differences between the palms visitors, in terms of abundance of visitor species. The test produces an ANOSIM R statistic, which is an absolute measure of distance or similarity between the palms. R-values close to 1 determine low similarity among visitors per phase, while values close to 0 determine high similarity between visitors per phase among the species (Hammer et al. 2001).

Results

Floral morphology. The three species are monoecious. The reproductive structures are grouped into large interfoliar, pendulous or erect inflorescences, covered by a woody peduncular bract, brown on the outside and creamy on the inside. In the study area the

inflorescences of *A. butyracea* are exposed since the palm is 1 m high; in *A. insignis*, because of his acaule habit, the inflorescences are located at ground level, but in older palms stems emerge and some of the inflorescences are up to 1 m high; and in *A. maripa* inflorescences are between 3 and 10 m. high.

The inflorescences of the three species of palms are of two types, staminate and androgynous (Fig. 2), which do not differ among them before opening. The staminate inflorescences have exclusively male function while androgynous inflorescences are bisexual with male and female function. In the androgynous inflorescences pistillate flowers are predominant, however variation occurred in the relationship between the two types of flowers.

In *A. butyracea* androgynous staminate inflorescences measured on average 1.28 m long \pm 0.18 m SD ($n = 30$) and had on average 213 rachillae \pm 55 SD ($n = 30$). Each staminate inflorescence rachilla had on average 175 flowers \pm 38 SD ($n = 45$), which measured between 0.3-0.6 cm wide and 0.4-0.5 cm long. A staminate inflorescence can reach up to 60,000 flowers ($n = 17$). The androgynous inflorescences of *A. butyracea* (Fig. 2b) had 117-196 rachillae ($n = 13$). The number of flowers varies between rachillae and can go from 1 to 15 pistillate flowers and 30 to 164 staminate flowers. The pistillate flowers are cream colored with a stigma branched into three lobes (Fig. 2c). An androgynous inflorescence can have on average 2950 pistillate flowers \pm 1050 SD ($n = 13$).

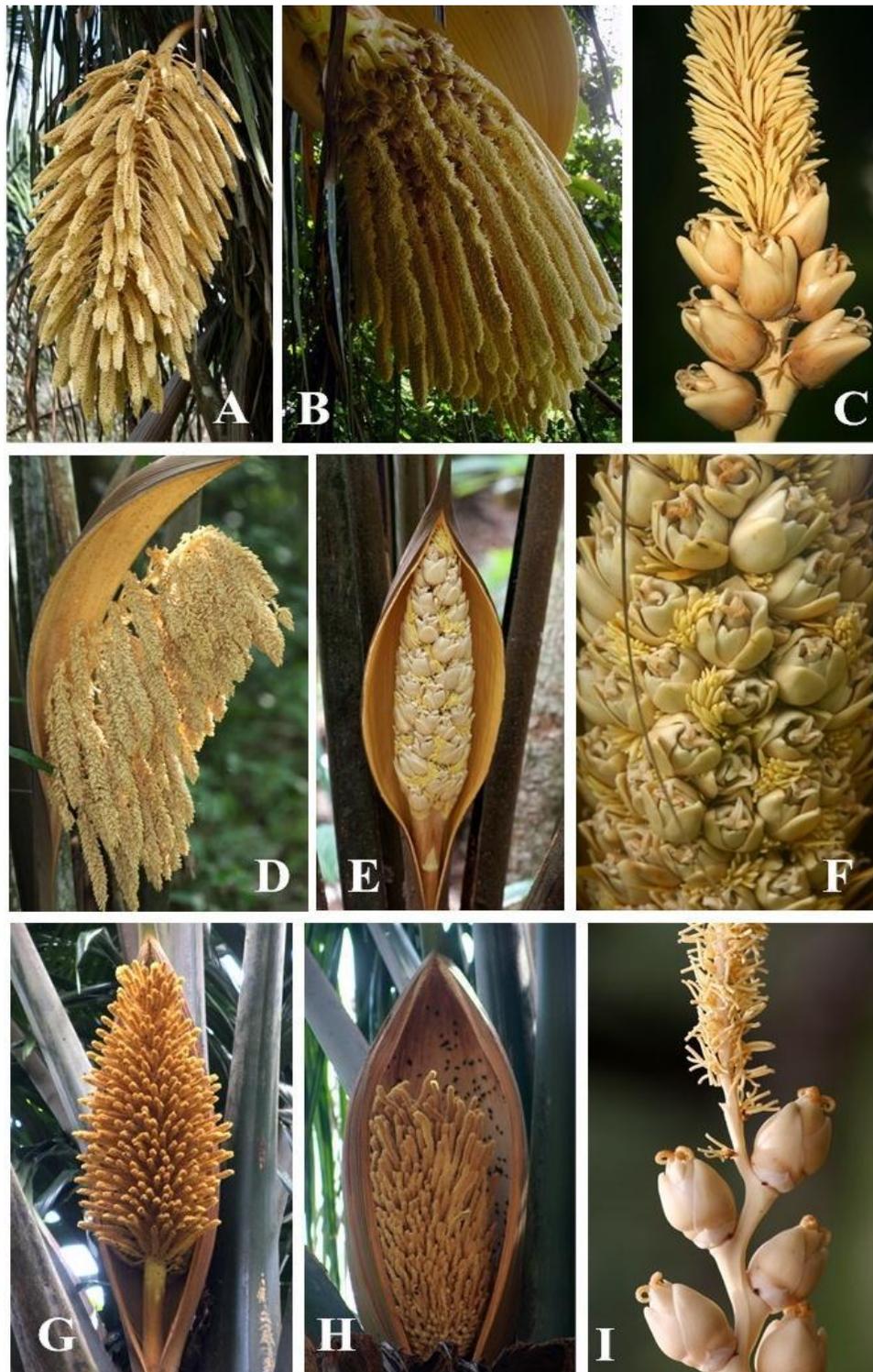


Fig. 2 Inflorescence and raquilla of three *Attalea* species. **a-c.** *Attalea butyracea*, **d-f.** *Attalea insignis* and **g-i.** *Attalea maripa*

In *A. insignis* androgynous and staminate inflorescences measured on average 1.01 m long \pm 0.12 SD (n = 33) and had on average 75 rachillae \pm 15 SD (n = 33). Each rachilla had on average 97 flowers \pm 34 SD (n = 86), which measured between 0.3-0.6 cm wide and 0.4 to 0.5 cm long. A staminate inflorescence can have 7,000 flowers (n = 64) with male function. The androgynous inflorescences of *A. insignis* (Fig. 2e) can have 22-48 rachillae (n = 19). The number of flowers varied between rachillae, 1 pistillate flowers and 1-15 staminate flowers were recorded. The pistillate flowers are cream colored with a stigma branched into three lobes (Fig. 2f). An androgynous inflorescence can have, on average, 55 pistillate flowers \pm 35 SD (n = 10). In *A. maripa* androgynous and staminate inflorescences measured on average 1.32 m long \pm 0.39 SD (n = 30) and had on average 338 rachillae \pm 23 SD (n = 30). Each rachilla holds, on average, 97 \pm 34 SD (n = 42) flowers, which measured between 0.3-0.6 cm wide and 0.4-0.5 cm long. A staminate inflorescence can have up to 50,000 (n = 15) flowers. The androgynous *A. maripa* flowers (Fig. 2h) have 198-250 rachillae (n = 15). The number of flowers varied between rachillae, and 4-8 pistillate flowers and 30-164 staminate flowers were recorded. The pistillate flowers are cream colored with a stigma branched into three lobes (Fig. 2i). An androgynous inflorescence can have on average 1850 pistillate flowers \pm 650 SD (n = 10).

In the studied *Attalea*, staminate inflorescences had exclusively a male role, since all the flowers were staminate and produce large quantities of pollen, while androgynous inflorescences were bisexual and therefore bifunctional, with function similar to hermaphrodite flowers, as they may have male and female function at the same time. It was observed in all three species that each individual produced consecutively or alternately the two types of inflorescences.

Phenology. All three species produce buds and bloom all year, but each species has a flowering peak when a greater number of individuals flowers at the same time (about 80 % of the inflorescences of the year), each peak can last several months and it was repeated in each species in the three reproductive periods (Fig. 3). The final part of the flowering peak of *A. insignis* coincided with the bloom starting point of *A. butyracea*, while *A. maripa* doesn't overlaps with any of the other species (Fig. 3). In *A. butyracea* and *A. insignis* the greatest flowering period coincided with the rainy or greater precipitation period, while *A. maripa* bloom occurred in the period of low rainfall (Fig. 4). In all three species, in most months, the monthly average number of individuals flowering was less

than 20 %, indicating that individuals in each population bloom asynchronously and alternately.

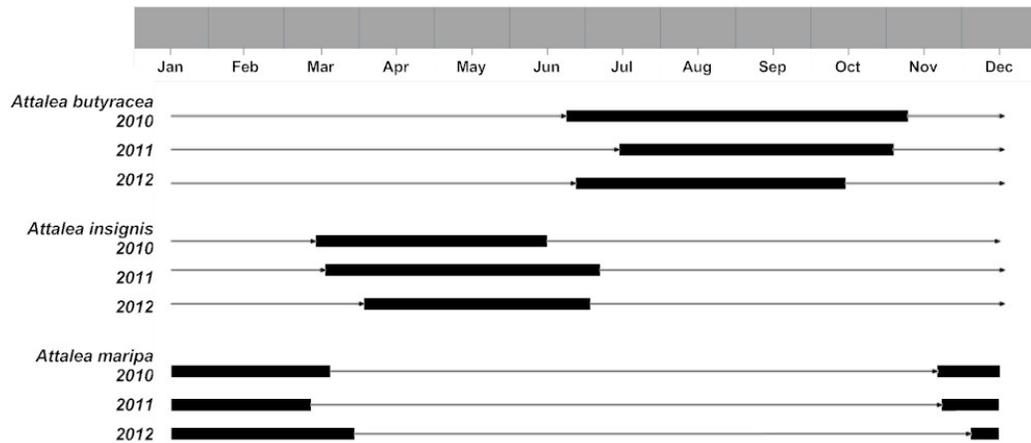


Fig. 3 Flowering periods of three *Attalea* species, 2010-2012. Solid lines indicate flowering throughout the year and the thick lines show the peak of flowering

The average number of flower buds per year in *A. butyracea* was 150, in *A. insignis* 198 and *A. maripa* was 163. Of the total number of buds produced and flourished over the three years 74% was from *A. butyracea*, 95% from *A. insignis* and 90% from *A. maripa*. The ratio between androgenic and staminate inflorescences was 4:1 in *A. butyracea*, 3:1 in *A. insignis*, and 3:1 in *A. maripa*

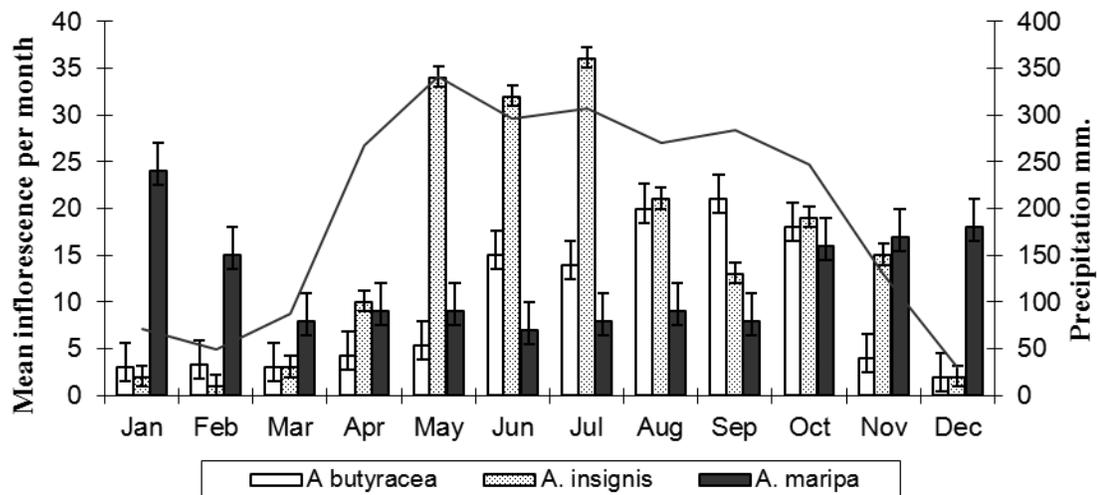


Fig. 4 Mean number of inflorescence per month in three *Attalea* species, January 2010 to December 2012.

Inflorescences development. The three species showed the same pattern of production and development of inflorescences. Each individual in reproductive status of *A. butyracea* produced 1 to 4 buds which became inflorescences ($n = 135$), while *A. insignis* developed 1 to 3 inflorescences ($n = 208$), and *A. maripa* 1-2 inflorescences ($n = 135$). It was common to find individuals with two simultaneous inflorescences. From emergence to senescence of staminate flowers and dispersal of ripe fruits, inflorescences showed four differentiable development phases: Emergence of buds, floral anthesis, senescence of staminate flowers, and fruit formation. In the bud emergence phase was observed the appearance of the apex of the peduncular bract and then the emergence or total exposure of the bud. The floral anthesis was the shortest stage. The bract opens exposing the flowers and pollination occurs; it took three days in *A. butyracea*, four days in *A. insignis* and five days in *A. maripa*. The third stage begins with the fall of the staminate flowers (in *A. maripa* they remain as dead-mass on the palm), and coincides with the highest rate of visitors within the inflorescence but, also with the abandonment of pollinators in search of another inflorescence. The fourth stage is characterized by the total fall of the staminate flowers, wilting stigmas after pollination and early fruit development. The time of development of a staminate inflorescence from initiating the emergence until the fall of the male flowers in *A. butyracea* was $104 \text{ days} \pm 7$ ($n = 10$) in *A. insignis*, $104 \text{ days} \pm 7$ ($n = 10$), and in *A. maripa* was $104 \text{ days} \pm 7$ ($n = 10$). In the androgynous inflorescences the time between emergence of the inflorescence rachis to fruit drop was $306 \text{ days} \pm 12$ ($n = 10$) in *A. butyracea*, of $306 \text{ days} \pm 12$ ($n = 10$) in *A. insignis*, and in *A. maripa* was $306 \text{ days} \pm 12$ ($n = 10$).

Floral biology. The main events of the floral biology were common in the three palms. The bracts surrounding the inflorescence open throughout the day, the stigmas are receptive from the time of anthesis, but are at their most receptive in the evening of the first day, which extends up to 72 hours if pollination has not happened. The duration of stigmatic receptivity coincides with the morphological changes of the stigmas, which are hyaline and white from the time of anthesis and while they are receptive, and become dry and brown as they lose responsiveness. During the floral period there was a coincidence with the stigmatic receptivity, aroma emission, and increased internal temperature of the inflorescences of $4.5 \text{ }^\circ\text{C}$ in *A. butyracea*, $5.5 \text{ }^\circ\text{C}$ in *A. insignis*, and $4 \text{ }^\circ\text{C}$ in *A. maripa*.

Staminate inflorescences in all three species expose pollen from the time of opening, and up to four days in *A. butyracea*, two days in *A. insignis*, and three days in *A. maripa*. In *A. maripa* staminate flowers remain on the inflorescence until senescence, while in *A. butyracea* and *A. insignis* floral phase last until all the flowers have fallen. When testing pollen viability, we found that pollen is viable during all phases of exposure, reaching the highest percentage of germination during the first two days in *A. butyracea* and *A. maripa*, and on the first day in *A. insignis*, coinciding with falling flowers, aroma release and temperature increase up to 4.5°C in *A. butyracea*, 7.5°C in *A. insignis*, and 5°C in *A. maripa*. The male flowers of staminate and androgynous inflorescences in the three palm species produce large amounts of pollen. The average number of pollen grains per inflorescence in *A. butyracea* was estimated at about 900,000,000 grains (n = 10), in *A. insignis* in about 600,000,000 grains per inflorescence (n = 10) and in *A. maripa* in 850,000,000 (n = 10) grains per inflorescence (n = 4).

Floral scent. The floral scent of *A. butyracea* consisted on average by 20 compounds \pm 3 SD (n = 5) (Table 1), among which p-methyl-anisol was predominant with 96% of the total mixture. The floral scent of *A. insignis* consisted on average of 14 compounds \pm 3 (n = 5), among which ethenyl-dimethyl-methylene-cyclohexane with 70 %, and ethyl-1-methylpropyl (16 %), were the predominant components of the mixture. The floral scent of *A. maripa* consisted on average by 15 compounds \pm 4 SD (n = 5), among which isopropenyl-methyl-cyclohexenol with 82% of the composition of the mixture is worth noticing. The androgynous and staminate inflorescences of each species showed a similar chemical composition (Sørensen index), with 98 % in *A. butyracea*, 93 % in *A. insignis*, and 93 % in *A. maripa*.

Table 1 Floral scent composition (relative and total amount) of staminate and pistillate inflorescences of three *Attalea* species in the Orinoquia, Colombia.

Floral scent	<i>Attalea butyracea</i>		<i>Attalea insignis</i>		<i>Attalea maripa</i>	
	Staminate	Pistillate	Staminate	Pistillate	Staminate	Pistillate
No. Inflorescences collected	5	5	5	5	5	5
Mean no. flowers collected/inflorescence (Range)	2500-3800	200-500	1546-1853	38-50	1500-1700	180-280
Mean amount scent/inflorescences(μ g/h)	64.25	55.78	43.56	38.75	59.34	56.78
Scent compounds (Range)	10-13	9-11	11-13	12-14	15-17	12-13
Dominant compounds						
p-metil-Anisol	94.5-96.2	94.5-96.9	-	-	-	-
3-Isopropil-2-metoxipirazine	1.6-1.8	1.6-2.1	7.2-8.04	2-6.5	-	-
3-Isobutil-2-metoxipirazine	1.1-1.3	1.1-1.3	2.0-2.3	2.0-2.3	-	-
Cyperene	1.0-1.3	1.0-1.1	-	-	-	-
Metoxibencene	0.01-1.4	0.08-1.3	0.1-1.4	0.08-1.3	0.01-1.4	0.08-1.3
Linaool	2.1-3.2	2.0-2.2	1.4-1.6	1.3-2.1	12.2 - 14.2	13.3-14.0
α -Maaliene	2.1-2.3	2.5	-	-	-	-
β -Cubebene	1.2-1.4	1.2-1.6	2.1-2.3	2.3-2.8	-	-
Limonene	0.4-1.6	0.11-1.8	2.0-2.6	1.9-2.8	1.2-2.7	1.6-2.0
Etenil-dimetil-metilen-ciclohexano	-	-	90.0-90.5	70.1-70.3.2	-	-
Ethyl 1-methylpropyl	-	-	16.8-19.2	3.8-4.2	-	-
Isopropenil-metil-ciclohexenol*					74.5-78.2	78.5-81.6
Isopropenil-metil-ciclohexenol (isomer)					4.2-5.3	4.2-5.2
Toluene	-	-	2.2-2.4	0.02-1.1	1.4-1.6	1.3-2.1
2-Butenoato de etilo	-	-	6.2-8.34	4.2-6.5	-	-
Cyclohexene	-	-	-	-	1.1-1.3	0.9-1.0
3-Pentanone	-	-	-	-	0.01-0.9	0.7-1.9
α -Farnesene	0.01-0.02	0.01-0.02	-	-	-	-
Eugenol	-	-	-	-	0.08-	0.05-

					0.12	0.13
4,8,12-trimethyl- 1,3(E),7(E),11 tridecatrene	-	-	-	-	1.8-2.9	2.6-3.5
α -Terpinene	-	-	0.01- 0.02	0.01- 0.02		
Z-Ocimene	-	-	0.1-1.4	0.1-1.2	-	-
Metyl benzoate					1.0-1.1	1.0-1.1
Terpinolene		-	0.1-1.4	0.1-1.2	0.01-0.3	-
Unknown						
57.87.105.148.226.25 6.327	-	-	-	-	0.3-1.6	0.08- 1.3
57.77.129.148.217.25 6.341	-	-	-	-	0.04-0.6	0.001- 0.3
43.82.123.151.192.27 8.348	-	-	-	-	0.3-0.4	0.09- 0.2
43.69.105.149.204.22 7.320	-	-	-	-	0.04- 0.06	0.01- 0.05

Reproductive system. The results of the evaluation of the reproductive system treatments are presented in Table 2. Fruit formation via autogamy, apomixis and geitonogamy for the three species was very low, with values below 1 %. Although geitonogamy could happen by the frequent coincidence of staminate and androgynous inflorescences in anthesis in the same individual, there was no fruit formation due to the self-incompatibility presented. Fruit production by outcrossing (control) and xenogamy induced in the three species showed the highest values, clearly indicating that species are xenogámics.

Table 2 Percentage of fruit set in experimental pollination of xenogamy, geitonogamy, experiments of agamospermy and spontaneous geitonogamy, and natural pollination in three *Attalea* (Control). Data in parenthesis are number of fruits/number of bagged flowers.

Test	<i>A. butyracea</i>	<i>A. insignis</i>	<i>A. maripa</i>
	% (fruits/flowers)	% (fruits/flowers)	% (fruits/flowers)
Autogamy	0.7(5/690)	1.1(8/720)	0(0/600)
Xenogamy	90.6(726/800)	82.5(495/600)	96.3(800/830)
Agamospermy (apomixis)	0.48(3/617)	0.8 (4/483)	0.9(5/513)
Geitonogamy	2.4 (8/324)	1.4(6/402)	1.8(6/318)
Controls	96(833/850)	95(582/608)	91(655/712)

Efficiency. The three species were highly efficient, the fruits were grown in large bunches or infrutescences (Fig. 5). The number of formed flowers, fruits produced and abortions occurred for all three species of *Attalea* in Colombian Orinoquia forests is presented in Figure 6. The inflorescences of *Attalea* species followed the same pattern of efficiency: Most pistillate flowers in androgynous inflorescences completed

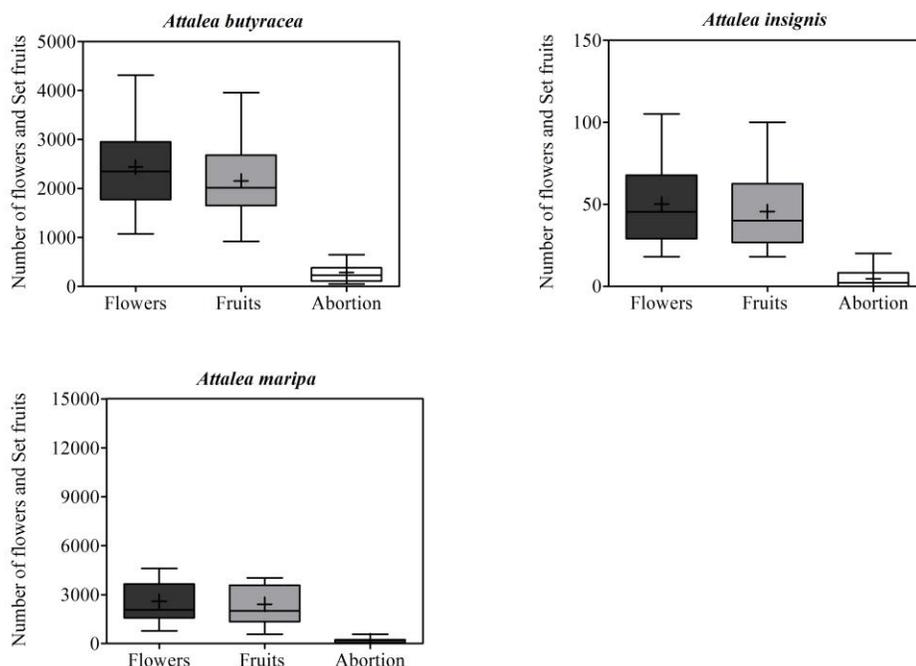


Fig. 5.

its cycle and became ripe fruits and few flowers were aborted or died along the reproductive cycle (Fig. 6). An inflorescence of *A. butyracea* produced an average of 2430 female flowers \pm 1534 SD ($n = 10$), of which 88 % became fruits; one of *A. insignis* produced on average 57 pistillate flowers \pm 15 SD ($n = 10$), of which 90 % became fruit; and one of *A. maripa* produced an average of 2606 female flowers \pm 1286 SD ($n = 10$) per inflorescence, of which 92 % became fruit. In the populations of each of the three species, fruits in different states of development were always found, and the fruits took between 7 and 10 months to ripe.

Visitors and pollination. The variables composition, richness, abundance of floral visitors and pollinators importance value index showed a similar pattern in the three reproductive periods (Fig.7). Staminate inflorescences of *A. butyracea*, *A. insignis* and *A.*

maripa were visited, on average, during the three years by 41 ± 5 , 36 ± 6 , and 49 ± 5 species of insects, respectively (Fig. 7a); the community of visitors included five orders, with Coleoptera the most abundant and diverse order (Table 3).

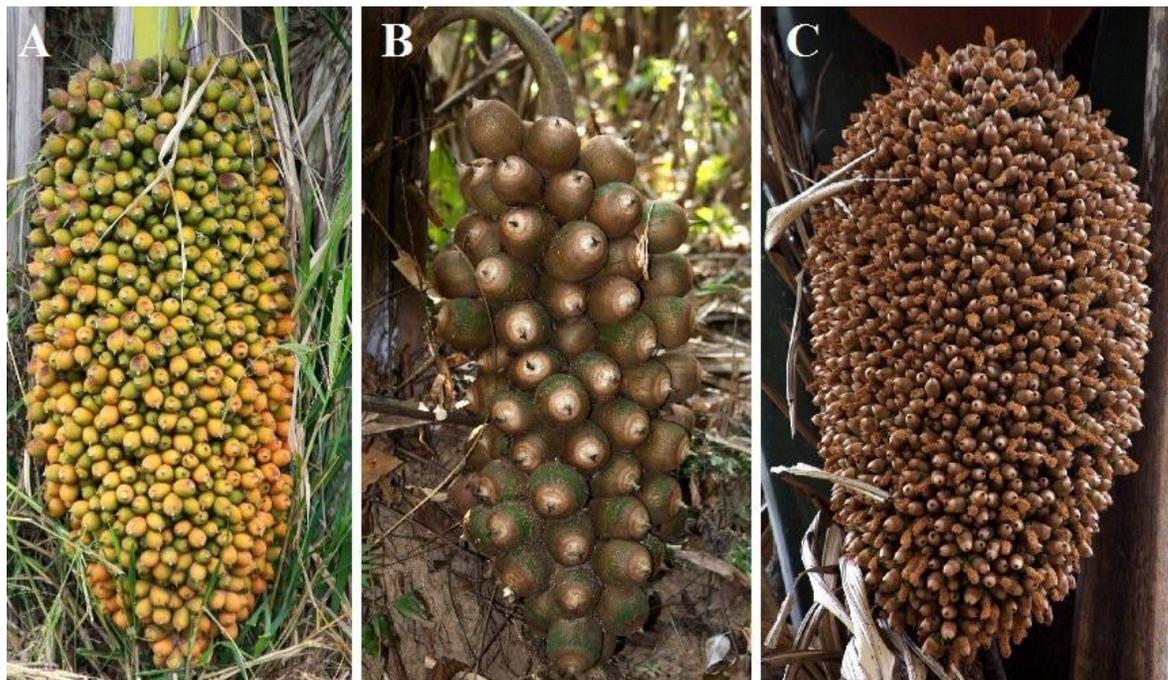


Fig. 6 Box plot of flowers production, set fruits and abortion in three *Attalea* species in Colombia

In the androgynous inflorescences the relationship with floral visitors depended on the number of staminate flowers, when there was a greater number of staminate flowers than pistillate, the behavior, visit rate and composition was similar to the staminate inflorescences, but when pistillate flowers were predominant, visitors richness was much lower, averaging 14 ± 5 , 11 ± 6 and 16 ± 7 species for *A. butyracea*, *A. insignis* and *A. maripa*, respectively (Fig. 7a).

The proportional similarity analysis showed that species *A. butyracea* and *A. insignis* were the most similar since they shared 40-62 % of the visitors during the three years (Fig. 7d), while *A. maripa* presented a very different composition of visitors and shared only 25-30 % of species (Fig. 7d). The similarity was kept constant in all three reproductive periods without significant differences between years, and the ANOSIN test indicated high

similarity of composition between the evaluated years: *A. butyracea* ($R = 0.18$, $p = 0.005$); *A. insignis* ($R = 0.32$, $p = 0.005$) and *A. maripa* ($R = 0.13$, $p = 0.005$).

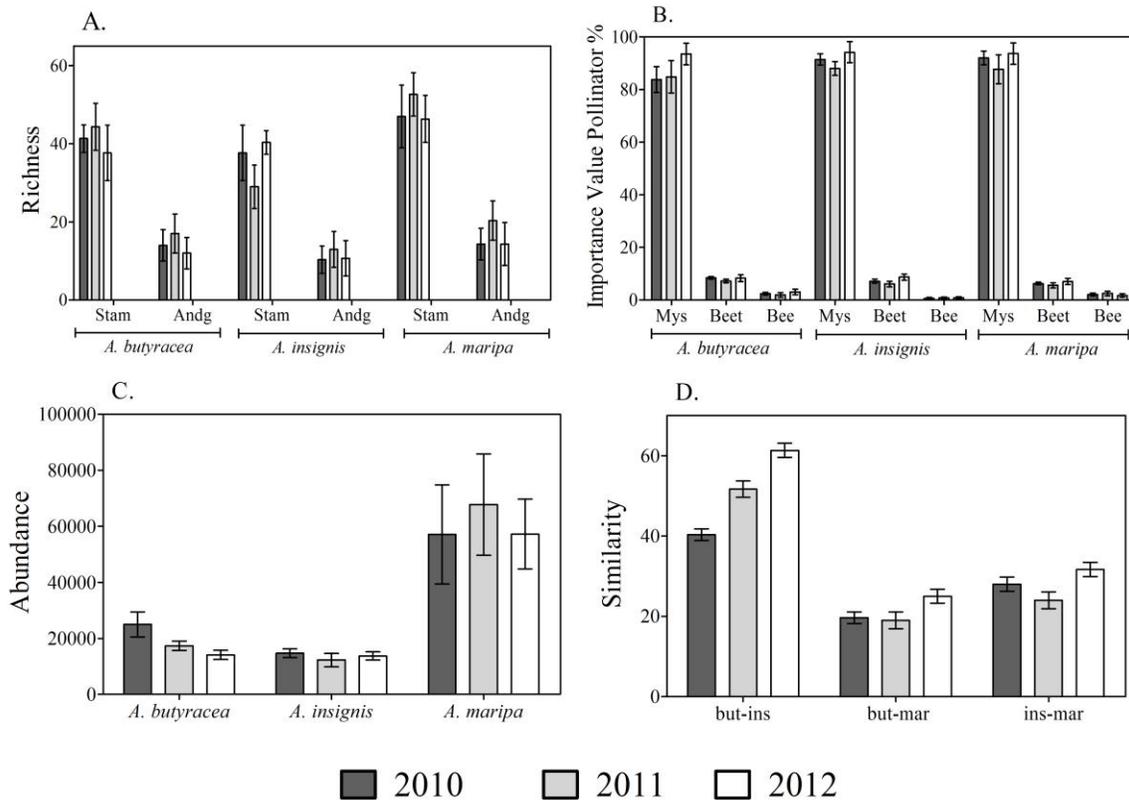


Fig. 7 Flower visitors in three *Attalea* species (during 2010-2012). **a.** Variation of species richness, Staminate inflorescence =Stam, Androgynous inflorescence= Andg. **b.** Index pollinator value importance, *Mystrops* = Mys, Beetles= Beet, Bees = Bee, **c.** Relative abundance, **d.** Similarity (Bray-Curtis index) between palm species, *A. butyracea*-*A. insignis* =but-ins, *A. butyracea*-*A. maripa* =but-mar, *A. insignis*-*A. maripa* =ins-mar.

Table 3 Main visitors in staminate (Stam) and pistillate (Pist) flowers of *A. butyracea*, *A. insignis* and *A. maripa*. Abundance indicated as: Very abundant (Mab), abundant (Ab), esporadic (Esp), no presence (-), pollinator (P), visitor not pollinator (V). Frecuence indicated as: very frequent (Mfr), frequent (Fre), ocassional (Oc), constant (Con), rare (Ra). See text for a full explanation.

	<i>A. butyracea</i>		<i>A. insignis</i>		<i>A. maripa</i>		Group
	Staminate	Pistillate	Staminate	Pistillate	Staminate	Pistillate	
ORDEN							
FAMILY/Genera							
BLATTODEA							
BLATIIDAE							
Gen 1, sp.1	Esp, Ra	-	-	-	-	-	V
Gen 2, sp.2		-	Esp, Ra	-	-	-	V
COLEOPTERA							
CARABIDAE							
<i>Labiini</i> sp.1	Esp, Ra	-	-	-	-	-	V
CERAMBICIDAE							
<i>Ceresium</i> sp.1	Fre, Ra	-	Fre, Ra	-	-	-	V
Gen 2, sp.2		-	-	-	Fre, Ra	-	
CURCULIONIDAE							
Acalyptinae							
<i>Andranthobius</i> sp.1	Fre, Con	Fre, Ra	Fre, Con	-	-	-	P
<i>Andranthobius</i> sp.2	-	-	-	-	Fre, Ra	-	V
<i>Celetes palmarum</i>	Mfr, Ra	Mfr, Ra	Mfr, Ra	Mfr, Ra	-	-	P
<i>Celetes</i> sp.2	Oc, Ra	Oc, Ra	Oc, Ra	-	-	-	V
<i>Celetes</i> sp.3	Oc, Ra	Oc, Ra	Oc, Ra	Oc, Ra	-	-	V
<i>Derelomus</i> sp.1	-	-	Mfr, Ab	Mfr, Ab	-	-	P
<i>Derelomus</i> sp.2	-	-	-	-	Oc, Ra	-	P
<i>Derelomus</i> sp.3	-	-	-	-	Oc, Ra	Oc, Ra	P
<i>Phyllotrox</i> sp.1	Mfr, Ab	Mfr, Ab	-	-	-	-	P
<i>Phyllotrox</i> sp.36	-	-	-	-	Fre, Ab	Fre, Ab	P
<i>Phyllotrox</i> sp.39	-	-	Fre, Ab	Fre, Ab	-	-	V
<i>Phytotribus</i> sp.1	Fre, Ab	Fre, Ab	-	-	-	-	V
<i>Phytotribus</i> sp.2	-	-	-	-	Fre, Ab	Fre, Ab	V
Gen 3, sp.1	-	-	Oc, Ra	Oc, Ra	-	-	V
Gen 3, sp.2	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
Baridinae							
Baridinae Gen 1, sp.1	Oc, Ra	Oc, Ra	-	-	-	-	V
Baridinae Gen 1, sp.2	Oc, Ra	Oc, Ra	-	-	-	-	P
Baridinae Gen 2, sp.1	-	-	Fre, Ab	Fre, Ab	-	-	V
Baridinae Gen 2, sp.2	Oc, Ra	-	Oc, Ra	Oc, Ra	Oc, Ra	-	V
Baridinae Gen 3, sp.1	-	-	Oc, Ra	-	-	-	V
Baridinae Gen 3, sp.2	-	-	-	-	Oc, Ra	Oc, Ra	V
<i>Cryptorhynchinae</i> Gen 1, sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
<i>Palmocentrinus</i> sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
<i>Parisoschoenus</i> cf. <i>expositus</i>	Fre, Ra	-	Fre, Ra	-	-	-	V
<i>Parisoschoenus</i> sp.2	-	-	-	-	Fre, Ra	Oc, Ra	V
<i>Bondariella</i> sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
<i>Bondariella</i> sp.2	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
Enthiminae							
<i>Anphastrus</i> sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
<i>Eustylus</i> sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
Rhynchophorinae							

<i>Metamasius hemipterus sericeus</i>	Oc, Ra	-	-	-	Oc, Ra	-	V
<i>Belopoeus carmelitus</i>	-	-	-	-	Mfr, Ab	Mfr, Ab	P
<i>Belopoeus caudatus</i>	-	-	-	-	Mfr, Ab	Mfr, Ab	P
Molytinae							
<i>Cholus</i> sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
<i>Homalinotus dorsalis</i>	Fre, Ra	-	Fre, Ra	Oc, Ra	-	-	V
CHRYSOMELIDAE							
Alticinae							
<i>Longitarsus</i> sp.1	Fre, Ra	-	Fre, Ra	-	Fre, Ra	-	V
<i>Longitarsus</i> sp.2	Fre, Ra	-	-	-	Fre, Ra	-	V
Gen 2, sp.1	-	-	Fre, Ra	-	Fre, Ra	-	V
Galerucinae							
<i>Monolepta</i> sp.1	Fre, Ra	-	-	-	Fre, Ra	-	V
sp.1	Oc, Ra	-	-	-	-	-	V
NITIDULIDAE							
<i>Mystrops</i> sp.1	Co, Mab	Co, Mab	-	-	-	-	P
<i>Mystrops</i> sp.2	Co, Mab	Co, Mab	Co, Ab	Co, Ab	Oc, Ra	-	P
<i>Mystrops</i> sp.3	-	-	Co, Mab	Co, Mab	-	-	P
<i>Mystrops</i> sp.4	-	-	Co, Mab	Co, Mab	-	-	P
<i>Mystrops</i> sp.5	Co, Ra	Co, Ra	Co, Ra	Co, Ra	-	-	P
<i>Mystrops</i> sp.6	-	-	-	-	Co, Mab	Co, Mab	P
Gen 2, sp.1	Fre, Ra	-	-	-	-	-	V
Gen 2, sp.2	Fre, Ra	-	-	-	-	-	V
<i>Carpophilus</i> sp.1	-	-	Fre, Ra	-	-	-	V
STAPHYLINIDAE							
Aleocharinae							
<i>Amazoncharis</i> sp.1	Fre, Ra	-	Fre, Ra	-	Fre, Ra	-	V
<i>Amazoncharis</i> sp.2	Fre, Ra	-	-	-	-	-	V
<i>Aleochara</i> sp.1	Fre, Ra	-	-	-	Fre, Ra	-	V
Staphylininae							
<i>Xanthopygus</i> sp.1	Fre, Ra	-	Fre, Ra	-	Fre, Ra	-	V
<i>Aleochara</i> sp.1	Fre, Ra	-	-	-	-	-	V
<i>Philonthus</i> sp.2	-	-	-	-	Fre, Ra	-	V
SCARABAEIDAE							
Dynastinae							
<i>Cyclocephala amazona</i>	Mfr, Ra	-	Mfr, Ra	-	Fre, Ra	-	V
<i>Cyclocephala stictica</i>	-	-	Mfr, Ab	Oc, Ra	-	-	V
<i>Cyclocephala quadripunctata</i>	-	-	Fr, Ra	Fr, Ra	-	-	V
<i>Cyclocephala guianae</i>	-	-	Fr, Ra	-	-	-	V
<i>Ciclocephala discicollis</i>	-	-	Mfr, Ab	-	Oc, Ra	-	V
<i>Ciclocephala marginicollis</i>	-	-	Mfr, Ab	-	-	-	V
DIPTERA							
DROSOPHILIDAE							
<i>Drosophila melanogaster</i>	Fr, Ra	V					
CALLIPHORIDAE							
sp.1	Fr, Ra	-	-	-	-	-	V
HYMENOPTERA							
APIDAE							

<i>Apis mellifera scutellata</i>	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
Meliponinae							
<i>Nannotrigona melanocera</i>	Fr, Ra	-	Fr, Ra	Fr, Ra	Fr, Ra	-	P
<i>Nannotrigona</i> sp.1	Fr, Ra	-	Fr, Ra	-	-	-	V
<i>Partamona</i> sp.1	-	-	-	-	Fr, Ra	-	P
<i>Partamona</i> sp.2	Fr, Ra	Fr, Ra	-	-	-	-	V
<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	Fr, Ra	-	-	-	Fr, Ra	Fr, Ra	V
<i>Plebeia</i> sp.1	-	-	-	-	Fr, Ra	-	V
<i>Trigona</i> (<i>Trigona</i>) <i>amalthea</i>	Mfr, Ab	Fre, Ra	Mfr, Ab	Fre, Ra	Mfr, Ab	Fre, Ra	V
<i>Trigona fuscipennis</i>	Oc, Ra	Oc, Ra	-	-	Oc, Ra	Oc, Ra	V
<i>Trigona</i> sp. 2	Fr, Ra	Oc, Ra	Oc, Ra	-	Oc, Ra	Oc, Ra	V
<i>Trigonisca dobzhanskyi</i>	-	-	-	-	Oc, Ra	Oc, Ra	V
<i>Scaptotrigona</i> sp.1	-	-	Mfr, Ab	Oc, Ra	-	-	V
FORMICIDAE							
<i>Camponotus</i> sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
ICHNEUMONOIDAE							
sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
sp.2	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
VESPIDAE							
<i>Protopolybia acustiscustis</i>	Oc, Ra	Oc, Ra	-	-	-	-	V
<i>Polybia</i> sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
Sin identificar Gen 1, sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
HETEROPTERA							
ANTHOCORIDAE							
<i>Xylocaris</i> sp.1	Oc, Ra	-	-	-	Oc, Ra	-	V
MIRIDAE							
sp.1	-	-	-	-	Oc, Ra	-	V
ORTHOPTERA							
TETTIGONIDAE							
sp.1	-	-	Oc, Ra	-	-	-	V

Abundances. The abundance pattern of floral visitors in the three species, in both inflorescences, staminate and androgynous, was characterized by having a few very abundant species and most of the species with few individuals (Fig 8). In all three species, for both inflorescences, staminate and androgynous, the more number of individuals was from the *Mystrops* species, which constituted more than 90 % of the total abundance recorded in each palm species. The second most abundant group of visitors consisted of beetles of the Curculionidae family (Figure 8). The abundances remained constant over the three study periods (Fig. 7c), and there was no significant differences ($P = <0.05$) between the abundances of visitors amongst the years for each species: *A. butyracea* ($H = 4.22$ $p = 0.12$), *A. insignis* ($H = 0.80$, $p = 0.66$) and *A. maripa* ($H = 0.30$, $p = 0.85$).

An inflorescence in staminate phase from *A. butyracea* was visited on average by 19316 insects (\pm SD = 9552, $n = 15$), being the most abundant species from the genus *Mystrops* (Nitidulidae: Coleoptera); *A. insignis* was visited on average by 17560 insects (\pm SD = 5490, $n = 15$), and *A. maripa* on average by 65700 insects (\pm SD = 47504, $n = 15$), also with species from the genera *Mystrops* (Nitidulidae: Coleoptera) as the most abundant. In the three species of palms the number of insects visiting the androgynous inflorescences was smaller, and generally were the same as the most abundant in the male phase. An androgynous inflorescence of *A. butyracea* was visited on average by 10432 insects (\pm SD = 8610, $n = 15$), *A. insignis* was visited on average by 8759 insects (\pm SD = 6915, $n = 15$), and *A. maripa*, on average by 25081 insects (\pm SD = 16504, $n = 15$).

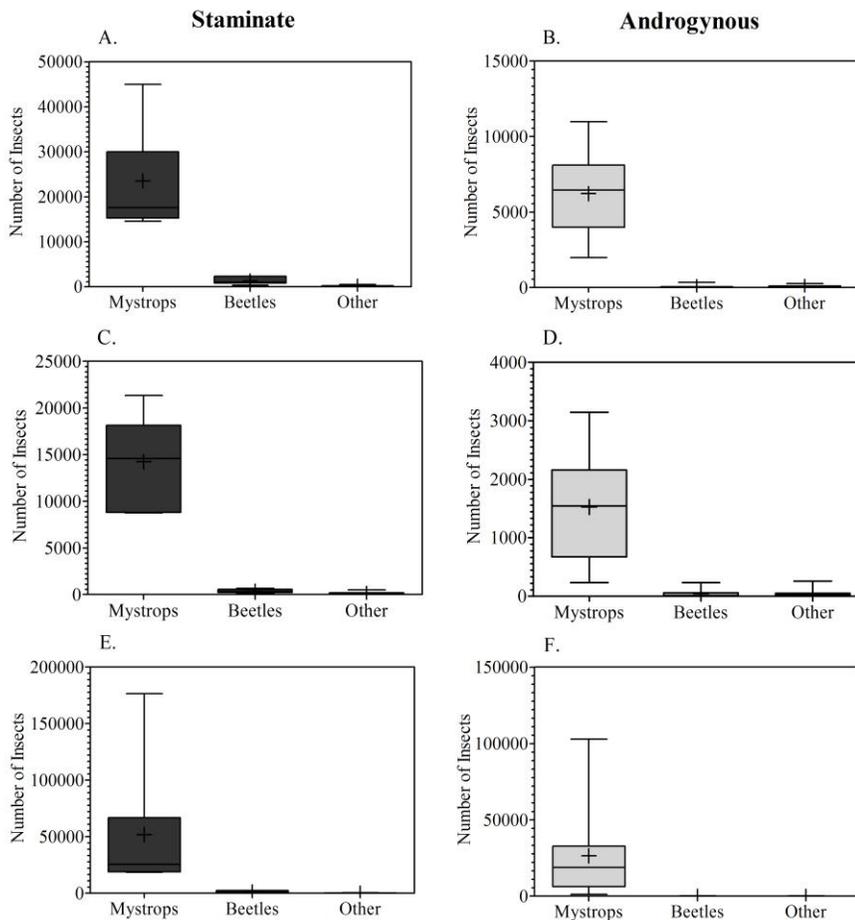


Fig. 8 Box plot of insects' abundance in three *Attalea* species. **a.** Staminate inflorescence and **b.** androgynous inflorescence of *Attalea butyracea*, **c.** Staminate inflorescence and **d.** androgynous inflorescence of *Attalea insignis* and **e.** staminate inflorescence and **f.** androgynous inflorescence of *Attalea maripa*

Insects visitors activity. From the time of anthesis staminate inflorescences expel a strong scent that attracts thousands of insects, mainly species of the genera *Mystrops* (Nitidulidae), who perch on the stem bract before it opened. After the bract opens, the beetles enter, land on the petals of the staminate flowers or the stigmas of the pistillate ones, walk through the inflorescence and try to open or enter the petals; with this forage activity they facilitate the opening of the anthers and therefore the release of pollen; then they get lost in the flowers, feeding, looking for couples, copulating and ovipositing. As soon pollen release begins, other insects begin their arrival and get lost within the inflorescence, some of them mate and others feed on pollen or floral tissue.

The stingless bees are diurnal, and were the most conspicuous insects (they did not get lost within the inflorescence). They arrive to the inflorescences to collect pollen, but are unable to access the resource, because of their great size, until the other insects accelerated the release of pollen or when staminate flowers began to fall. The visit rate increased as the inflorescence became older, reaching the highest abundances between 12 to 24 hours after anthesis. The *Mystrops* remained throughout the floral stage, but when the falling of flowers started they left the inflorescence in search of a new inflorescence. The presence of immature stages of the different species of *Mystrops* was observed going deep into the anthers to consume pollen and complete the larval stages.

The androgynous inflorescences visitor behavior was similar to the staminate ones; they differed only in that at the time of anthesis there were not visitor arrivals. The arrival of insects occurred in the early hours of the night, when the flowers emit fragrance and stigmas are covered with a hyaline substance. Individuals of the genus *Mystrops* arrived in large numbers with a body full of pollen, and penetrated into the flowers where they had contact with the stigmas, then, finding no pollen left, they abandon the inflorescence in search of a new one, or moved to staminate flowers within the inflorescence.

Pollinators. From the spectrum of visitors of *A. butyracea*, *A. insignis* and *A. maripa* (Table 4), very few are effective pollinators, since most of them focus their activity in

staminate inflorescences or staminate flowers of androgynous inflorescences, and do not access pistillate flowers, and if they do, they have low abundance, carry no pollen on their bodies or have little contact with the stigmas. Under the criteria of abundance and pollen loads that allowed calculating the index of pollinator importance (IRP), *Mystrops* sp.1, *Mystrops* sp.2 and *Mystrops* sp.3 were the most important pollinators, and were even responsible for the transport and deposit of pollen in 88 % in *A. butyracea*. *Mystrops* sp.4 and *Mystrops* sp.5 were responsible for transporting and depositing 70 % in *A. insignis*, and *Mystrops* sp.6 was responsible for transporting and depositing 77 % in *A. maripa*. The value of importance of *Mystrops* as a pollinator species in each of the three species of *Attalea* remained in the three reproductive periods (Fig. 7b).

Another group of insects that acted as copollinator or eventual pollinators (visited the two types of inflorescences but were not abundant and result in inefficient pollen flow) in the three *Attalea* species were: the weevil *Phyllotrox* sp.1 (Curculionidae) and *Trigona* (*Trigona*) *amalthea* (Apidae: Meliponinae) in *A. butyracea*; *Derelomus* sp.1 (Curculionidae) and Baridinae Gen. 2 sp.1 (Curculionidae) in *A. insignis*, and weevils *Belopoeus carmelitus* and *Belopoeus caudatus* (Curculionidae) in *A. maripa*.

The evaluated variables, which included abundance, frequency, pollen loads, behavior and temporal variation, determined that the main pollinators of the three different species of palms were *Mystrops* (Nitidulidae: Coleoptera): *A. butyracea* was pollinated by *Mystrops* sp.1, *Mystrops* sp.2 and *Mystrops* sp.3; *A. insignis* was pollinated by *Mystrops* sp.4 and *Mystrops* sp.5; and *Mystrops* sp.6 pollinated *A. maripa* (Table 4). A second group of visitors with secondary involvement in pollination included species of weevils (Acalyptinae: Curculionidae): *Phyllotrops* sp.2 (Acalyptinae) in *A. butyracea*; *Derelomus* sp.1 (Acalyptinae) in *A. insignis* and *Belopoeus carmelitus* and *Belopoeus caudatus* (Rhynchophorinae) in *A. maripa*. The bees Meliponinae participated as eventual pollinators (Table 4).

Table 4 Visitors of pistillate flowers in three *Attalea* species showing Pollinator Importance Value Index (IRP).

Visitor <i>A. butyracea</i>	Abundance	Pollen body	in	IRP (%)
<i>Mystrops</i> sp.1	23036	163		78,00
<i>Mystrops</i> sp.2	1111	305		7,04
<i>Mystrops</i> sp.3	465	502		4,85
<i>Phyllotrox</i> sp.1	535	5010		3,64
<i>Trigona</i> <i>amalthea</i> (<i>Trigona</i>)	535	5010		3,64
<i>Drosophila melanogaster</i>	975	100		2,03
<i>Phytotribus</i> sp.1	427	200		1,77
<i>Trigona fuscipennis</i>	20	4082		1,70
<i>Celetes palmarum</i>	26	840		0,45
<i>Celetes</i> sp.2	4	258		0,02
Visitors <i>A. insignis</i>				
<i>Mystrops</i> sp.4	13126	475		66,75
<i>Mystrops</i> sp.5	4216	283		3,654
<i>Derelomus</i> sp.1	3750	525		21,08
Baridinae Gen 2 sp.1	828	553		4,902
<i>Phyllotrox</i> sp. 39	1962	200		4,201
<i>Scaptrotigona</i> sp.1	35	5278		1,978
<i>Drosophila melanogaster</i>	90	156		0,15
<i>Cyclocephala marginicollis</i>	35	350		0,131
<i>Phyllotrox</i> sp.4	20	275		0,059
<i>Celetes</i> sp.3	7	767		0,057
<i>Phytotribus</i> sp.2	25	100		0,027
<i>Lissorhoptrius</i> sp.1	15	112		0,018
Visitors <i>A. maripa</i>				
<i>Mystrops</i> sp. 6	24563	502		76,75
<i>Belopoeus carmelitus</i>	2740	725		11,08
<i>Belopoeus caudatus</i>	728	553		6,202
<i>Derelomus</i> sp.3	967	300		2,901
<i>Trigona</i> sp.2	45	2273		1,978
<i>Phytotribus</i> sp.2	342	283		0,654
<i>Drosophyla</i> sp.1	45	156		0,15
<i>Cyclocephala amazona</i>	5	450		0,131
<i>Trigona fuscipennis</i>	210	1082		0,10

Discussion

The three species of *Attalea* growing in the Colombian Orinoco basin presented a similar reproductive pattern, which remained constant during the three consecutive years of the study. The most important common features between the three species include aspects such as being monoecious palms, having two types of inflorescences, which occur throughout the year, and having thermogenic inflorescences, which release a strong aroma and remain active for 2 to 4 days. Moreover, although the presentation of pollen

and the stigmatic receptivity occurs during the day, the insects in *A. insignis* and *A. maripa* arrive at night, and each species is pollinated by different small beetles species of the genus *Mystrops* (Nitidulidae: Mystropini). This reproductive pattern found here is similar to that recorded in other species of the genus, such as *A. speciosa* (Anderson et al. 1988), *A. funifera* (Voeks 2002), *A. allenii* (Núñez et al. 2005), *A. amygdalina* (Lopera et al. 2007) and *A. phalerata* (Fava et al. 2011). The main common reproductive traits between *Attalea* species are presented in Table 5.

Because the three species have two types of inflorescences, staminate and androgynous, can be considered within the sexual andromonoecious type system, in which the two types of inflorescences, staminate and bisexual (hermaphrodites) are present in the same individual (Hokche and Ramírez 2006). This type of reproductive system is rare, as it has been registered only in 2 % of angiosperms (Bawa and Beach 1981). In palms has also been recorded in other species of the subfamily Arecoideae tribes Iriarteeae, Podococceae, Areceae and Geonomeae (Dransfield et al. 2008); in species of the genus *Attalea* also has been recorded in *A. funifera* (Voeks 2002), *A. allenii* (Núñez et al. 2005), *A. amygdalina* (Lopera et al. 2007) and *A. phalerata* (Fava et al. 2011).

The results indicate that in all three species, the staminate and pistillate flowers of androgynous inflorescences, regardless of their number, are functional, contrary to the decrease, sterility or production of flowers with no viable pollen found in *A. allenii* (Núñez et al. 2005) and *A. amygdalina* (Lopera et al. 2007). The reduction in the number of male flowers and the sterility reported for these species raises the existence of a third type of inflorescence with a exclusively pistillate feature, which has been found in other species of *Attalea* (Storti and Storti 2002; Voeks 2002; Nuñez et al. 2005; Anderson et al. 1988; Fava et al. 2011). However, in none of the three species tested here exclusively pistillate inflorescences were found, although it was observed a variation in the number of male and female flowers of the androgynous inflorescences of *A. butyracea* and *A. insignis*. Meanwhile, in *A. maripa*, although relationship of flowers in androgynous inflorescences was always constant, Storti and Storti (2002) in a population in Brazil, reported variation in the number of male and female flowers on the androgynous inflorescences and the presence of exclusively pistillate inflorescences. This is evidence that variability in flowers of androgynous inflorescences occurs in all species studied so far.

Species	Flowering	Anthesis / Resource	Inflorescence Type	Thermogenesis staminate/pistillate	N° spp visitors	Pollinators	<i>Mystrops</i> Abundance	Reference
<i>Attalea allenni</i>	All year	D/ Pollen	Staminate Pistillate Androgynous	6.4/7.0 °C	26	<i>Mystrops</i>	5.000 aprox.	Núñez <i>et al.</i> 2005
<i>Attalea amygdalina</i>	All year	D/ Pollen	Staminate Pistillate Androgynous	7.2 °C	40	<i>Mystrops</i>	10.000 aprox.	Lopera <i>et al.</i> 2007
<i>Attalea attaleoides</i>	All year	N/ Pollen	Staminate Pistillate Androgynous	5.5/4.1°C	26	<i>Mystrops</i> Curculionidae	30.000 aprox.	Silberbauer-Gottsberger 1990
<i>Attalea funifera</i>	All year	D/ Pollen	Staminate Pistillate Androgynous	NI	23	<i>Mystrops</i> Curculionidae	40.000 aprox.	Voeks 2002
<i>Attalea microcarpa</i>	All year	N/ Pollen	Staminate Pistillate Androgynous	12.2/7.6 °C	25	<i>Mystrops</i> Curculionidae	4.000 aprox.	Silberbauer-Gottsberger 1990
<i>Attalea phalerata</i>	All year	D/ Pollen	Staminate Pistillate Androgynous	NI	20	<i>Mystrops</i> Curculionidae	NI	Fava <i>et al.</i> 2011
<i>Attalea speciosa</i>	All year	D/ Pollen	Staminate Pistillate Androgynous	NI	24	<i>Mystrops</i>	60.000 aprox.	Anderson <i>et al.</i> 1988
<i>Attalea butyracea</i>	All year	D/ Pollen	Staminate Pistillate Androgynous	4.5/4.5 °C	41	<i>Mystrops</i>	22.000 aprox.	This study
<i>Attalea insignis</i>	All year	N/ Pollen	Staminate Pistillate Androgynous	5.5/7.2 °C	36	<i>Mystrops</i> Curculionidae	18.000 aprox.	This study
<i>Attalea maripa</i>	All year	D/ Pollen	Staminate Pistillate Androgynous	4.5/4.5 °C	46	<i>Mystrops</i>	100.000 aprox.	This study

Table 5 Reproductive traits of *Attalea* species. NI, without Information

The ability to produce three different types of inflorescences and that these are presented in a consecutively, alternating or interleaved fashion in each individual, allows that each species of *Attalea* experience a changing sexual expression, sexual plasticity and complex system, because although still monoecious and with an andromonoecious sexual system, they have the potential to be temporarily dioecious. The ecological and evolutionary factors that determine the type of reproductive system and sexual expression characteristic of the genus *Attalea* have been poorly treated; although Voeks (1988; 2002) and Anderson et al. (1988) suggested that this behavior is evidence of the changes in sexual system from monoecious to dioecious palms, having andromonoecious palms as intermediates. This hypothesis has been validated in other groups of plants (Barrett 1988; Ashman 1999; Delph and Wolf 2005).

Consequently, the types of inflorescences, the reproductive system and sexual expression that characterize the *Attalea* species are relevant and widespread adaptive traits in the reproductive strategy of *Attalea* species (Table 5). These adaptive traits have direct implications in reproductive biology and pollination ecology of each species. The fact that *Attalea* species are monoecious and behave as dioecious determines that cross-pollination is predominant, which is needed because selfing does not occur, and geitonogamy is not possible because of the self-incompatibility found (Table 2). On the other hand, to have an andromonoecious reproductive system ensures the participation of the two types of inflorescences in attracting and maintaining pollinators, a key factor in plants with exclusive xenogamy (Bawa 1990), functionally dioecious or dioecious plants (Renner and Ricklefs 1995).

Attracting and keeping pollinators in the three species was achieved through the specific floral scent, through the large number of inflorescences produced by each species and through the presence of male flowers with viable pollen in androgynous inflorescences. The amount was evident in the mean buds per year (in *A. butyracea* was 150, in *A. insignis* 198 and in *A. maripa* was 163), in the ratio of androgenic and staminate inflorescences (4:1 in *A. butyracea*, 3:1 in *A. insignis* and 3:1 in *A. maripa*), and the constant production of inflorescences during the 36 months of the study (Fig. 3 and Fig.4).

The abundant and constant production of mainly male inflorescences is important evidence of the investment made by each *Attalea* species to attract and keep potential pollinators. By attracting and keeping potential pollinators to ensure constancy and fidelity of pollinators is achieved, two fundamental factors that ensure efficient pollination, since the amount of

hetero-specific pollen that can be carried by less faithful or less constant insects (Waser 1986; Waser et al. 1996). It has been shown in other palms groups that the constant supply of flowers increases the constancy and fidelity of pollinators (Ervik 1995; K uchmeister et al. 1998; N u nez and Rojas 2008; N u nez and Carre no 2013). On the other hand, the production of a higher proportion of inflorescences with a male role than a female one in andromonoecious systems has been interpreted as a strategy to maximize the resources allocated to reproductive functions (Diggle 1994), because the staminate flowers require less allocation of resources than the perfect flowers or female (Schlessman et al. 2004), so the plants invest in producing a greater proportion of male flowers, which are more economical and which ensure the attraction of pollinators required for maintaining high reproduction rates .

Since in the three species of *Attalea* the two types of inflorescences participate in a coordinated manner in the attraction, reward and maintenance of pollinators, xenogamy seems to be assured and thus breeding success. As noted, each of the androgenic inflorescences and therefore the stigmas of the pistillate flowers of the three species always received great number of pollen loaded insects, and therefore most of the flowers were fertilized, generating a reproductive efficiency that reach very high values. Reproductive efficiency data presented in this study (88 % in *A. butyracea*, 90 % in *A. insignis* and 92 % in *A. maripa*) are key, given the oleaginous potential of the fruits of *Attalea* species (Cordero et al. 2009; Davila et al. 2011) and the development potential that these palms have for the areas where they are present (Bernal et al. 2010). Reproductive efficiency values that were recorded in this study suggest that the genus *Attalea* is one of the groups with the highest reproductive efficiency within neotropical palms. In other important fruits producers species, ripe fruits at the end of the reproductive cycle only reach 24 % in *O. bataua* (Miller 2002, N u nez and Rojas 2008), 46 % in *Mauritia flexuosa* (N u nez and Carre no 2013); also in palms grown for their fruit as *Elaeis guineensis*, the values of reproductive efficiency do not go over 60 % (Labarca et al. 2009).

The high reproductive efficiency in the three species was achieved by coordinating events in the pollination mechanisms and pollination effectiveness. Although it is widely known that different groups of the Arecaceae family can be pollinated by Coleoptera, bees or flies (Henderson 1986, Silberbauer and Gottsberger 1990; Barfod et al. 2011) and the three species were visited by insects of the three groups (Table 3), the most important association was presented with *Mystrops* species (Nitidulidae). In the three species of *Attalea* small beetles were the most abundant and constant visitors, and had a greater participation in

pollination (Fig. 7). In fact, there are no records of another group of plants where the inflorescences are visited by individuals of one taxonomic group in the numbers we recorded in this study. In addition, each species of *Attalea* was associated to, at least, one species of these beetles, which showed characteristics of specificity, high specialization and heavy reliance on staminate inflorescences of each species of palm.

The results of this study are conclusive regarding the definition of the main pollinators. Various *Mystrops* species were major pollinators of the three palm species evaluated (Table 4). The variables evaluated included abundance, frequency, pollen loads, time-varying behavior and found that pollinators of *A. butyracea* were *Mystrops* sp.1, *Mystrops* sp.2 and *Mystrops* sp.3; pollinators of *A. insignis* were *Mystrops* sp. 4 and *Mystrops* sp.5 and *Mystrops* sp.6 in *A. maripa*. Other studies have also been recorded that different *Mystrops* species pollinate species like *A. speciosa* (Anderson et al. 1988), *A. geraensis* (Silberbauer-Gottsberger 1990), *A. microcarpa* (Küchmeister et al.1992), *A. attaleoides* and *A. microcarpa* (Küchmeister et al. 1998), *A. funifera* (Voeks 2002), *A.allenii* (Núñez et al. 2005), *A. amygdalina* (Lopera et al. 2007) and *A. phalerata* (Fava et al. 2011).

Each species of *Mystrops* associated with a different species of *Attalea* generated a specialized relationship that was maintained in the three reproductive periods observed and was based on the dependence of beetles by pollen and flowers of each palm for food, reproduction and development since adults consume pollen, mate and lay eggs in the staminate inflorescences and then larvae consume pollen and develop within inflorescences. The dependence of each *Mystrops* species by a different species of palm generates specificity, and given that for all *Attalea* species the main pollinators were *Mystrops* species, the partnership is one of mutual dependence.

Participation in the pollination of palms by *Mystrops* has been amply demonstrated, whether acting as principal pollinators, secondary or co-pollinators, so they attributed the role of primary pollinators of neotropical palms (Henderson 1986; Jelínek1992; Barfod et al. 2011). Besides the case of *Attalea* evidenced by this study, we have also seen other examples of mutual association, specificity and lead role as pollinators of *Mystrops* in species of the genera *Wettinia* (Núñez et al. 2005; Núñez 2014), *Astrocaryum* (Búrquez et al. 1987; Padilha et al. 2003; Nuñez 2014), *Mauritia* (Núñez and Carreño 2013), *Socratea* (Henderson 1986; Nuñez 2014), and *Ceroxylon* (Núñez 2014). The mutual dependence, specialization and diversification among species of Palmae and *Mystrops* has led to the suggestion of coevolutionary processes between these two groups of Neotropical organisms (Henderson

1986; Silberbauer and Gottsberger 1990; Nuñez et al. 2005; Kirejtshuk and Couturier 2009; Nuñez 2014).

To have efficient mechanisms for attraction (scent), rewards (pollen) and maintenance of pollinators (high production of inflorescences) are important adaptive traits for sexually reproducing plants (Pellmyr 2002), which are part of the reproduction strategies of strictly xenogamies plants (Waser 1998), and are one of the main mechanisms to generate specialized mutualism associations (Wilson & Thompson 1996), our results clearly show that these elements are the basis of the mechanism of reproduction and pollination in the three species of *Attalea*, and that the specialization between *Mystrops* and *Attalea* is an irrefutable fact. This hypothesis of coevolution *Mystrops*-Palmae in general, and in particular *Mystrops*-*Attalea* poses extremely complex interaction processes which should be addressed with further evidence from additional studies of pollination in other species of the genus *Attalea* and other species of palms, molecular and phylogenetic studies of pollinators, along with a complete revision of the genus *Mystrops*.

Finally, given the importance of *Attalea* species, studies like the one presented here are key to the knowledge, use and sustainable management of populations. On the other hand, considering the taxonomic problems that arise in the *Attalea* genera (Pintaud 2008), reproductive aspects could be incorporated as additional attributes to contribute to the taxonomic clarity in this important group of palms.

Acknowledgments. This study is part of the PhD Dissertation, Program in Science-Biology, National University of Colombia of L. A. Nuñez. We receive funding from FP-7 framework program of the European Union (Project No. 21263). We thank the entomologists Bruno De medeiros, Diego Campos, Jhon Cesar Neita, Víctor Hugo González (Apidae) for species identification. A Prieto, Jorge Riveros and Hector Fuentes who kindly allowed entry to their farms during the three years of the study.

Literature cited

- Adler GH, Lambert TD (2008) Spatial and temporal variation in the fruiting phenology of palms in isolated stands. *Plant Spec Biol* 23: 9–17
- Anderson AB, Overal W, Henderson A (1988) Pollination ecology of a forest dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in Northern Brazil. *Biotropica* 20:192-205.
- Ashman T (1999) Determinants of sex allocation in a gynodioecious wild strawberry: Implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism. *J Evol Biol* 12 (4): 648-661

Barfod A, Hagen M, Borchsenius F (2011) Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Ann Bot* 108:1503-1516

Barrett C H (1988) The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* 39: 335-341

Baslev H C, Grandez N, Paniagua-Zambrana Y, Møller A L, Hansen S L (2008) Palmas (Arecaceae) útiles en los alrededores de Iquitos, Amazonía Peruana. *Revista Peruana de Biología* 15(1): 121–132.

Bawa KS, Beach JH (1981) Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann Missouri Bot Gard* 68: 254-274.

Bawa KS (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Ann Rev Ecol Syst* 21:399-422

Bencke C, Morellato P (2002) Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 269-275.

Bernal R G, Galeano G, García N, Olivares I, Cocomá C (2010). Uses and Commercial Prospects for the Wine Palm, *Attalea butyracea*, in Colombia. *Ethnobotany Research & Applications* 8:255-268.

Bodmer RE (1991). Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* 23: 255-261.

Búrquez AJ, Sarukhan A, Pedraza A (1987) Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Bot J Linn Soc* 94:407-419.

Clarke K, Gorley R (2001). PRIMER v5: User Manual Tutorial, Primer-e, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.

Cordero J, Alemán W, Torrellas F, Ruiz R, Nouel G, De Sousa N.M, Espejo M, Sánchez R, Molina E (2009) Características del fruto de la palma yagua (*Attalea butyracea*) y su potencial para producción de aceites. *Bioagro* 21(1). 49-55.

Córdoba M, Miranda-Cortés L, Avila-Avilán R, Pérez-Rojas C (2011) Flora de Casanare. In: Usma JS, Trujillo F (Ed). *Biodiversidad del Casanare Bogotá Colombia*. pp. 82-101.

Dafni A (1992) Pollination ecology. *A practical approach*. Oxford University Press, Oxford. Pp 342

Dávila E, Merino C, Mejia K, García D, Sauvain M, Sotero V (2011) Caracterización química de tres palmeras del género *Attalea*. *Revista Sociedad Química de Perú* 77(3): 218-224

Delph LF, Wolf E (2005) Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems. *New Phytol* 166 (1):119-128.

Devia J E, López A, Saldarriaga O (2002) Productos promisorios del fruto de la palma de vino. *Revista de la Universidad EAFIT* 126: 68-80.

Diggle PK (1994). The expression of andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solanaceae): Phenotypic plasticity and ontogenetic contingency. *Amer J Bot* 81: 1354-1365.

Dransfield J, Uhl N, Asmussen Cb, Baker W J, Harley MM, Lewis C (2008) *Genera Palmarum*. Royal Botanic Gardens. Kew.

Ervik F (1995) Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. PhD. Dissertation, University of Aarhus, Denmark.

Fava WS, Covre W, Sigrist M (2011) *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the pantanal, Brazil. *Flora* 206: 575–584

Fragoso J (1999) Perception of scale and resource partitioning by peccaries: Behavioral causes and ecological implications. *J Mammal* 80: 993-1003.

Galeano G, Bernal R (2010). *Palmas de Colombia. Guía de Campo*. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Genini J, Galetti M, Morellato PC (2009) Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora* 204:131–145.

Hammer O., Harper D Ryan P (2001) Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología* 4(1): 1-9.

Henderson A. (1986) A review of pollination studies in the Palmae. *Bot Rev* 52: 221-259.

Henderson A, Galeano G, Bernal R (1995) *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Hokche D O, Ramírez N (2006). Biología reproductiva y asignación de biomasa floral en *Solanum gardneri* Sendth. (Solanaceae): una especie andromonoica. *Acta Botánica Venezuelica* 29(1):69-88.

IDEAM 2013. Instituto de estudios ambientales datos climáticos 2000 and 2012.

IGAC- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (1984). *Mapa de bosques de Colombia*. Memoria Explicativa. IGAC, INDERENA, CONIF, Bogotá. 201 pp.

Jelínek J (1992) Nitidulidae (Coleoptera) associated with flowers of oil palm, *Elaeis guineensis* (Arecaceae), in Rwanda. *Acta Entomol Bohemoslov* 89: 409-428.

Kirejtshuk A G, Couturier G (2009) Mystropini associated with inflorescence of palm *Ceroxylon quindiuense* from Perú. *Jap J Sys Ent* 15(1): 57–77.

Knudsen JT, Andersson A, Bergman P (1999) Floral scent attraction in *Geonoma macrostachys*, an understory palm of the Amazonian rain forest. *Oikos* 85:409-418.

Küchmeister H, Gottsberger G, Silberbauer-gottsberger I (1992) Pollination biology of *Orbignya spectabilis* a “monoecius” Amazonian palm. In Barthlott W, Nauman C, Schmidtloske C, and Schumann K (Ed). *Animal- plant interaction in tropical environments*, zoologisches forschungsinstitut and museum Alexander Koenig, Bonn, Alemania pp 66-76.

Küchmeister H, Gottsberger G, Silberbauer-gottsberger I (1998) A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 28:217-245.

Labarca M, Portillo E, Portillo A, Morales E. (2009) Estructuras reproductivas y polinización entomófila en tres lotes comerciales de palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) en el estado Zulia, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 26(1):1-22.

Lopera M P, Bernal R, Knudsen JT (2007) Pollination of the endangered palm *Attalea amygdalina* (Arecaceae) in Colombia: Palm–pollinator interactions in a severely altered habitat. In: The ESA (Ecological Society of America)/SER Joint Meeting. San José, California

Mesa L, Galeano G (2013). Usos de las palmas en la Amazonia colombiana. *Caldasia* 35(2): 133-151.

Miller C 2002 Fruit production of the Ungurahua palm (*Oenocarpus bataua*, subsp *bataua* Arecacea) in an indigenous managed reserve. *Econ Bot* 56 (2): 165-176.

Moraes RM, Borchsenius F, Blicher-Mathiesen U (1996). Notes on the biology and uses of the motacú palm (*Attalea phalerata*, Arecaceae) from Bolivia. *Econ Bot* 50: 423–428

Núñez LA, Bernal R, Knudsen JT (2005) Diurnal palm pollination by mystropine beetles: is it weather-related? *Plant Syst Evol* 254, 149–171.

Núñez LA, Rojas R (2008) Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia* 30(1): 99–122.

Núñez LA, Carreño J (2013) Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. In: VII: Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela). Lasso CA, Rial A, González V (Ed). Bogotá D.C. Colombia, pp119-150

Núñez LA (2014). Patrones de asociación entre polinizadores y palmas en Colombia. Con énfasis en palmas de importancia económica. PhD Dissertation, National University of Colombia

Olivares I, Galeano G (2013) Leaf and inflorescence production of the wine palm (*Attalea butyracea*) in the dry Magdalena River Valley, Colombia. *Caldasia* 35 (1): 37-48

Padilha O, Couturier G, Beserra P (2003) Biología da polinização da Palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil *Acta Botânica Brasileira* 17(3): 343–353.

Paniagua-Zambrana NY, Byg A, Svenning J, Moraes M, Grandez C, Balslev H (2007) Diversity of palm uses in the western Amazon *Biodiversity and Conservation* 16:2771–2787.

Pellmyr O (2002) Pollination by animals. In: Herrera CM, Pellmyr O, (ed). *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Science Publishing. Pp 230-257

Pintaud JC (2008) An overview of the taxonomy of *Attalea* (Arecaceae). *Revista Peruana de Biología* 15 (1): 55-63.

Pulgarín N, Bernal R (2004) El potencial de la palma de vino, *Attalea butyracea*, como planta azucarera. in Libro de Resúmenes Tercer Congreso Colombiano de Botánica. Ramírez-Padilla B, Macías-P D, Varona B (ed). Universidad del Cauca, Popayán. Pp. 194-16

Renner S, Ricklefs R (1995) Dioecy and its correlation in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82: 596-606.

Rojas R, Cruz A (2004) Comportamento fenológico da palmeira pataua (*Oenocarpus bataua*) na floresta Adolfo Duck, Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 34:553-558.

StatSoft, Inc. (2013). Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook/>.

Storti EF, Storti F (2002) Biologia floral do inajá-*Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (Arecaceae) em Manaus, Amazonas, Brasil. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér Bot. 18: 275–289.

Schlessman MA, Underwood N, Watkins T, Graceffa LM, Cordray D (2004) Functions of staminate flowers in andromonoecious *Pseudocymopterus montanus* (Apiaceae, Apioideae). Plant Species Biology 19:1-12

Silberbauer-Gottsberger I (1990) Pollination and evolution in palm. Phytion 30: 213-233

Voeks RA (1988) Changing sexual expression of a Brazilian rain forest palm *Attalea funifera* Mart. Biotropica 20:107–113.

Voeks RA (2002) Reproductive ecology of the piassava palm *Attalea funifera* of Bahia Brazil. J Trop Ecol 18:121-136.

Waser N (1986) Flower constancy: definition, cause, and measurement. American Naturalist 127: 593–603.

Waser N (1998) Pollination, angiosperm speciation, and the nature of species boundaries. Oikos 82: 198–201.

Waser N, Chittka M, Price I, Williams M V, Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology 77:1043-1060.

Wilson P, Thompson J (1996) How do flowers diverge? In: Lloyd D, Barrett S (ed), Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants. Chapman & Hall, New York, USA, pp 88–111

2. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia Colombiana

Publicado como : Nuñez, L. A. & J. Carreño. 2013. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. Pp.450. En: VII: Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela). Lasso, C. A., A. Rial y V. González (Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia

Resumen

Presentamos información sobre la fenología reproductiva, la biología floral, el sistema reproductivo, la polinización y la eficiencia reproductiva de una población de *Mauritia flexuosa* en un ecosistema de morichal ubicado en Casanare, Orinoquia de Colombia. La palma de moriche como se conoce localmente es dioica, produce inflorescencias masculinas a lo largo del año y las femeninas de manera estacional pero sincrónica con las masculinas entre abril a octubre. Es visitada por un diverso conjunto de insectos, de los cuales tres grupos son los polinizadores Nitidulidae, Curculionidae (Coleóptera) y Abejas Meliponinae (Apidae) pero con diferencias significativas en la eficiencia. El aroma floral que producen las inflorescencias masculinas y femeninas está compuesto principalmente por Tridecano (70%), Pentadecano (13%,) y el Undecano (8%). Las flores femeninas aunque producen néctar atraen a los polinizadores por mimetismo químico, que se logra por la alta similaridad (95%) en la composición química del aroma floral de los dos tipos de inflorescencias. Dado que *M. flexuosa* es una especie dioica, que no forma frutos por apomixis y la polinización por el viento no ocurre, debe ser considerada como una palma estrictamente xenogámica, con polinización cruzada tipo obligada y dependiente de insectos polinizadores para transportar el polen. El transporte de polen se logra principalmente por la estrecha relación y mutual dependencia que tiene con su

principal polinizador *Mystrops dalmasi* (Nitidulidae, Coleoptera) quien vierte el 91 % del polen. A partir de la información obtenida presentamos un modelo de polinización para *M. flexuosa* en la Orinoquia de Colombia. Modelo generado de la unión del engranaje final de las estrategias, adaptaciones, fenómenos y la relación con polinizadores que se suceden en *M. flexuosa*. Aspectos que por supuesto deben ser evaluados y confirmados para otras localidades en Colombia y en otras áreas de distribución de la palma. La Información sobre biología reproductiva y polinización son clave para los programas de domesticación, manejo y conservación que se proyecten para esta palma dada las posibilidades que nos ofrece.

Introducción

La biología reproductiva de las plantas con flores describe las estrategias de intercambio de gametos o reproducción sexual y evalúa los resultados del éxito biológico alcanzado por las especies en cada periodo reproductivo. Los estudios en este tema deben abordar: la descripción de la morfología floral, la cual permite distinguir cómo se organizan las estructuras reproductivas y las posibles variantes de los morfotipos (Dafni 1992); la fenología reproductiva, en ella se registra el ciclo y los periodos en los que se exponen las estructuras reproductivas (Bawa *et al.* 1985); la biología floral, que permite conocer el momento exacto y la duración de la receptividad de los estigmas, la exposición, viabilidad y longevidad del polen al igual que las características asociadas a la presentación de las recompensas florales (Kearns y Inouye 1993); el sistema reproductivo, que permite evaluar las diferentes alternativas de intercambio génico, el grado de autoincompatibilidad genética y las barreras reproductivas de cada especie (Richards 1986), la ecología de la polinización, por medio de la cual se reconocen el o los mecanismos de transporte de polen ya sea por medios bióticos o abióticos y la relación de la planta con sus polinizadores (Faegri y van der Pijl 1979) y por último, la eficiencia reproductiva en la cual se evalúa el éxito biológico alcanzado a partir de la generación de nuevos propágulos o semillas en cada generación y los efectos que tienen en la adecuación biológica individual y poblacional (Chesson 2000).

Los resultados de los estudios en biología reproductiva son muy importantes porque permiten conocer cómo ocurren los mecanismos del flujo génico y de este modo la diferenciación genética en las poblaciones vegetales (Briggs 1997, Scariot *et al.* 1991).

Igualmente, estos estudios permiten conocer los tiempos en los que ocurren los procesos reproductivos, establecen el grado de asociación y dependencia de los polinizadores por las plantas y de las plantas por los polinizadores (Pellmyr 2002); permiten definir los tiempos de cosecha en especies aprovechadas (Proctor *et al.* 1996) y generan información pertinente para valorar los ecosistemas y los servicios que como el de la polinización proporcionan (Aizen y Chacoff 2009). Así, la suma de toda esta información obtenida permite conocer las condiciones para un entendimiento global de cada una de las especies en su hábitat natural, aspectos que es relevante para realizar planes de aprovechamiento, recuperación, manejo y conservación de las especies en los ecosistemas que las alojan.

Por su riqueza, diversidad, producción de biomasa (hojas, flores y frutos) y función ecológica, las palmas pertenecen a una de las familias de plantas más representativas e importantes en muchos ecosistemas neotropicales en general y de Colombia en particular. La familia está dividida en cinco subfamilias Calamoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae, Arecoideae y Nypoidae. Se estima su diversidad en unos 183 géneros y 2400 especies (Dransfield *et al.* 2008). En Colombia se han registrado 44 géneros que incluyen 231 especies, 33 de ellas endémicas (Galeano y Bernal 2010).

La reproducción de las palmas es un proceso que se lleva a cabo mediante una gran diversidad de mecanismos, que apenas comenzamos a descubrir sin embargo, los estudios en biología reproductiva de palmas son frecuentes y han abordado temas como: biología reproductiva (e.g. Scariot *et al.* 1991, Ervik y Feil 1997, Núñez y Rojas 2008), fenología reproductiva (e.g. De Steven *et al.*, 1987, Peres 1994, Henderson *et al.* 2000, Genini *et al.*, 2008, Rojas y Stiles 2009), biología floral (e.g. Búrquez *et al.* 1987, Borchsenius 1997, Bernal y Ervik 1996) y ecología de la polinización (e.g. Anderson *et al.* 1988, Consiglio y Bournet 2001, Núñez *et al.* 2005, Fava *et al.* 2011).

Mauritia flexuosa de la subfamilia Calamoideae es una de las palmas más representativas de los bosques neotropicales por su densidad, área de distribución, e importancia ecológica, económica y cultural (Henderson *et al.* 1995, Galeano y Bernal 2010). Los trabajos realizados sobre esta especie de palma han abarcado aspectos como: fenología (Urrego 1987), biología floral (Storti 1993), floración y fructificación (Ojeda 1994), demografía (Zea 1997, Manzi y Coomes 2009), biología reproductiva

(Abreu 2001), fructificación (Peres 1994), patrones de caída de frutos y fauna involucrada en procesos de remoción de semillas (Ponce 2002), artrópodos asociados a la copa (Gurgel *et al.* 2006), ecología, manejo y aprovechamiento (Castaño *et al.* 2007, Bonesso *et al.* 2008, Manzi y Coomes 2009), entre otros.

Dada la importancia ecológica, económica y cultural de *Mauritia flexuosa*, es indispensable conocer aspectos de su historia natural, estrategias de reproducción, eficiencia reproductiva y ecología. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo y tema de este capítulo es describir en forma detallada los aspectos de la biología reproductiva y ecología de la polinización de una población natural ubicada en la Orinoquia de Colombia.

Materiales y métodos

Área de estudio.

El estudio lo realizamos en un ecosistema de morichal, en un área aproximada de 25 hectáreas, ubicado en la zona de inundación del río Casanare (5°21'N, 72°17' W), en la vereda Palomas, a 10 km del casco urbano del municipio de Yopal, Casanare, en la Orinoquia de Colombia (Figura1). El área se encuentra en una zona de transición entre bosques de Piedemonte Cordillerano y Sabanas de gramíneas con Bosque de galería en superficies onduladas (IGAC 2009), a una altitud de 245 m. La precipitación promedio anual es de 1453 mm, y se presenta un régimen bimodal con un primer período de bajas lluvias de diciembre a marzo y un período de intensas lluvias de abril a noviembre. La temperatura promedio anual es de 27,8°C.

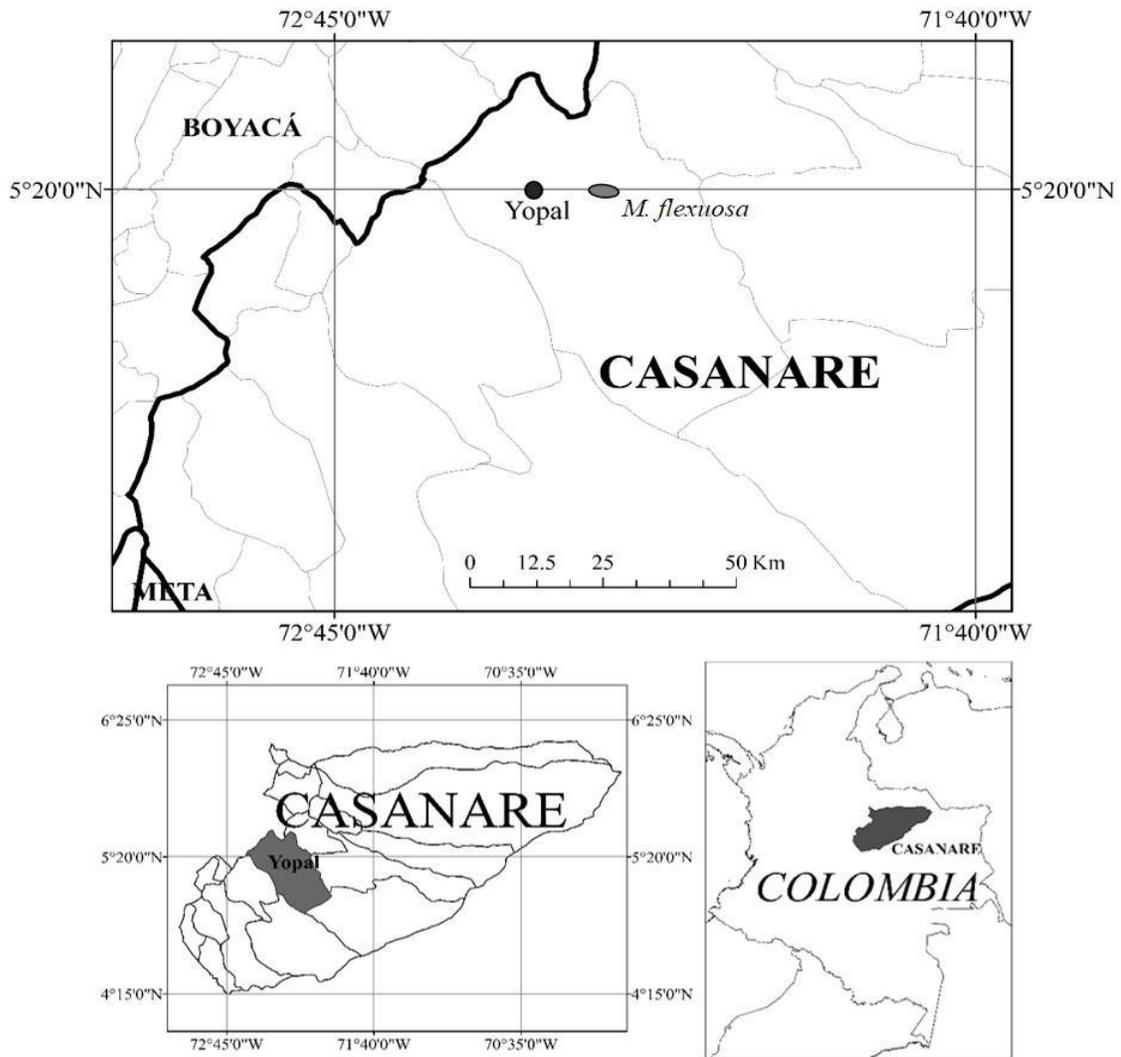


Figura 1. Ubicación del área de estudio

Métodos

Morfología de la inflorescencia. Realizamos la descripción morfológica en 120 individuos de *M. flexuosa*, en los que estudiamos 64 inflorescencias masculinas y 56 femeninas. Contamos el número de ramas y raquillas por inflorescencias, y el número de flores en cada raquilla. Determinamos la disposición de las flores en las raquillas, la longitud de flores masculinas y femeninas. Estimamos el número total de flores por inflorescencia multiplicando el número de flores de cada raquilla por el promedio de raquillas contadas en 104 inflorescencias (64 masculinas y 40 femeninas).

Desarrollo de la inflorescencia. Realizamos el seguimiento de las fases de desarrollo de los dos tipos de inflorescencias; para ello marcamos 55 inflorescencias

masculinas y 42 femeninas, a los cuales les realizamos seguimientos quincenales para observar los cambios morfológicos en cada inflorescencia, desde la emergencia hasta senescencia de las flores masculinas y hasta la caída de los frutos en las inflorescencias femeninas. Registramos cada cambio y el tiempo que tarda cada fase, y generamos un diagrama de fenofases para cada inflorescencia.

Fenología reproductiva. Para determinar la fenología reproductiva de *M. flexuosa* realizamos observaciones continuas a lo largo de 60 meses (5 períodos reproductivos) desde enero de 2007 a diciembre de 2011 a la mayor parte de los individuos de la población. Una vez cada mes, y en cada uno de los tres senderos establecidos previamente y que atravesaban el palmar en tres direcciones distintas, se registraron todos los individuos masculinos y femeninos en cada sendero que presentaban alguna fase reproductiva (emergencia de raquis, inflorescencia en desarrollo, botones florales, flor en antesis, inflorescencia vieja, frutos en formación).

Las observaciones de las fenofases se realizaron desde el suelo con binoculares Vitacom Zoom MC 10-50 x 30, o directamente en las inflorescencias utilizando escaleras de aluminio de 15 m. o con equipo de ascenso en palmas con alturas superiores. Se registraron todos los individuos que florecieron, el tiempo que tardaron en repetir floración, y el número de inflorescencias producidas por palma. Determinamos los períodos, duración e intensidad y la sincronía de la floración en la población. Calculamos la producción mensual de individuos en floración y en fructificación a lo largo de los 60 meses del estudio y calculamos la producción media mensual de individuos en floración y fructificación.

Biología floral. Seguimos el desarrollo de botones florales previamente marcados y de las flores abiertas. Realizamos observaciones directas cada 12 horas desde el momento que inició la antesis hasta cuando terminó la funcionalidad de cada flor, la caída de flores masculinas y el inicio de formación de frutos luego de la polinización de las femeninas. Las variables registradas fueron: hora de antesis, longevidad floral, patrón de floración, presencia de recompensas florales (polen, néctar, entre otros), duración de receptividad estigmática, presentación y longevidad del polen. La receptividad estigmática se evaluó de tres maneras. 1. Observación directa de cambios de coloración y presencia de exudados en estigmas, 2. Indicación de

presencia de peroxidasa a través de pruebas con peróxido de hidrógeno (Kearns y Inouye 1993) y 3. Prueba de colorimetría con Perex Test de Merck (Dafni 1992) el cual se aplicó cada 12 horas y durante toda la fase femenina.

Aromas florales. Colección. Colectamos el aroma floral *in situ*, en dos inflorescencias masculina y dos femeninas. Para la colección del aroma utilizamos la técnica de adsorción “headspace” (Knudsen 1999). Parte de la inflorescencia se aisló con una bolsa de poliacetato y con una bomba de aire conectada a una batería, se succionó y concentró entre 6 y 12 horas el aire y volátiles dentro de tubos de vidrio que contenían una mezcla de Tenax TA 60/80 (25 mg) and Carboxen 1000 60/80 (40 mg). Paralelamente, se tomaron muestras control, de estructuras vegetativas.

Análisis. El análisis de la composición química de los aromas se realizó en el laboratorio de Ingeniería Ambiental de la Universidad de los Andes. El contenido de cada tubo fue diluido con 1.0 ml de éter etílico. La separación de los compuestos volátiles se realizó mediante cromatografía de gases HP-6890 serie II y la definición de los compuestos con espectrofotómetro de masas HP-973 (70 3V). Identificación de compuestos. **Identificación.** La identificación de los compuestos químicos se realizó mediante comparaciones de espectros de masa y tiempos e índices de retención con compuestos de referencia auténticos, e identificaciones tentativas se hicieron por comparaciones con espectros disponibles en librerías de compuestos provenientes de bases de datos. Una vez identificados los compuestos se realizaron comparaciones entre la inflorescencia masculina y femenina.

Recompensas florales. Evaluamos la presencia de néctar en las flores utilizando papel testigo de glucosa Clinistix™ (Bayer AG, Leverkusen, Germany) y la cantidad de néctar se evaluó mediante Refractómetro Leica Oe2000 M 7528L. Estimamos el número de granos de polen por antera en tres anteras por flor de tres individuos (N=9), utilizando un hemacitometro según la técnica descrita por Dafni (1992), y a partir de la estimación calculamos el número de granos por flor e inflorescencia. La presencia de osmóforos y polenkitt la evaluamos usando dilución de rojo neutro sobre las flores y polen aislado al inicio de la antesis (Dafni 1992).

Sistema reproductivo. Realizamos polinizaciones controladas en tres tratamientos 1. Apomixis, sin polinización. 2. Alogamia, polinizando con polen de diferentes palmas masculinas 3. Polinización abierta (control), polinización ocurrida en forma

natural sin intervención. Para cada uno de los tratamientos se aislaron con malla sintética y luego se polinizaron 1000 flores por tratamiento, 20 flores por rama en 5 ramas por inflorescencia (100 flores por inflorescencia) en 10 individuos distintos de *M. flexuosa*. En todos los casos las flores permanecieron aisladas con malla sintética (para impedir que flores y frutos se pierdan) durante el tiempo de desarrollo de los frutos. Cada mes, posterior a la prueba se revisaron y contaron las flores desarrolladas, los frutos formados y los frutos que en desarrollo fueron abortados. Para cada tratamiento se calculó el porcentaje de frutos formados con respecto al número de flores polinizadas. El número de frutos producidos por alogamia se comparó con el número de frutos producidos por polinización natural mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Visitantes florales y polinizadores. Registramos la composición de visitantes florales a lo largo de dos años en 36 inflorescencias masculinas y 36 inflorescencias femeninas, para ello se realizaron colectas de tres inflorescencias masculinas y tres femeninas cada dos meses y por dos años consecutivos. Las colectas se realizaron embolsando parte de la inflorescencia y agitando las ramas para lograr que los insectos cayeran dentro de la bolsa. Este procedimiento lo realizamos tres veces por inflorescencia cada 12 horas el tercer día de iniciada la antesis en las inflorescencias masculinas y el primer día de antesis en las femeninas (periodo donde ocurre la mayor actividad de visita). Para cada uno de los visitantes evaluamos: Abundancia, frecuencia, eficiencia y comportamiento. **Abundancias.** Las abundancias relativas las calculamos como la suma de las abundancias parciales de cada colecta. Categorizamos cada una de las especies de visitantes como **muy abundantes** ^{***}, cuando su número sobrepasaba los 500 individuos, por colecta. **Abundantes** ^{**} cuando las especies presentaban abundancias entre 100 y 450 individuos en cada colecta, **raras** ^{*} cuando las especies presentaban entre 5- 20 individuos luego de reunir abundancias de todas las colectas por inflorescencia. **Esporádicos +**, cuando las especies presentaban 1-4 individuos. **Ausentes** – cuando los visitantes no fue encontrado en alguna de las Inflorescencias.

Frecuencia. Determinamos la participación porcentual del número de individuos de cada especie, en relación al total colectado

$f = (n_i/N) \times 100$ en donde, n_i = Número de individuos de la especie i ; N = Número total de individuos. De acuerdo a los resultados se establecieron tres categorías de frecuencias para cada especie así: 1. Poco frecuente (PF) = especies que se encuentren en $f <$ límite inferior de $IC_{5\%}$, 2. Frecuente (F) = f situado dentro de $IC_{5\%}$ y 3. Muy frecuente (MF) = $f >$ límite superior de $IC_{5\%}$.

Eficiencia. El papel de los visitantes como polinizadores lo evaluamos calculando y comparando la importancia relativa de cada insecto en el flujo de polen que realiza en cada palma, para ello calculamos el índice de valor de importancia de los polinizadores (IVIP) y la importancia relativa de cada polinizador (IRP) asociados a palmas, el cual evalúa la capacidad de transporte de polen, eficiencia y fidelidad de cada insecto, según la metodología descrita en Núñez y Rojas (2008). A partir del (IVIP) se calculó la importancia relativa de cada polinizador (IRP), y de acuerdo al IRP se categorizaron los visitantes en tres grupos: 1. polinizadores principales con alta eficiencia (Pae), 2. polinizadores secundarios con baja eficiencia (Bae) y 3. polinizadores ocasionales (Poc) y 4. Sin participación en la polinización (Nop).

Comportamiento. Evaluamos el comportamiento de los insectos visitantes en 20 inflorescencias de *M. flexuosa* (10 masculinas y 10 femeninas), realizando observaciones directas cada 12 horas durante 3 horas seguidas y hasta la senescencia de flores masculinas y fertilización de flores femeninas. Tuvimos en cuenta la hora de llegada de los visitantes, tiempo de permanencia y salida de las inflorescencias, la actividad realizada dentro de la inflorescencia, recurso aprovechado y el contacto con los estigmas.

Polinización por viento. Para determinar la dispersión de polen y posible polinización anemófila, colocamos 20 trampas para polen sobre 20 palmas distintas (10 palmas masculinas y 10 femeninas). Cada trampa contenía nueve láminas porta objetos recubiertas con vaselina y sostenidas con soportes en tres líneas radiales con ángulo de 90 grados entre ellas (Núñez 1999). Las distancias de ubicación de las trampas a las inflorescencias cambiaron según el sexo. Como en la masculina se trata de evaluar la dispersión de polen éstas se ubicaron a 50, 100 y 150 cm de distancia. En la inflorescencia femenina donde se busca evaluar la posible llegada del polen a las flores, las trampas se ubicaron a 5, 10 y 20 cm de distancia a la

inflorescencia. En los dos casos se dejaron expuestas 24 horas, se retiraron las láminas, se contaron los granos de polen y se determinó diferencias entre granos de polen por distancia y entre fases.

Eficiencia reproductiva. La eficiencia reproductiva natural o aborto de unidades reproductivas se consideró a tres niveles, el número de flores por inflorescencia, el número de frutos por infrutescencia y el número de flores no desarrolladas o abortos. Se escogieron al azar 30 inflorescencias de 30 individuos independientes, se marcaron y se dejó que ocurriera el proceso reproductivo sin ninguna intervención. Comprobada la maduración de los frutos y previo al inicio de la dispersión se colectaron las infrutescencias y se procedió a contar frutos formados y abortos a partir de las cicatrices dejadas por cada flor en la raquilla (previa estandarización de la técnica), el número de flores se calculó a partir de la suma de frutos formados y abortos. La producción de frutos se obtuvo dividiendo los valores promedios de frutos por infrutescencia y flores por inflorescencia (relación fruto/flor).

Resultados

Morfología floral. Las estructuras reproductivas de *M. flexuosa* se agrupan en grandes inflorescencias interfoliarias, coloreadas y olorosas de tipo panícula racemosa, con brácteas tubulares conspicuas a lo largo de todos los ejes. Aunque presenta sexos separados (inflorescencias estaminadas con función masculina e inflorescencias pistiladas con función femeninas en individuos distintos), la estructura morfológica de las inflorescencias masculinas y femeninas sigue un patrón común, con un raquis o rama principal que sostiene ramas secundarias y estas a su vez sostienen raquillas donde se insertan las flores (Figura 2).



Figura 2. Estructura reproductivas *M. flexuosa*. A-C Inflorescencia femenina, A. Inflorescencia, B detalle de una rama, raquilas y botones florales, C. detalle de flor femenina en antesis. D-F. Inflorescencia masculinas D. Inflorescencia masculina, E-Detalle de una rama y de las raquilas, F detalle de flor masculina en antesis.

Una inflorescencia masculina tiene un raquis de $1.8 \text{ m} \pm 0,6$ (SD, $n = 64$) de largo el cual lleva en promedio 36 ± 16 (SD, $n = 64$) ramas de color verde y de hasta 1.2 m de largo, colgantes dispuestas en un solo plano (Figura 1A). Cada rama puede sostener en promedio 38 ± 15 (SD, $n = 124$) raquilas de hasta 5 cm de largo también dispuestas en un solo plano (Figura 2B). Cada raquila sostienen en promedio 97 ± 34 (SD, $n = 354$) botones florales verdes y anaranjados al madurar de hasta 2 cm de

largo (Figura 2B). Las flores masculinas miden entre 0.3-0.6 cm de ancho y 0.4-0,5 cm de largo. Una inflorescencia masculina puede llegar a tener 132.696 ± 24434 (SD, $n = 64$) flores masculinas.

Una inflorescencia femenina tiene un raquis de $1.6 \text{ m} \pm 1.1$ (SD, $n = 56$) de largo el cual presenta en promedio 28 ± 8 (SD, $n = 106$) ramas de color verde y de hasta 1.5 m de largo, colgantes dispuestas en un solo plano (Figura 2A). Cada rama puede sostener en promedio 38 ± 15 (SD, $n = 254$) raquillas de hasta 2 cm de largo (Figura 2B). Cada raquilla sostienen en promedio 3 ± 2 (SD, $n = 402$) botones florales. (Figura 2B). Las flores femeninas miden 1,7-2 cm de ancho y 1.0-1-3cm de largo, de color naranja al madurar, presentan pétalos valvados y gineceo sincárpico (Figura 2C). Una inflorescencia femenina de *M. flexuosa* puede producir 3.192 ± 1434 (SD, $n = 40$) flores femeninas.

Los frutos se encuentran en grandes racimos o infrutescencias (Figura 3A-B) y cada palma puede producir en promedio 4 ± 3 (SD, $n = 623$) infrutescencias (Figura 3A-B). Cada fruto es una drupa, que varía de forma entre oblonga, globosa y elipsoidal revestida por un epicarpio de escamas córneas imbricadas de hasta 6 mm de ancho (Figura 3C), de color rojo o anaranjado, con un tamaño promedio de $5,16 \pm 1,25$ cm de longitud y $3,06 \pm 0,92$ cm de ancho. El peso seco promedio de cada fruto es de $12,14 \pm 1,8$ g, del cual $5,06 \pm 0,68$ g corresponde a la semilla, la cual es de consistencia dura con una longitud de $2,6 \pm 0,23$ cm.



Figura 3. Infrutescencias de *M. flexuosa*. a) Varias infrutescencias por palma, b) detalle de una infrutescencia, c) fruto.

Desarrollo de la inflorescencia. Las inflorescencias masculina y femenina de *M. flexuosa* pasan por varias etapas de desarrollo que se inician desde que emerge cada inflorescencia hasta cuando han cumplido su función reproductiva, que es la de liberar polen en las masculinas y dispersar los frutos en las femeninas (Figura 4-5). El tiempo de desarrollo de una inflorescencia masculina desde que inicia la emergencia del raquis hasta la caída de las flores masculinas es de 104 ± 7 días ($n = 55$), y en las inflorescencias femeninas desde la emergencia del raquis hasta la caída de frutos es de 306 ± 12 días ($n = 42$).

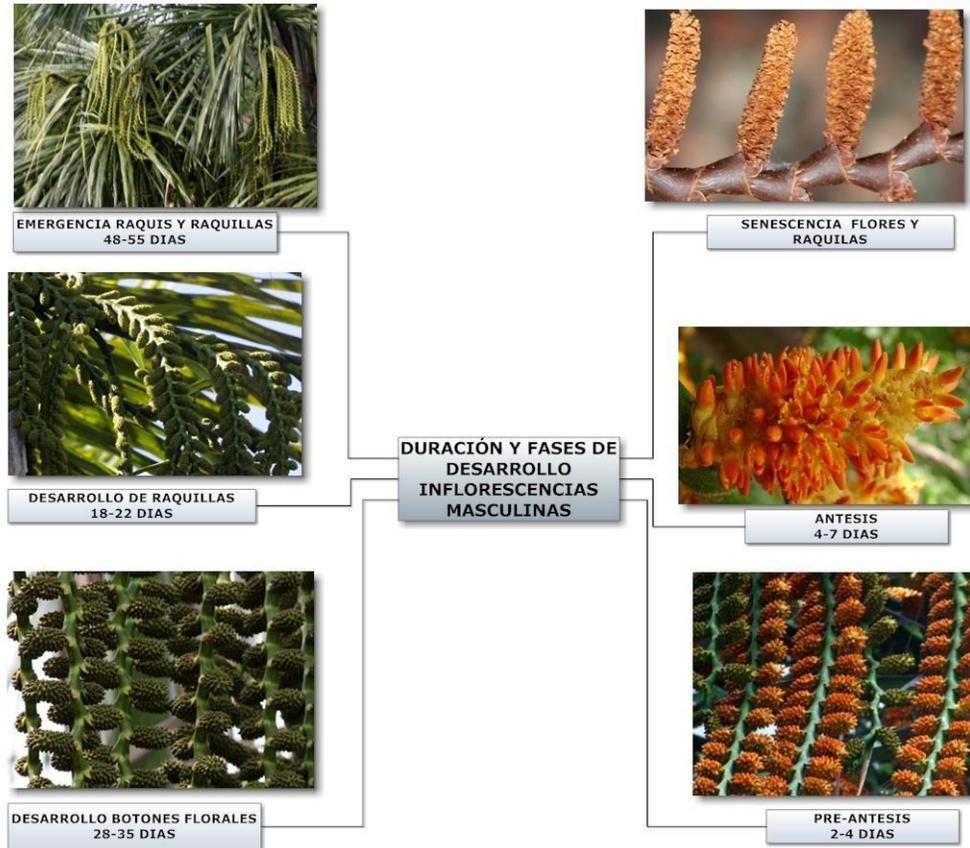


Figura 4. Duración y fases de desarrollo de una inflorescencia masculina de *M. flexuosa*

Emergencia de raquis y ramas: Esta fase de desarrollo inicia desde el momento en que el ápice del raquis floral comienza a ser visible en el interior de la corona, hasta cuando queda totalmente expuesto y se han formado las ramas que contendrá (Figura 4A, 5A). El tiempo que tardó en desarrollarse el raquis y las ramas fue de 18-22 días tanto en las inflorescencias masculinas como femeninas. **Desarrollo de raquillas.** En esta fase emergen las raquillas de entre las brácteas que conforman las ramas en cada inflorescencia, es una de las fases más largas en las inflorescencias flores masculinas, las cuales demoraron 48-55 días, mientras que en las inflorescencias femeninas tan solo demoraron 20-24 días (Figura 4B, 5B). **Desarrollo de botones florales.** Una vez las raquillas se han desarrollado inicia el proceso de formación y maduración de los botones florales, el cual tarda 28-35 días, aproximadamente en inflorescencias masculinas y 45-55 días en las femeninas (Figura 4C, 5C). **Preantesis.** Es una fase corta en la cual las flores han tomado el color característico (rojo-anaranjado); en las flores femeninas los pétalos abren y dejan expuesto el estigma pero este tarda varias horas en iniciar la

receptividad (Figura 4D, 5D). **Antesis.** En esta fase los pétalos de las dos flores abren completamente. En las flores estaminadas las anteras abren y exponen los granos de polen, en las flores pistiladas se inicia la receptividad de los estigmas (Figura 4E, 5E). **Desarrollo y maduración de frutos.** Una vez polinizada la flor inicia la maduración del ovario el cual va tomando la forma de un fruto pequeño, de color verde, el tamaño se incrementa con el paso de los días hasta cuando el fruto ha alcanzado el tamaño final de desarrollo. Desde la polinización, un fruto tarda entre 52-64 días en desarrollarse y entre 155-178 días en madurar (Figura 5 F). **Caída de flores y frutos** En las inflorescencias masculinas una vez caídas todas las flores, toda la inflorescencia y sus partes toma un color café y permanece sobre la palma varios meses o incluso hasta el siguiente evento reproductivo, pues en su interior se completa el ciclo de vida de varias especies de visitantes y de polinizadores. Una vez maduros los frutos inicia la caída estos, lo cual, puede tardar entre 3 a 4 semanas, este proceso se acelera cuando hay visita de fauna (aves, mamíferos) sobre la infrutescencia (Figura 4F, 5G).

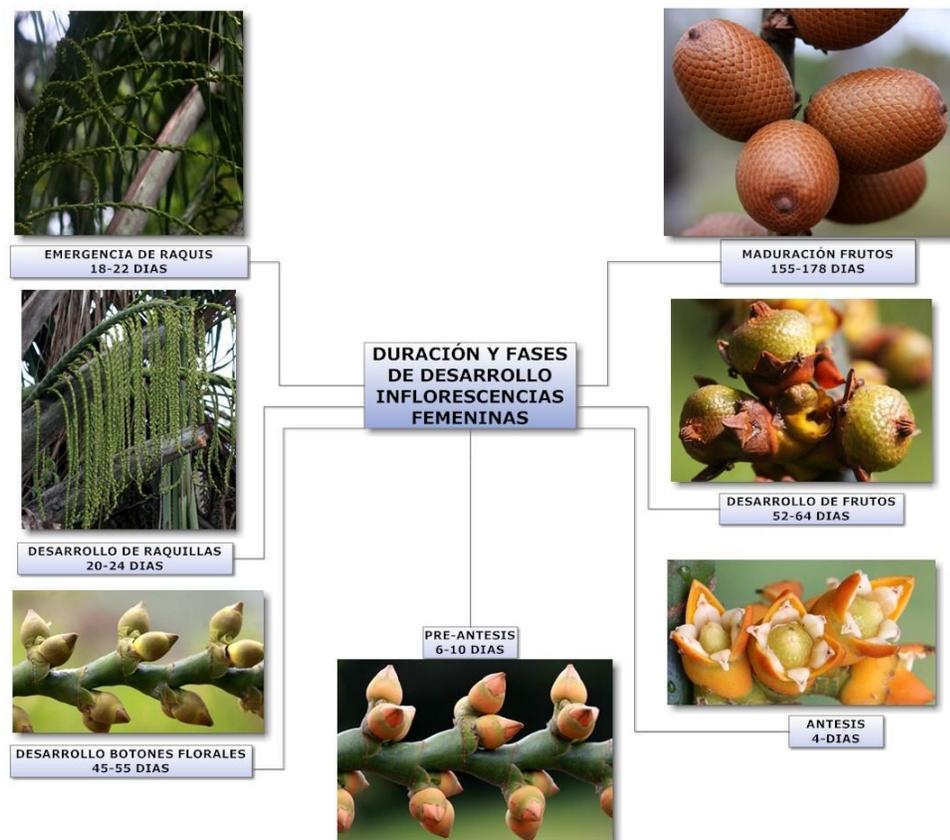


Figura 5. Duración y fases de desarrollo de una inflorescencia femenina de *M. flexuosa*.

Fenología reproductiva. La fenología reproductiva de *M. flexuosa* se caracteriza por presentar variación en los tiempos de producción de inflorescencias masculinas, femeninas y de frutos (Figura 6). La producción de inflorescencias masculinas se mantiene generalmente a lo largo del año. Las inflorescencias femeninas aunque se pueden encontrar algunos individuos a lo largo del año, inician su producción desde el mes de abril hasta octubre y con un pico de producción de junio a septiembre, período que coincide con el de mayor producción de inflorescencias masculinas. Las infrutescencias comienzan a producirse nueve meses después de la primera floración, en el mes de octubre con un pico de producción de febrero a mayo, período que coincide con época de mayo precipitación (Figura 6).

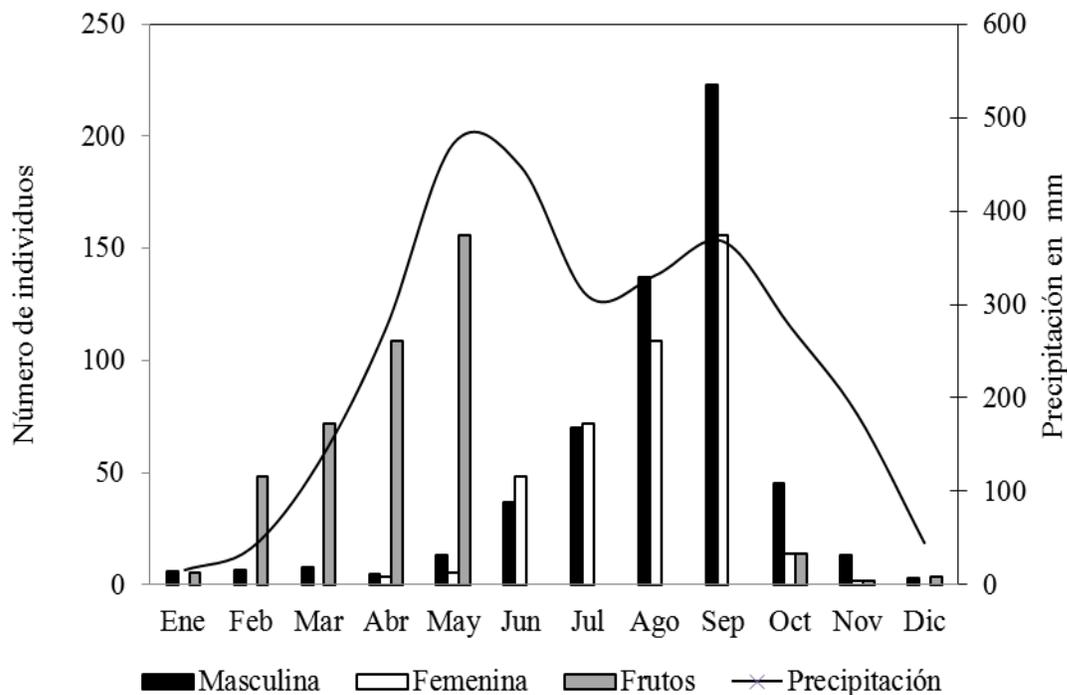


Figura 6. Promedio mensual de individuos masculinos, femeninos en floración y fructificación durante cinco periodos reproductivos 2007-2001 de *M. flexuosa*.

La intensidad de la floración muestra que cada año florece entre un 10-15% de palmas masculinas y femeninas de la población, los individuos van alternando su período reproductivo de manera asincrónica con pocos individuos floreciendo cada año. El 32% de las palmas masculinas florecieron en dos años o períodos reproductivos consecutivos, el 44% florecieron cada dos años y el 24 % cada tres

años. En las palmas femeninas tan solo el 13% florecieron dos años consecutivos, el 51% de las hembras florecieron cada dos años y 26 cada tres años repitieron floración. Un porcentaje alto de individuos no floreció a lo largo del estudio.

La funcionalidad y duración de las estructuras reproductivas de *M. flexuosa* es muy variable tanto en el tipo de flor (masculinas y femeninas) como en la escala de observación ya sea a nivel de la flor, raquilas, inflorescencias, individuos y de la población en general (Figura 7). Una flor masculina dura en antesis hasta 20 horas mientras una flor femenina puede durar hasta dos días. A nivel de la raquila, las flores masculinas presentan un ritmo floración que se extiende hasta por 7 días, mientras las raquilas de las inflorescencias femeninas, que presentan entre una a seis flores pueden estar activas hasta 4 días. Una inflorescencia masculina puede permanecer activa hasta 30 días entre tanto las inflorescencia femeninas pueden terminar la actividad a los 6 días o extenderse hasta 15 días, aspecto que depende de la sincronía en la floración de los botones florales que en ocasiones es altamente sincrónico o en otras ocasiones asincrónico. La duración en floración de cada individuo depende del número y de la sincronía de las inflorescencias que produzca cada uno. El número de inflorescencias por individuo registrado fue entre 4 ± 1 inflorescencias ($n = 855$) en las masculinas y 4 ± 3 inflorescencias ($n = 627$) en las femeninas. Al nivel del individuo las inflorescencias femeninas pueden florecer sincrónicamente con pocos días de diferencia o también pueden ser asincrónicas con alternancia de la floración entre inflorescencias y separación de varios días, de tal forma que cada inflorescencia entra en actividad una vez termina la anterior y así sucesivamente.

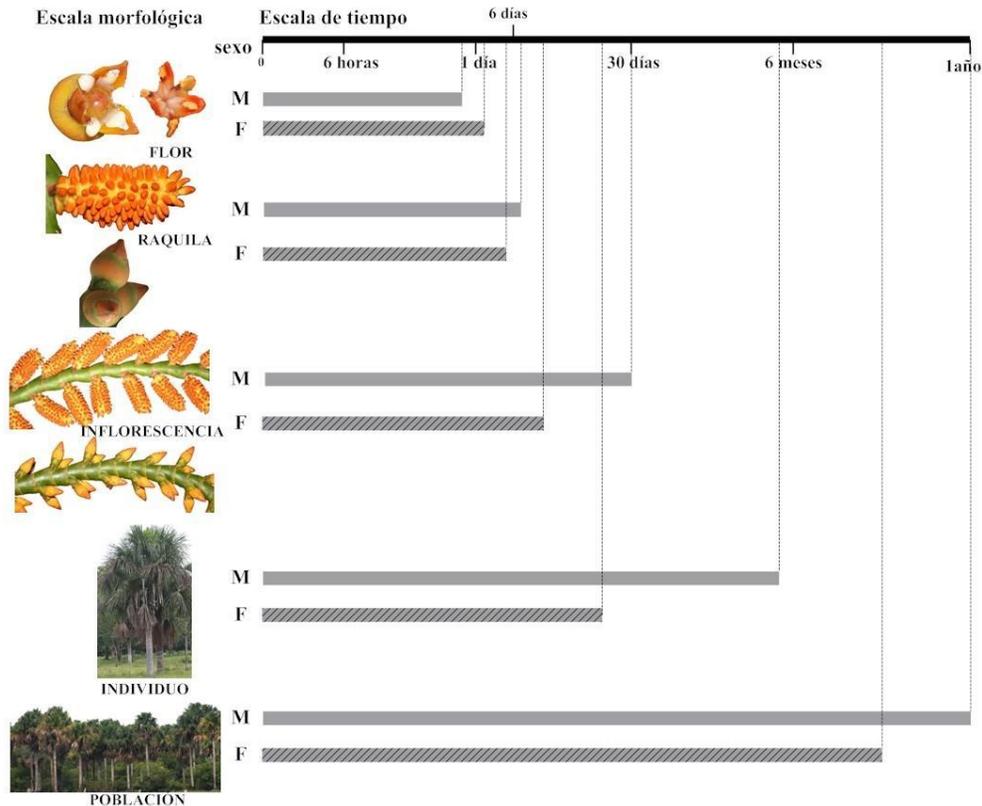


Figura 7. Duración de eventos reproductivos según la escala morfológica en inflorescencia masculina (M) y femenina (F).

El comportamiento reproductivo descrito anteriormente tanto en intensidad como en duración de la actividad reproductiva permite establecer que las inflorescencias masculinas se presentan durante todo el año y las femeninas son estacionales con un pico que coincide con las masculinas pero con la posibilidad de presentar flores en cualquier período del año, de tal forma que permitiría la presencia de frutos a lo largo del año.

Biología floral. La antesis de las flores masculinas ocurrió entre las 16-18 horas; cada flor abierta fue funcional entre 12 y 20 horas, luego entró en senescencia y cayó de la inflorescencia. Al final de la tarde del día siguiente inició la antesis de un nuevo grupo de flores, y hasta por siete días se mantuvo la antesis de flores masculinas y oferta de polen. El ritmo diario de floración en las raquillas de las flores masculinas es sincronizado con pocas flores abiertas del primer al tercer día, con un pico de mayor floración entre el

cuarto al quinto día y con la antesis de las restantes flores entre el sexto y séptimo día. La viabilidad de los granos de polen durante el tiempo de presentación alcanza valores de 93%. Las flores de *M. flexuosa* produjeron en promedio 35.000 de granos polen por antera (n = 45), 210.000 por flor (n = 10), 20.370.000 por raquila y 27.866.160.000 granos de polen por inflorescencia (n =5).

Las flores femeninas entraron en antesis entre las 16-18 horas, pero presentaron un período de preantesis que duró entre 6 y 10 días, dos de los cuales tardó en madurar los estigmas para hacerlos receptivos. Las flores femeninas presentaron un ritmo de floración muy variable, en ocasiones todas las flores abrieron y expusieron los estigmas receptivos coordinadamente, mientras que en otras ocasiones alternaron la antesis tanto a nivel de las raquillas, ramas e incluso en las inflorescencias de una misma palma, y tal asincronía en la floración generó variación en la extensión de la floración y fructificación (Figura7). El volumen promedio de néctar fue de 1,1 $\mu\text{l} \pm 0.7$ con concentración de azúcar de 13% \pm 2.4.

Aromas florales. Las inflorescencias masculinas y femeninas de *M. flexuosa* produjeron un fuerte, agradable y persistente aroma, el cual es perceptible a una distancia considerable de la palma florecida. La intensidad del aroma se relacionó con el número de flores en el bosque y la cantidad de flores en antesis en las inflorescencias, y bajó en intensidad a medida que la flor se hizo más vieja. El análisis químico mostró que el aroma de las inflorescencias masculina y femenina fue similar en un 95% (índice de Sorensen) y que todas las muestras estuvieron conformadas por una mezcla que en promedio contenía 38 \pm 3 (DS, rango 27- 38, n=2) compuestos de los cuales el Tridecano constituyó el 70%, el Pentadecano el 13%, y el Undecano el 8% del aroma en las inflorescencias masculinas. La composición química del aroma floral en las inflorescencias femeninas estuvo conformado por el Tridecano con el 63%, el Pentadecano con el 17%, y el Undecano con el 6%. Los tres compuestos conformaron el 91% y 86% del total de la composición del aroma en las inflorescencias masculinas y femeninas respectivamente.

Sistema reproductivo. Las flores en la prueba de apomixis (agamospermia) no fructificaron exitosamente, demostrando que la especie no es apomíctica. Debido a que *M. flexuosa* es una palma dioica, con una tasa de formación de frutos por alogamia de

67,5% sin diferencias significativas (Prueba de proporciones $Z=0,12$; $P=0,52$) con las pruebas de polinización abierta con 58,4% de frutos formados, indican la xenogamia obligada en esta palma. El 22 y 20% de frutos no formados en las pruebas de alogamia y control respectivamente, indican la tasa de flores que son no funcionales desde el inicio o no fueron polinizadas, y que por lo tanto no se convierten en frutos. Por otra parte el 10 y 21% de los frutos se desarrollaron pero en el proceso fueron abortados y no alcanzaron el desarrollo completo (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados de tratamientos luego de polinizaciones controladas en *M. flexuosa*

Tratamiento	Flores	Frutos formados/%	Nº individuos	Nº frutos no formados/Abortos
Apomixis	1000	0 /0	20	1000/0
Polinización controlada	1000	675/ 67,5%	20	220/105
Control	1000	584 /58,4%	20	200/216

Visitantes florales. Las inflorescencias masculinas de *M. flexuosa* fueron visitadas por 64 especies de insectos y otros artrópodos, mientras las femeninas tan solo por 16 especies (Tabla 2). El Orden Coleoptera fue el más diverso y las familias con el mayor número de especies fueron Curculionidae con 16 especies (Figura 8B-I) y Chrysomelidae con seis especies (Figura 8 J-M), mientras que ocho especies de abejas (Apidae, Meliponinae) visitaron las inflorescencias (Figura 8 Q-S).

Las abundancias de los visitantes tanto en inflorescencias masculinas como femeninas, se caracterizó por tener pocas especies muy abundantes y la gran mayoría de las especies con pocos individuos. En ambos tipos de inflorescencias *Mystrops dalmasi* (Nitidulidae, Coleoptera) fue el más abundante (Figura 8A) con promedios de 1000 insectos por colecta en inflorescencias masculinas y 700 en las femeninas (Figura 9), el resto de los visitantes presentó abundancias que no sobre pasan los 200 individuos y generalmente su actividad y abundancia se concentró en las inflorescencias masculinas.

Figura 8. Visitantes florales de *M. flexuosa* en al Orinoquia de Colombia. a) *Mystrops dalmasi* (Nitidulidae); b-i) Curculionidae; j-m) Chrysomelidae; n-o) Staphylinidae; p) *Discocoris drakei* (Heteroptera); q) *Drosophila* (Díptera) y r-t) Meliponinae (Apidae).

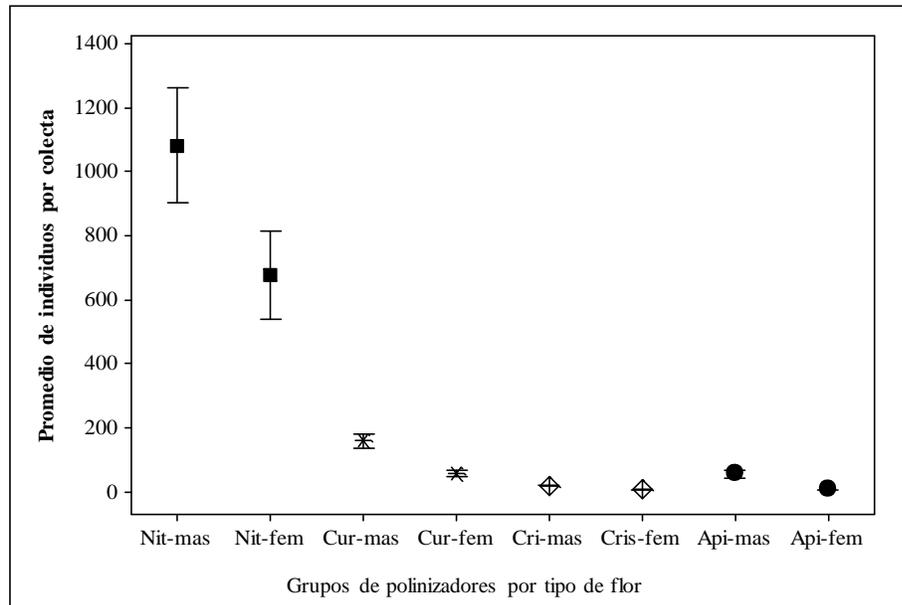


Figura 9. Abundancias relativas por grupo de polinizadores de *Mauritia flexuosa*. Polinizadores y tipo de inflorescencias indicadas como: nitídulidos en inflorescencia masculina (Nit-mas) y femenina (Nit-fem); curculionidos en inflorescencia masculina (Cur-mas) y femenina (Cur-fem); crisomélidos en inflorescencia masculina (Cri-mas) y femenina (Cris-fem); Apidae en inflorescencia masculina (Api-mas) y femenina (Api-fem).

Dado el tamaño de la inflorescencia es muy difícil estimar abundancias reales de cada especie de insecto; sin embargo, las abundancias acumuladas en una inflorescencia de *M. flexuosa* durante el periodo de mayor actividad fue de 1243516 ± 940 (DS, n=4) insectos, de los cuales el 88% correspondió a *Mystrops dalmasi*

La hora de llegada de los visitantes florales fue crepuscular a nocturna (18:30 a 20:00 horas) y coincidió con la hora de apertura de los botones florales y la liberación del aroma floral. A medida que las flores entraban en anthesis, una nube de visitantes con varias especies mezcladas accedía a las flores. Esto se repetía día tras día a lo largo de toda la fase. La gran mayoría de visitantes que llegaron a las inflorescencias masculinas, presentaron comportamientos y aprovechamiento de recursos florales de manera particular. Dependiendo del tipo y cantidad de recompensas que las inflorescencias

ofrecían, los insectos permanecían o abandonaban la inflorescencia. Las recompensas ofrecidas fueron alimento (polen, presas vivas y tejidos florales), ubicación de parejas, y sitios para el desarrollo de sus estados inmaduros.

Tabla 2. Visitantes florales de *M. flexuosa*. Abundancias indicadas como *** muy abundantes (≥ 500 individuos); **abundantes (20-500), *raro (5- 20), + esporádicos (1-5) y – ausente (0). m indica inflorescencia masculina y f indica inflorescencia femenina. Frecuencia indicada como Poco frecuente (PF), Frecuente (F) y Muy frecuente (MF). polinizadores principales con alta eficiencia (Pae), polinizadores secundarios con baja eficiencia (Bae) y polinizadores ocasionales (Poc) y Sin participación en la polinización (Nop).

		Abundancia		Frecuencia		Eficiencia
		m	f	m	f	
ORDEN	FAMILIA/Géneros					
COLEOPTERA						
CARABIDAE						
	Lebini					
	<i>Lebia</i> sp.1	*	-	PF	PF	Nop
CUCUJIDAE						
	<i>Pediacus</i> sp.1	+	-	*	-	PF
CURCULIONIDAE						
Acalyptinae						
	<i>Andranthobius</i> sp. 1	*	*	F	F	Poc
	<i>Celetes</i> sp.1	**	**	MF	MF	Pbe
	<i>Celetes</i> sp.2	**	*	F	F	Pbe
	<i>Phyllotrops</i> sp. 1	*	*	MF	MF	Pbe
	<i>Phytotribus</i> sp. 1	**	**	MF	MF	Pbe
	<i>Phytotribus</i> sp. 2	**	**	MF	MF	Pbe
Baridinae						
	<i>Bondariella</i> sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
	Centrinae Gen 4, sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
	<i>Tonesia</i> sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
	<i>Parisoschoenus expositus</i>	*	*	PF	PF	Pbe
	<i>Parisoschoenus maritimus</i>	*	-	PF	PF	Nop
	<i>Terires</i> sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
Cryptorhynchinae						
	<i>Cryptorhynchus</i> sp.1	*	-	PF	PF	Nop
	<i>Cryptorhynchus</i> sp.2	*	-	PF	PF	Nop
	<i>Eubulus</i> sp.1	*	-	PF	PF	Nop
Rhynchophorinae						
	<i>Mauritinus seferi</i>	+	-	PF	PF	Nop
CHRYSOMELIDAE						
Alticinae						

<i>Longitarsus</i> sp. 1	*	*	F	F	Nop
<i>Longitarsus</i> sp. 2	*	-	F	F	Nop
Gen 2, sp. 1	*	-	PF	PF	Nop
Crptocephalinae					
<i>Sphaeropsis</i> sp. 1	-	-	F	F	Nop
Gen 2, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
Galerucinae					
<i>Monolepta</i> sp. 1	-	-	F	F	Nop
Gen 2, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
NITIDULIDAE					
<i>Mystrops dalmasi</i>	***	***	MF	MF	Pae
Gen 2 sp.1	+	-	PF	PF	Poc
STAPHYLINIDAE					
Staphylininae					
<i>Xanthopygus</i> sp.1	+	-	PF	PF	Nop
<i>Xanthopygus</i> sp.2	+	-	PF	PF	Nop
<i>Aleochara</i> sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
<i>Philonthus</i> sp. 2	+	-	PF	PF	Nop
SCARABAEIDAE					
Dynastinae					
<i>Cyclocephala amazona</i>	+	-	PF	PF	Nop
SCOLYTIDAE					
sp.1	+	-	PF	PF	Nop
SILVANNIDAE					
<i>Silvanus</i> sp.1	+	-	PF	PF	Nop
HYMENOPTERA					
APIDAE					
<i>Apis mellifera scutellata</i>	+	-	PF	PF	Nop
Meliponinae					
<i>Oxytrigona mellicolor</i>	**	*	MF	MF	Pbe
<i>Partamona</i> sp. 1	*	+	F	F	Pbe
<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	*	-	F	F	Nop
<i>Plebeia</i> sp. 1	**	**	MF	MF	Pbe
<i>Plebeia</i> sp. 2	+	-	F	F	Pbe
<i>Plebeia</i> sp. 3	+	-	F	F	Pbe
<i>Trigonisca</i> sp. 1	*	+	PF	PF	Pbe
<i>Trigona amalthea</i>	**	**	MF	MF	Pbe
FORMICIDAE					
sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
sp. 2	+	-	PF	PF	Nop
VESPIDAE					
<i>Protopolybia</i> sp. 3	*	+	PF	PF	Nop
<i>Polybia</i> sp. 1	*	+	PF	PF	Nop
Gen 3, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
DIPTERA					
DROSOPHILIDAE					
<i>Drosophila</i> sp. 1	*	+	F	F	Nop
<i>Drosophila</i> sp. 2	*	+	F	F	Nop

CALLIPHORIDAE						
	sp. 1	+	-	F	F	Nop
	sp. 2	-	-	PF	PF	Nop
CERATOPOGONIDAE						
	sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
PHORIDAE						
	<i>Pericyclopera</i> sp. 1	+	-	F	PF	Nop
HETEROPTERA						
ANTHOCORIDAE						
	<i>Xylocaris</i> sp. 1	*	-	F	F	Nop
MIRIDAE						
	sp. 1	+	-	F	PF	Nop
	Gen 2, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
THAUMASTOCORIDAE						
	<i>Discocoris drakei</i>	**	*	MF	PF	Nop
	<i>Phymata</i> sp. 1	+	-	F	PF	Nop
DERMAPTERA						
CARCINOPHORIDAE						
	<i>Euborellia</i> sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
ARACNIDA						
THOMISIDAE						
	<i>Diaea</i> sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
SALTICIDAE						
	Gen 1, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop
	Gen 2, sp. 1	+	-	PF	PF	Nop

En las inflorescencias femeninas el comportamiento de los visitantes varió en la permanencia y la actividad en la inflorescencia. La hora de llegada fue similar entre las 18:30 a 20:00 horas y la nube de visitantes correspondió a *Mystrops dalmasi* y a varias especies de Curculionidae. Estos insectos accedían a las flores y tenían contacto con los estigmas pero abandonaban la flor al no encontrar recompensa; algunos de ellos se concentraban en los estaminoidios por unos segundo y nuevamente volaban hacia otra flor, comportamiento que se repetía durante varias horas hasta que abandonaban la inflorescencia definitivamente. Algunas especies que visitaron las inflorescencias en bajos números, permanecían en las flores consumiendo néctar y parte del tejido de los estaminoidios. Al día siguiente de iniciada la antesis pocas abejas visitaban las flores femeninas, algunas volaban sobre las flores, se posaban sobre los estaminoidios y eventualmente tocaban los estigmas; también se acercaban a la base de los pétalos donde se encuentra el néctar y con mucha frecuencia se acercaban a la base de la flor donde colectaban una secreción a manera de látex transparente. En las inflorescencias femeninas la actividad era muy baja la mayor parte del tiempo, contrario a la gran

actividad en las inflorescencias masculinas incluso cuando ya se habían caído las últimas flores.

Tabla 3. Valores del índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa (IRIP) como polinizador para los visitantes de *M. flexuosa*. Valores calculados a partir de abundancias relativas en fase femenina (AB), capacidad de transporte de polen (CTP), eficiencia en transporte de polen (ETP), constancia (C) y fidelidad (F).

	AB	CTP	ETP	C	F	IVIP	IRIP
<i>Mystrops dalmasi</i>	1234	678	69344	1	1	5,80E+10	91,5
<i>Phytotribus</i> sp. 1	150	349	25678	1	1	1344243300	2,1
<i>Phyllotrops</i> sp. 1	146	346	21567	1	1	1952236650	1,7
<i>Celetes</i> sp. 1	156	567	7893	1	1	838802423	1,1
<i>Trigona amalthea</i>	76	3456	23456	0,33	1	1337184024	3,2
<i>Celetes</i> sp.2	57	235	3453	1	1	26575146	0,07
<i>Andranthobius</i> sp. 1	150	45	890	1	0,33	7875271,8	0,003
<i>Phytotribus</i> sp. 2	125	25	197	0,66	0,33	134083,125	2,00E-04
<i>Parisoschoenus expositus</i>	138	669	1437	0,91	0,5	60363354,87	0,095
<i>Oxytrigona</i> sp. 1	93	456	1751	0,75	0,5	27846153	0,04
<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	48	678	1234	0,66	0,5	11256537,6	0,02
<i>Longitarsus</i> sp. 1	20	146	113	0,5	0,33	54443,4	8,00E-04
<i>Plebeia</i> sp. 2	18	657	1234	0,41	0,5	361317,42	0,0047
<i>Plebeia</i> sp. 3	25	152	985	0,25	1	128250	1,40E-03
<i>Trigonisca</i> sp. 1	20	432	1567	0,58	0,5	3468,4	6,10E-03
<i>Protopolybia</i> sp. 3	15	238	42	0,58	0,33	8199,576	4,28E-06

La eficiencia en el transporte de polen por parte de los insectos que visitan las flores de *M. flexuosa* fue muy diferente entre especies y grupos de insectos (Tabla 3). La importancia relativa de cada insecto como polinizador (IRIP) muestra que de las 64 especies de insectos que acceden a las inflorescencias masculinas, tan solo 16 llegan a las femeninas, 10 llegan con polen y tan solo *Mystrops dalmasi*, *Phytotribus* sp. 1, *Phyllotrops* sp. 1, *Celetes* sp. 1 y *Trigona amalthea* participaron en la polinización.

Mystrops dalmasi (Nitidulidae) transportó cerca del 91 % del polen, varias especies de Curculionidae (*Phytotribus* sp. 1, *Celetes* sp. 1, *Phyllotrops* sp.1) tan solo transportaron el 5% y las Abejas meliponinas transportan tan solo el 4% (Tabla 3). Por lo tanto, *Mystrops dalmasi* es el principal polinizador, varias especies de Curculionidae son polinizadores secundarios pero con baja eficiencia y las abejas meliponinas (Apidae) son polinizadores eventuales de *M. flexuosa*.

Polinización por viento. Puede haber dispersión de polen pero no a grandes distancias, ya que solo encontramos polen en las trampas colocadas a 50 cm y 100 cm de distancia de las inflorescencias masculinas. Se contabilizó un total de 2356 granos (35 láminas). Las láminas colocadas a 50 cm contenían el 68%, de los granos de polen, mientras que las colocadas a 1 m de distancia contenían el 21%, y el restante 11% se encontró en las láminas colocadas a 1,5 metros. En las trampas colocadas cerca de inflorescencias femeninas se contabilizaron 350 granos distribuidos en 15 láminas.

El bajo número de trampas con polen en las inflorescencias femeninas, la baja concentración de polen hallado en todas las trampas y la poca distancia de desplazamiento de la fuente de polen, sugieren que la polinización por viento en *M. flexuosa* no ocurre y que factores como la presencia de polenkitt, la ubicación de las inflorescencias y flores que impedirían la recepción de polen hacen que la anemofilia sea improbable.

Eficiencia reproductiva. El número de flores producidas por inflorescencia varió entre 814 y 3753, de las cuales en promedio 875 ± 273 (DS, Rango 412-1652, n=30) se convirtieron en frutos viables. En promedio 1006 ± 671 (DS, Rango 256-3032, n=30) flores no se desarrollaron o se abortaron en el proceso de desarrollo (Figura 10). La eficiencia reproductiva relativa o proporción de frutos formados por inflorescencia fue 46.2 lo cual indica un estado intermedio de eficiencia.

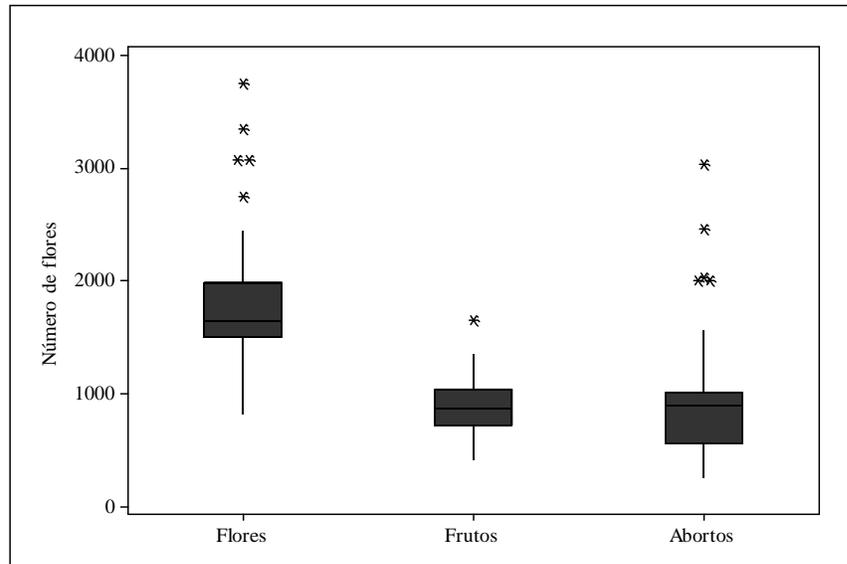


Figura 10. Eficiencia reproductiva de *M. flexuosa* a partir de la relación flores formadas y frutos producidos

Discusión

Debido a que *M. flexuosa* es una especie dioica, que no forma frutos por apomixis y la polinización por el viento no ocurre, debe ser considerada como una planta con un sistema reproductivo estrictamente xenogámico, con polinización cruzada tipo obligada y dependiente de insectos para transportar y depositar el polen necesario que fertilice la cantidad de flores que produce cada inflorescencia.

La dependencia que tienen las plantas diocas por polinizadores es un factor crítico en el éxito reproductivo de este tipo de plantas (Renner y Rickefs 1995, Weiblen *et al.* 2000) y por lo tanto la atracción, compensación y mantenimiento de polinizadores se convierte en una exigencia obligatoria si se quiere asegurar la reproducción. En el caso de *M. flexuosa* el servicio de la polinización parece estar asegurado dado el alto número de insectos que visitan sus flores (Tabla 2); sin embargo nuestros resultados muestran que pocas especies participan realmente en la polinización (Tabla3), básicamente porque la actividad de la mayoría de insectos se centra en las flores masculinas en donde encuentran gran cantidad de polen, principal recompensa de la palma y no visitan las flores femeninas o lo hacen en muy bajo número. Este caso de alta diversidad de visitantes pero con poca participación en la polinización es uno de los fenómenos que

caracteriza las palmas tropicales y ha sido ampliamente documentado (e.g. Búrquez *et al.* 1987, Anderson *et al.* 1988, Ervik 1995, Küchmeister *et al.* 1998, Núñez *et al.* 2005, Núñez y Rojas 2008, Fava *et al.* 2011).

La polinización por insectos en *M. flexuosa* ha sido considerada ya en trabajos previos (Storti 1993, Ervik 1993, Abreu 2001); sin embargo, el tipo de polinizador era tema sin resolver, básicamente porque se ha planteado un grupo distinto por cada zona donde se ha estudiado la palma. Es así como Storti (1993) en un trabajo en Brasil planteó que tres grupos de coleópteros de las familias Nitidulidae, Curculionidae y Cucujidae fueron los polinizadores, mientras que Ervik (1993) en Ecuador, consideró que varias especies de coleópteros de la familia Chrysomelidae fueron los polinizadores; por su parte Abreu (2001) en una segunda localidad de Brasil planteó que varias especies de Apidae, Meliponinae fueron los principales polinizadores.

Nuestros resultados concuerdan con la presencia y participación de la mayoría de los grupos de insectos propuestos, pero luego de cuantificar el papel como polinizadores (IVIP-Tabla 3), encontramos que hay diferencias significativas en la eficiencia, y por tanto en la importancia que tiene cada grupo para la reproducción de la palma. Los resultados muestran a *Mystrops dalmasi* (Nitidulidae) como el principal polinizador al transportar el 91 % del polen, seguido de varias especies de Curculionidae con el 5% (*Phytotribus* sp. 1, *Celetes* sp. 1, *Phyllotrops* sp.1) y las Abejas meliponinas con el 4% restante (Tabla 3). En este estudio no encontramos participación significativa de las especies de Chrysomelidae en la polinización de *M. flexuosa*, reportados previamente (Ervik 1993).

Resulta un poco extraña la baja eficiencia de las abejas meliponinas en la polinización de *M. flexuosa*, especialmente si se tiene en cuenta que esta palma presenta néctar como recompensa. El néctar es uno de los principales factores que determina la existencia de síndrome de polinización por abejas o melitofilia (Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberger 1990). La explicación para la baja eficiencia podría estar relacionada con el hecho de que la hora de antesis de los dos tipos de flores (macho y hembra) es crepuscular, horario en el que la actividad de las abejas disminuye, y la antesis crepuscular junto con la biología floral nocturna son factores selectivos que reduce la importancia de las abejas como polinizadores de palmas (Silberbauer-Gottsberger 1990). De igual manera, las abejas presentaron abundancias muy bajas en las inflorescencias

femeninas (Figura 9), y la actividad estuvo asociada principalmente a la colecta de polen en las flores masculinas y a la colecta de látex, aspecto este último o también observado por Khorsand (2011) sobre inflorescencias de *M. flexuosa* en Brasil.

Debido a que *M. flexuosa* evidencia una serie de atributos florales asociados al tipo de polinización por coleópteros (antesis crepuscular o nocturna, antesis corta, polen como principal recompensa, liberación de aromas, alta similaridad en la composición de los aromas entre tipos de flores y predominio de pocos compuestos químicos en el aroma floral) y como evidentemente es polinizada por coleópteros (Nitidulidae y Curculionidae) esta palma se puede clasificar dentro del grupo de palmas con síndrome de polinización Cantarofilia, que es el tipo de polinización más importante tanto en palmas monoicas como dioicas (Henderson 1986, 2002,), y el más reportado en los estudios de polinización de palmas tropicales (Barfod *et. al* 2011).

La polinización por coleópteros en palmas es la más frecuente, en parte gracias a la alta diversidad de especies de la tribus Mystropini (Nitidulidae) y de Acalyptini (Curculionidae) íntimamente asociadas y generalmente relacionadas de manera exclusiva a cada palma. Tal asociación conlleva al establecimiento de una relación de dependencia mutua o mutualismo obligado entre cada palma y su polinizador. En dicho mutualismo los polinizadores necesitan de la palma que hospedan para obtener alimentación, encontrar pareja, realizar su ciclo de vida, mientras que para la palma, el beneficio de tener una relación estrecha con el polinizador asegura su fidelidad, constancia y la eficiencia en el traspazo del polen necesario para lograr su reproducción

El papel de los insectos Mystropini (Nitidulidae) y de Acalyptini (Curculionidae) en la polinización de palmas ha sido ampliamente demostrada, ya sea actuando como polinizadores principales, secundarios o copolinizadores (Listabarth 1996, Ervik *et. al* 1995, Búrquez *et al.* 1987, Núñez *et al.* 2005). Sin embargo, en la medida que se incrementan los estudios detallados de reproducción en palmas tropicales, son las especies del género *Mystrops* las que toman mayor relevancia e importancia como polinizadores de palmas. Cada vez aparecen nuevos casos como el que aquí presentamos en el que una o varias especies de *Mystrops* son los polinizadores más importantes y en algunos casos los responsables exclusivos del movimiento de polen en cada palma e.g., *Mystrops* sp. nov A en *Attalea allenii* y *Mystrops* sp. nov B en *Wettinia*

quinaria (Núñez *et al.* 2005), *Mystrops cercus* en *Manicaria saccifera* (Copete *et al.* 2011) y *Mystrops* sp. en *Wettinia kalbreyeri* (Lara 2011)

Estudios complementarios en polinización y visitantes florales de *M. flexuosa* que hemos realizado en otras zonas de la Orinoquia y en varias localidades de la Amazonia de Colombia (Núñez *et al.* datos sin publicar) muestran el mismo comportamiento, grado de asociación e importancia de *Mystrops dalmasi* con su palma hospedera. Esto evidencia un mutualismo que al parecer no solo ocurre en Colombia sino que se repite a lo largo del rango de distribución de la palma, ya que este polinizador ha sido encontrado también en Venezuela y en varias localidades de Brasil y Perú (Kirejtshuk y Couturier 2010).

En consecuencia, atributos como constancia en la visita, especificidad, eficiencia en transporte de polen y presencia de la asociación en el amplio rango de distribución, son evidencia de peso para reconocer la íntima asociación, la importancia en la polinización, la dependencia mutua y por supuesto la especialización entre *Mystrops dalmasi* y las flores de *M. flexuosa*. La especialización entre especies de *Mystrops* y palmas ha sido sugerida y reconocida en otras contribuciones (Henderson 1986, Silberbauer y Gottsberger 1990, Jelínek 1992, Ervik 1993, Kirejtshuk 1997, Henderson 2002, Núñez *et al.* 2005, Nuñez 2007, Kirejtshuk y Coututier 2010)

Los mecanismos asociados al flujo de polen en *M. flexuosa* se dan de manera coordinada, con una clara separación de funciones entre machos y hembras, conducentes a atraer y mantener a *Mystrops dalmasi*, su principal polinizador y con ello asegurar el éxito en la reproducción. La suma de varios factores en cada tipo de inflorescencia, el nivel de intensidad con que ocurren y la secuencia ordenada de los mecanismos que intervienen en la polinización nos permiten plantear un modelo general de polinización para *M. flexuosa* (Figura 11). En este modelo se muestra claramente como en la polinización de *M. flexuosa* el papel de las palmas masculinas está relacionado directamente con la atracción y mantenimiento de polinizadores, y para lograr esto, la función masculina es intensa (producción de gran cantidad de polen) y extensa (flores durante todo el año). El alargamiento de los períodos de producción de machos en plantas diocas es un fenómeno común en este tipo de plantas (Bawa 1980) y en *M. flexuosa* parece estar asegurado dado el tamaño de las inflorescencias, la cantidad

de inflorescencias producidas por individuo y la forma asincrónica en la floración (Figura 7).

Por otra parte, el papel de las flores femeninas está relacionado exclusivamente en lograr atraer a los polinizadores y asegurar con ello que los insectos depositen los granos de polen en los estigmas de cada flor en el momento y en la cantidad adecuada. Para ello el aroma floral juega un papel fundamental, y el mecanismo de atracción de los polinizadores se conoce como mimetismo químico y es muy frecuente en palmas (Knudsen y Tollsten. 1993, Borchsenius 1997, Knudsen 1999, Ervik *et al.* 1999, Knudsen *et al.* 1999, Núñez *et al.* 2005, Nuñez 2007, Nuñez y Rojas 2008).

El mimetismo químico es un mecanismo en el cual las inflorescencias femeninas imitan el aroma floral de las masculinas. En el caso de *M. flexuosa* no hay problema para que ocurra el engaño dada la similaridad de los aromas del 95% en los dos tipos de inflorescencias. El mecanismo es simple pero muy eficiente y se puede explicar así: dado que existe alta dependencia de los polinizadores por las inflorescencias masculinas y los insectos reconocen el aroma, el cual al ser liberado les da información de la ubicación de la inflorescencia, las inflorescencias femeninas con tan solo imitar ese aroma aseguran la llegada de gran cantidad de insectos que acceden a la inflorescencia engañados y esperando encontrar polen y demás recompensa. Una vez han llegado a la fuente del aroma los insectos recorren la inflorescencia y se posan en las flores e involuntariamente depositan el polen sobre los estigmas, al no encontrar recompensa alguna abandonan la inflorescencia pero ya han dejado el polen sobre los estigmas y se inicia el proceso de fertilización.

Figura 11. Modelo general polinización en *Mauritia flexuosa*.

Otra adaptación importante que se presenta en *M. flexuosa* y que acompaña la atracción de los polinizadores por mimetismo químico explicada anteriormente, la encontramos en la coincidencia en el período e intensidad de producción de inflorescencias masculinas y femeninas en la zona (Figura 6). La coincidencia en número y duración de las inflorescencias de los dos sexos limita las barreras del flujo de polen y aumenta la eficiencia en su transferencia debido a que el insecto encuentra más rápidamente la inflorescencia disminuyendo el gasto energético por desplazamientos en los períodos de poca producción. De igual manera, un número alto de inflorescencias y en proporciones

por igual (macho y hembra), aumenta la probabilidad de éxito reproductivo debido a que el insecto cargado con polen tiene la misma probabilidad de ser engañado, es decir de llegar a una inflorescencia femenina y depositar el polen o ser atraído a una inflorescencia masculina donde será recompensado con gran cantidad de polen y demás beneficios que allí encuentra.

Debido a que este es el primer estudio en *M. flexuosa* que integran todos los aspectos de la biología reproductiva y ecología de la polinización, no sabemos con certeza qué tan común o qué tanto se repiten las estrategias reproductivas observadas aquí en la población de *M. flexuosa* en la Orinoquia de Colombia. Tan solo hay varios trabajos que aportan información sobre fenología reproductiva y que al compararlos con nuestros resultados, encontramos que los períodos de producción de las estructuras reproductivas son diferentes (Tabla5). Los

Tabla 4. Comparación de meses de producción de inflorescencias y fructificación de *Mauritia flexuosa* en Suramérica. El tiempo de ocurrencia de cada estructura reproductiva (inflorescencia masculina, femenina y frutos) se subraya con un color diferente, T= tiempo de evaluación, Sexo es indicado como ♂ inflorescencia masculina y ♀ inflorescencia femenina, N° = número de palmas evaluadas en cada estudio.

País	localidad	Sexo	T	N°	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Referencia
Bolivia	Iturrealde 12°30'S- 67°30'W	♂	12	10	■											■	Cabrera y Wallace 2007
		♀			■										■		
		F															
Brasil	Uberlandia 18°57'S- 48°14'W	♂	24	32				■	■								Abreu 2001
		♀		39				■	■								
		F															
Brasil	Manaus 3°08'S- 60°00'W	♂	12	36				■	■	■							Storti 1993
		♀															
		F															
Colombia	Caquetá 0°37'S- 72°20'W	♂	9	40							■	■					Urrego 1987
		♀															
		F															
		♂			■											Núñez en	

Colombia	Casanare 5°21'N72°17'W	♀	60	10 00	[Bar chart showing flowering patterns for Colombia]												este trabajo
		F															
Ecuador	Provincia Napo 0°16'S-77°41'W	♂	12	36	[Bar chart showing flowering patterns for Ecuador]												Ervik 1993
		♀		22													
		F															
Ecuador	Amazonia	♂	12		[Bar chart showing flowering patterns for Ecuador]												Ojeda 1987
		♀															
		F															
Perú	Loreto 4°32'S-73°33'W	♂	12	30	[Bar chart showing flowering patterns for Perú]												Reynel et al. 2003
		♀															
		F															
Venezuela	Estado Guarico 65°22'W8°23'N	♂	24	44	[Bar chart showing flowering patterns for Venezuela]												Heinen y Ruddle 1974

patrones de floración y fructificación de *M. flexuosa* son es muy variables y cambian según la localidad. La duda que persiste es si tal variación es debida a un efecto de los factores ambientales locales o es el efecto del tipo de muestreo. Durante décadas, los estudios de fenología en palmas se han seguido la metodología de Fournier (1974) o muy parecidas, desarrollada fundamentalmente para árboles con pocos individuos. Sin embargo, esta metodología parece no ser muy útil cuando se trata de entender y de explicar los patrones fenológicos, que podrían estar más correlacionados con el tipo de polinizador que con los factores ambientales. Lo que sugerimos es que se deben monitorear el mayor número de individuos de la población por que solamente así podremos distinguir las estrategias que tienen cada especie de palma para mantener sus polinizadores. De esta manera, también se podría evitar una incongruencia muy frecuente y en varias especies de palmas, en la cual que se plantea estacionalidad en la producción de flores femeninas pero producción de frutos a lo largo del año.

Como se evidenció en este trabajo, la especialización en los sistemas de polinización puede asegurar la polinización de una manera eficiente (Figura 11); sin embargo, estos sistemas son más vulnerables ante acciones antrópicas que los no especializados, por lo que es indispensable prestar atención y continuar haciendo monitoreos sobre los

mecanismos y procesos que conllevan a la polinización y reproducción de esta importante palma. Por otro lado, el engranaje final de las estrategias, adaptaciones, fenómenos y relación con polinizadores que ocurren en *M. flexuosa* puede cambiar según las circunstancias a las que estén sometidas las especies por lo cual, es importante reproducir este tipo de trabajos en el mayor número posible de localidades y por varios períodos reproductivos. Solo así se podrán tener suficientes herramientas para los cada vez más necesarios programas de domesticación, manejo y conservación de esta palma tan importante para todos los ecosistemas donde crece.

AGRADECIMIENTOS

Estamos muy agradecidos de Gloria Galeano por comentarios y revisión crítica al documento. Al gran número de estudiantes ahora biólogos que nos acompañaron en las largas jornadas de trabajo de campo, especialmente a Sofía Mesa, Luis Romero, Luis Fernando López y Marcela González, Amalia Barchilon. Agradecemos a los entomólogos Nazly Wilches (Apidae), Diego campos (Vespidae), Jhon C. Neita (Dynastidae) por la ayuda en la identificación de los visitantes. A Jorge prieto y su familia por permitirnos acceder al área de estudio morichal de su propiedad.

LITERATURA CITADA

- Abreu, S. A. 2001. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* L. (Arecaceae) em Vereda no Municipio de Uberlândia-MG. Dissertação de Mestrado em Ecología e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia. 355p.
- Anderson, A., B. Overal y A. Henderson. 1988. Pollination ecology of a forest dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart) in Northern Brazil. *Biotropica* 20:192-205
- Aizen, M. y N. Chacoff. 2009. Las interacciones planta-animal como servicio ecosistémico: el caso del mutualismo de polinización. En: (Medel, R, M.A. Aizen y R. Zamora) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Pp. 315-330. Editorial Universitaria, Chile.
- Barfod A., M. Hagen y F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*. 108: 1503-1516
- Bawa, K., S. Bullock, D. Perry, R. Coville y M. Grayum. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. pollination systems. *American Journal of Botany*. 72: 346-356.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:15-39

- Bernal, R. y F. Ervik. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation to Staphylinid beetles. *Biotropica* 28: 682-696
- Briggs, D. y S. Walters. 1997. Plant variation and evolution. 3rd Edition. Cambridge University Press. Cambridge
- Bonesso S. M., S. Belloni y I. Benedetti. 2008. Harvesting Effects and Population Ecology of the Buriti Palm (*Mauritia flexuosa* L. f., Arecaceae) in the Jalapão Region, Central Brazil. *Economic Botany* 62(2): 171-181.
- Borchsenius F. 1997. Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. *sodiroidi* (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 208: 187–196.
- Búrquez, A., A. Sarukhan y A. Pedraza. 1987. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 94: 407-419
- Cabrera H, y R. Wallace. 2007. Patrones fenológicos de ocho especies de palmeras en el bosque amazónico de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 21: 1-18
- Castañón N, Cárdenas y D, Octavo E. Editores. 2007 *Ecología, aprovechamiento y manejo sostenible de nueve especies de plantas del departamento del Amazonas, generadoras de productos maderables y no maderables*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchí, Corporación para el Desarrollo Sostenible del Sur de la Amazonia, Corpoamazonía. Bogotá, Colombia.
- Chesson, P 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.
- Consiglio T. y G. Bournet. 2001. Pollination and breeding system of a neotropical palm *Astrocaryum vulgare* in Guyana: a test of the predictability of syndromes. *Journal of tropical ecology* 17: 577-592
- Copete J., D. Mosquera y L. A. Nuñez. 2011. Ecología de la polinización de la palma *Manicaria saccifera* (Gaertn). Un caso de mutualismo obligado Palma-Polinizador. En Libro de resúmenes. Simposio internacional "impacto de la cosecha de palmas en los bosques tropicales". Agosto 5-12 de 2011. Leticia-Colombia
- Dafni, A.1992. *Pollination Ecology. A practical approach*. Oxford University Press, Oxford
- De Steven, D., D. Windsor, F. Putz, y B. de León. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*. 19: 342-356.
- Dransfield J., N. Uhl, C. Asmussen, W. Baker, M. Harley y C. Lewis. 2008. *Genera Palmarum, the evolution and classification of palms*. Richmond (UK): Royal Botanic Gardens, Kew. 610p.
- Ervik, F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* (Calamoideae) and *Aphandra natalia* in Ecuador (Phytelephantoideae). Pages 7-12 in W. Barthlott, C. Naumann, C. Schmidt –Loske y K. Schuchmann (eds). *Animal- plant Interactions in Tropical Environments*. Zoologisches
- Ervik, F. 1995. Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. PhD thesis, University of Aarhus, Denmark.
- Ervik F. y J. Feil 1997. Reproductive biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. *Biotropica* 29: 309–317.

- Ervik, F., L. Tollsten y J. T. Knudsen. 1999. Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution* 217: 279-297.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. New York.
- Fava, W., W. da Silva y M. Sigrist. 2011. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the panatanal, Brazil. 2011 (6):575-584
- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*. 24(4): 422-423.
- Galeano, G. y R. Bernal. 2010. *Palmas de Colombia. Guía de Campo*. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencia-Universidad Nacional de Colombia, Bogota.688p.
- Genini, J., M. Galleti y P. Morellato. 2009. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora* 204: 131-145.
- Gurgel, R., A. Palma, P. Motta, M. Bar y C. Cuba. 2006. Arthropods Associated with the Crown of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) Palm Trees in Three Different Environments from Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* 35(3): 302-312.
- Heinen, H. y K. Ruddle. 1974. Ecology, ritual and economic organization in the distribution of palms starchs among the Warao of the Orinoco Delta. *Journal Anthropology Research*. 30: 116-138
- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Botanical review* 52: 221-259.
- Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. *Field guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press, New Jersey. Pp.322.
- Henderson, A., B. Fischer, A. Scariot, M. Whitaker, y R. Pardini. 2000. Flowering phenology of a palm community in a Central Amazon forest. *Brittonia*, 52(2): 149-159.
- Henderson, A. 2002. *Evolution and ecology of palms*. The New York Botanical Garden Press.
- IGAC, Instituto Geografico Agustin Codazzi, 2009. *Mapa de bosques de Colombia*. Memoria Explicativa. IGAC, INDERENA, CONIF, Bogota.201 pp.
- Jelínek, J. 1992. Nitidulidae (Coleoptera) associated with flowers of oil palm, *Elaeis guineensis* (Arecales, Arecaceae), in Rwanda. *Acta Entomologica Bohemoslov*. 89: 409-428.
- Kearns, C. A. y D.W. Inouye. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot, CO.
- Kirejtshuk A. y G. Couturier. 2010. Sap beetles of tribe Mystropini (Coleoptera: Nitidulidae) associated with south American palm inflorescences. *Annales de la Société entomologique de France*. 46 (3-4): 367-421.
- Kirejtshuk, A. G. 1997. On the evolution of anthophilous Nitidulidae (Coleoptera) in tropical and subtropical regions. *Bonner Zoologische Beiträge*. 47: 111-134.
- Khorsand R. 2011. Bees collect resin from *Maurita flexuosa* in Roraima, Brazil. *Principes*, Vol. 55(4): 200-2003.

- Knudsen J. 1999. Floral scent chemistry in geonomid palms (Palmae: Geonomeae) and its importance in maintaining reproductive isolation. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 83: 141–168.
- Knudsen, J. T., S. Andersson. y P. Bergman. 1999. Floral scent attraction in *Geonoma macrostachys*, an understory palm of the Amazonian rain forest. *Oikos* 85: 409-418.
- Knudsen, J.T. y L. Tollsten. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnaean Society*. 113: 263–284.
- Küchmeister, H., A. Webber, G. Gottsberger y I. Silberbauer-Gottsberger. 1998. A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazônia Central. *Acta Amazónica* 28: 217- 245.
- Lara E. 2011. Fenología reproductiva y demografía de la palma *Wettinia kalbreyeri* (Burret) en un bosque Altoandino de Colombia. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia.
- Listabarth C. 1996. Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the palm breeding beetles on pollination at the community level. *Biotropica* 28:69–81.
- Manzi, M. y O. T. Coomes. 2009. Managing Amazonian palms for community use: A case of Aguaje palm (*Mauritia flexuosa*) in Peru. *Forest Ecology and Management* 257: 510-517.
- Núñez, L. A. 1999. Estudio de biología reproductiva y polinización de *Attalea allenii* y *Wettinia quinaria* (Palmae) en la Costa Pacífica Colombiana. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia.
- Núñez, L. A., R. Bernal y J. T. Knudsen. 2005. Diurnal pollination by Mystropine beetles: is it weather related? *Plant Systematic and Evolution*. 254: 149-171.
- Núñez, L. A. 2007. Evaluación del aislamiento reproductivo entre tres especies simpátricas *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus mapora* y *Euterpe precatoria* (Palmae: Arecaceae) en un Bosque de los Andes en Colombia. Tesis maestría. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de ciencias – Departamento de Biología.
- Núñez, L. A. y R. Rojas. 2008. Biología Reproductiva y Ecología de la Polinización de las palmas Milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes Colombianos. *Caldasia* 30(1): 101-125.
- Ojeda, P. 1994. Efecto de la intervención en la floración y fructificación de *Mauritia flexuosa* L. f. (morete) en el Parque Nacional Yasuní y notas sobre la comercialización del fruto. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito. Pp. 49.
- Pellmyr O. 2002. Pollination by animals. In: Herrera CM, Pellmyr O, eds. *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Science Publishing, 157–184.
- Peres, C. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme forest. *Biotropica*, 26: 285-294
- Ponce M. 2002. Patrón de caída de frutos en *Mauritia flexuosa* L. f. y fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas. *Acta botánica venezolana* 25(2) Caracas.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, USA. 479 pp.

- Reynel, C., D. Pennington, C. Flores y A. Daza. 2003. Árboles útiles de la Amazonía Peruana. Un manual con apuntes de identificación, ecología y propagación de las especies. Tarea Gráfica Educativa. Lima, Perú. 509p.
- Rojas-Robles, R. y G. Stiles. 2009. Analysis of supra-annual cycle: Reproductive phenology of the palm *Oenocarpus bataua* in a forest of the Colombian Andes. *Journal of Tropical Ecology*, 25:41-51.
- Richards, A. J. 1986. Plant breeding systems. George Allen y Unwin, Londres
- Renner, S., R. Ricklefs. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*. 82: 596-606.
- Scariot, A., E. Lleras y J. Hay. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica* 2: 12-22.
- Silberbauer-Gottsberger I. 1990. Pollination and evolution in palms. *Phyton* 30: 213–233
- Storti E. 1993. Biología floral de *Mauritia flexuosa* L. f. na regio de Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazónica*; 23(4): 371-381
- Urrego L. 1987. Estudio preliminar de la fenología de la Canangucha (*Mauritia flexuosa* L. f.). *Colombia Amazónica*, Vol. 1987; 2 (2)
- Weiblen, G., R. Oyama y M. Donogue 2000. Phylogenetic analysis of dioecy in Monocotyledons. *American Naturalist* 155: 46-58.
- Zea, E. 1997. Demografía de *M. flexuosa* en una sabana mal drenada de la Orinoquia colombiana y sus aplicaciones en la evaluación de alternativas de manejo. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Pp. 127.

3. Biología reproductiva de la palma Cabecinegro (*Manicaria saccifera*). Una especie de importancia económica para las comunidades Afrodescendientes del Chocó en Colombia

Autores: L. A Núñez, J. C. Copete & D. Mosquera

Sometido a: Biological Journal of the Linnean Society

Reproductive biology of the cabecinegro palm (*Manicaria saccifera*), a species of economic importance for Afro-descendant communities in the Chocó, Colombia

Abstract:

We studied the reproductive biology and pollination ecology of the palm cabecinegro (*Manicaria saccifera*) in a very wet tropical forest, in the Chocó, Pacific region of Colombia. We present data about the phenology, floral morphology, floral biology, reproductive system, and pollination. *M. saccifera* is monoecious, self-incompatible, lacks apomixis and has dichogamy in the form of protogyny. Flowering occurs all year round with a peak between April and May. A single individual may produce up to five inflorescences in its reproductive period. Each inflorescence has unisexual flowers grouped in dyads and triads; anthesis is diurnal and the flowers may be receptive for 72 hours. Flowers are visited by ten species of insects. The inflorescences in the female-phase do not offer reward and insects are attracted by olfactory mimicry; in the male-phase flowers reward visitors with pollen and a place to oviposit. The most efficient pollinator is *Mystrops cercus* (Nitidulidae), the only visitor arriving in abundance during the female-phase. Other insects do not enter the flower because the peduncular bract and the

petals act as barriers, blocking the entrance of insects greater than 2 mm. Having one exclusive pollinator which in turn depends on the palm for its survival is an example of specialization and mutual dependence.

Key words: Arecaceae, mutual dependence, *Mystrops cercus*, phenology, pollination.

Resumen

Se estudió la biología reproductiva de *Manicaria saccifera* (Arecaceae) en un bosque muy húmedo tropical, en la Costa Pacífica Colombiana. Se presentan datos sobre fenología, morfología, biología floral, sistema reproductivo y polinización. *M. saccifera* es monoica, autoincompatible, no presenta apomixis, y es dicogámica tipo protógina. La floración ocurre todo el año con un pico entre abril y mayo. Una palma produce hasta cinco inflorescencias por período reproductivo. Cada inflorescencia contiene flores unisexuales ubicadas en triadas y diadas, la antesis es diurna y las flores están activas hasta por 72 horas. Las flores son visitadas por diez especies de insectos. Las inflorescencias en fase femenina no ofrece recompensa y los insectos son atraídos por mimetismo olfativo, en fase masculina la recompensa es polen y sitios para ovipositar. El polinizador más eficiente es *Mystrops cercus* (Nitidulidae) único visitante que llega en abundancia a la fase femenina, otros insectos no ingresan a las flores debido a las barreras generadas por la bráctea peduncular y los pétalos que actúan como filtros que impiden el acceso de insectos mayores a 2,0 mm. Presentar un polinizador exclusivo y que éste dependa de la palma para su supervivencia es un ejemplo de especialización y mutual dependencia.

Palabras claves: Arecaceae, *Manicaria saccifera*, biología reproductiva, polinización, *Mystrops cercus*.

Introduction

Palms are one of the most important plant families because they are a food source for wildlife (Henderson 2002); they provide a variety of products that rural peoples use for construction, food, medicine and handicraft purposes (Macía *et al.* 2011, Araújo & Lopes 2012); they are a source of raw materials for a great variety of products that communities exploit commercially at small or large scales, always in an extractive way (Macía *et al.*

2011, Bernal *et al.* 2011), and finally, palms are culturally important because many species are essential to the cultural development of local peoples (Balick & Beck 1990). Due to this importance, studies on their reproductive biology have increased in the last decades (Barfod *et al.* 2011). Initially, most studies focused on cultivated palms or on widely used species (Henderson 1986, 2002); however, recent works have focused on a wider range of palms (Núñez *et al.* 2005, Núñez & Rojas 2008, Fava *et al.* 2011). Research on the reproductive biology of this plant family has increased our knowledge on the great variety of pollination strategies and mechanisms found in plants and on the strong dependence and intimate association that most palm species share with the insects that pollinate them, mainly species of coleoptera belonging to the families Nitidulidae and Curculionidae (Núñez & Rojas 2008). Due to palms economic, ecologic and cultural importance, studies on palms reproductive biology are essential for their sustainable use, conservation and future domestication (Núñez & Rojas 2008).

M. saccifera is a widely distributed species (Henderson *et al.* 1995), of ecological importance (Henderson 2002, Galeano & Bernal 2010) and great economic potential (Balick 1982, Linares *et al.* 2008). It ranks among the most utilized and economically valuable palms for the Afro-American and indigenous communities of the Chocó biogeographic region: Ledezma & Galeano (2010) reported 36 different uses for this species, evidencing its versatility as a non-timber forest product. The most significant uses of *M. saccifera* in the Pacific region of Colombia include: the use of the peduncular bract as a source of fiber for crafts and textiles (Jiménez *et al.* 2005, Linares *et al.* 2008, Ledezma & Galeano 2010); weaving the leaf veins for basketry (Linares *et al.* 2008); the use of unexpanded leaves for brooms; the leaves for thatch houses; the immature fruits filled with a liquid resembling coconut water are consumed while working in the forest. Additionally, fruits are sold in local markets for medicinal purposes (Ledezma & Galeano 2010). In Venezuela the Warao indians use *M. saccifera* for construction, sailing, food, medicine, and for crafting bags and hats (Wilbert 1976, Hoyos & Braun 2001).

M. saccifera is a little studied palm in terms of its reproductive biology. Only Henderson (1986) cited Wessels Boer (1965), who mentions the possibilities of auto-pollination and the great quantity of larvae inside the flowers. On the other hand, Ervik (1993) reported several visiting insects, with *Mystrops cercus* and *Mystrops erviki* (Nitidulidae: Coleoptera)

being frequent visitors. The most important aspect to highlight in this species is that, contrary to most species in the family, anthesis and all remaining reproductive mechanisms occur “hidden” within the interior of the peduncular bract, without opening or exposing the male and female flowers. This aspect makes an understanding of the species reproductive strategy even the more intriguing.

Our work constitutes the first significant contribution detailing the principal aspects of the reproductive biology and pollination ecology of one of the most important palms for the inhabitants of the Pacific region of Colombia and a key species of tropical pluvial rainforests. In this work we evaluate the periods of flower and fruit production, the reproductive system, floral biology, flower visitors and we quantify the role each visitor has in the pollination of the palm.

Materials and methods (1010 words)

Study area: Our study was conducted in the Quibdó municipality, Pacific coast of Colombia (Fig. 1), in an area adjacent to the road leading from Quibdó to the Atrato municipality, at 5° 39' N, 76° 38' W and 90 m of elevation. With a mean annual temperature of 28° C, a relative humidity of 89 % and a mean annual precipitation of 5000–7000 mm, this area is classified under very wet tropical forests in the Holdrige life zone system (Holdrige 1978).

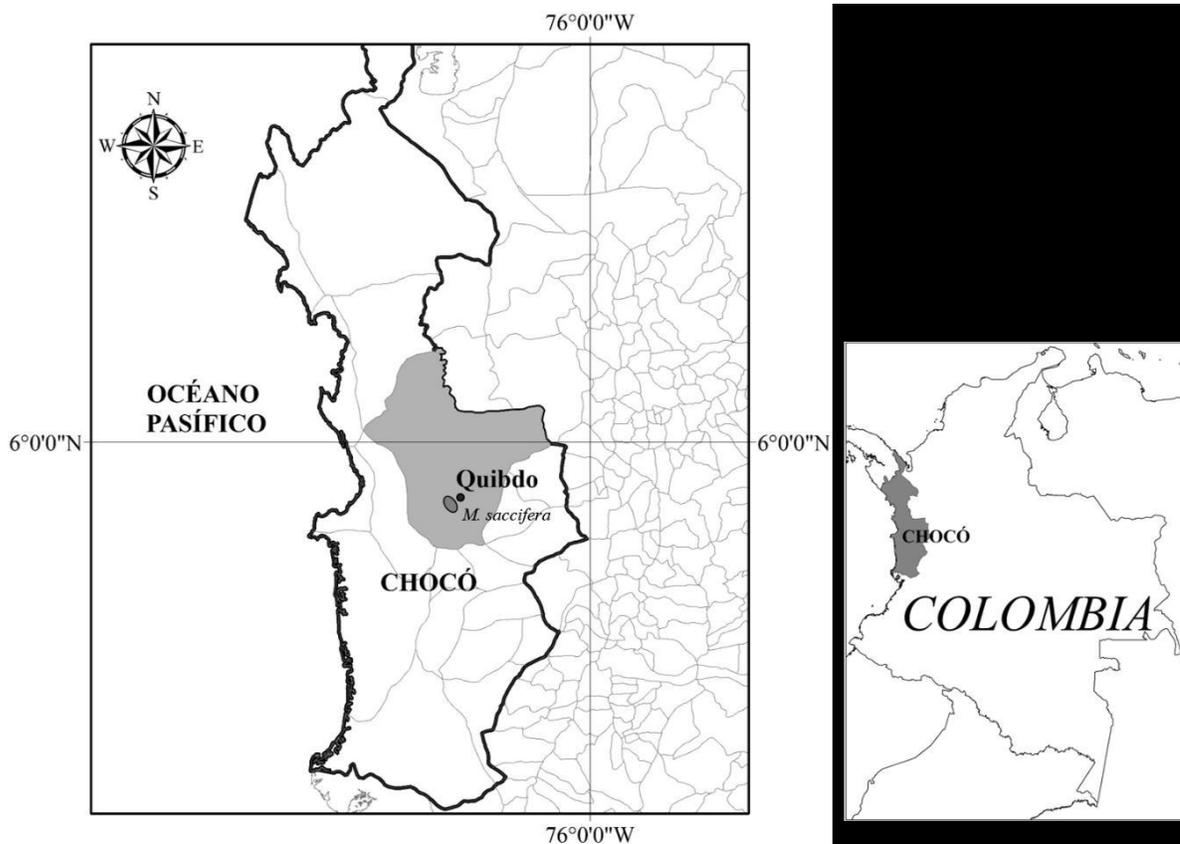


Figure 1. Zone study

Study species. *Manicaria saccifera* Gaertn., known as “cabecinegro” in the Colombian Pacific (Galeano & Bernal 2010) is a monoecious palm that grows in swampy inundated areas, preferably near the edge of rivers and creeks. Its individuals are medium sized, solitary or cespitose, with large regularly pinnatisect or simple leaves and with a dentate margin. The inflorescences are interfoliar and solitary (Galeano & Bernal 2010). It is distributed in Central America, in the Pacific littoral of Colombia southwards to northern Ecuador, and in the Orinoco and Amazon basin of Colombia, Brazil and Venezuela (Henderson *et al.* 1995).

Inflorescence morphology. A morphological description of the inflorescence was performed based on 20 inflorescences of *M. saccifera*. We (i) recorded the height at which the inflorescences are found, (ii) measured the length of the inflorescence, rachillae and flowers; (iii) counted the number of rachillae, of female and male flowers per rachillae and of female and male flowers per inflorescence; and (iv) determined the position of the

flowers in the rachillae, the number and shape of the stigmas and the number of anthers. To estimate the number of flowers per inflorescence, we multiplied the total number of flowers of each rachillae by the mean number of rachillae counted in 10 inflorescences.

Reproductive phenology. We recorded the reproductive phenology of 48 individuals of *M. saccifera* during a 12-month period, marking individuals along a pre-defined trail in the forest. Each week we revisited the study area during three days to register in each individual if flowering and fruiting occurred. We calculated the monthly percentage of flowering and determined the flowering synchrony. Following Bencke & Morellato (2002) we defined flowering events as being: (i) asynchronous, when less than 20 % of the individuals are in flower; (ii) low synchrony, between 21–60 %; and (iii) high synchrony when over 60 % of individuals flower at the same time.

Floral biology. To view the reproductive structures and carry out our observations, a longitudinal slit was opened on the peduncular bract and was later covered with paper tape. Direct observation of the flowering buds and opened flowers were made at intervals of six, 12, and 24 hours in ten inflorescences of 10 individuals. We registered the (i) hour of anthesis of the flowers, (ii) the daily rhythm of anthesis of the flowering buds, (iii) the presence and longevity of pollen, and (iv) the stigmatic receptivity. We used three methods to evaluate the stigmatic receptivity: (1) direct observation of the stigmas, noting changes in morphology, color and presence of exudates; (2) signs of peroxidase activity, using hydrogen peroxide tests (Kearns & Inouye 1993); (3) colorimetry tests, applying the Perex-Test solution by Merck (Dafni 1992). Additionally, we registered the increase in temperature within the inflorescence using digital thermometers made by Cox Technologies Inc., with a range of temperature between -35 and 210 °C. We performed measurements in five closed inflorescences of five individuals, introducing the thermometer's sensor to register the internal temperature of the inflorescence, which was compared with ambient temperature.

Reproductive system. We determined the reproductive system of *M. saccifera* by performing controlled pollinations on five inflorescences from different individuals using four different treatments: (i) Auto-pollination: we isolated inflorescences to avoid the entry of pollen; (ii) Open pollination: natural pollination without our intervention; (iii) Apomixis: without pollination; (iv) Allogamy: controlled pollinations using pollen from different individuals of *M. saccifera*. In all cases, the flowers were isolated with synthetic mesh at

least 30 days. After each treatment we checked whether fruits were developing and recorded the percentage of fruits formed. The degree of genetic compatibility was evaluated using the self-incompatibility index proposed by Ruiz-Zapata & Arroyo (1978).

Floral visitors and pollinators. The composition of floral visitors was studied in ten inflorescences from ten individuals. When the rate of visits was highest, inflorescences were covered with bags and shaken so insects would fall inside the bags. This procedure was repeated three times each day during all the flowering phase. For each floral visitor we documented its (i) abundance, (ii) behavior and (iii) role in pollination. To document the behavior of floral visitors we performed observations on the female- and male-phase of each palm, noting: the hour of arrival and departure to the flower, the activity within the flower, the utilized resources, and the permanence in the flower, and the contact with the stigmas in the female-phase. Following Núñez & Rojas (2008) we calculated the pollinator importance value (PIV) and the pollinator relative importance value (PRI). The variables used to calculate these indices were: the relative abundance of insects in the female flowers (AB), pollen-transport capacity (PTC), fidelity (F), constancy (C), and pollen-transport efficiency (PTE). For details on each variable refer to Núñez & Rojas (2008). To determine the CTP and ETP, we collected five insects of each species, preserved them in 70 % alcohol and took them to the laboratory to conduct the pollen load analyses following the methods in Núñez et al. (2005). To evaluate fidelity we compared the pollinators of *M. saccifera* with pollinators of the palms *Attalea allenii*, *Attalea cuatrecasana*, *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus minor*, *Socratea exorrhiza* and *Wettinia quinaria*, all of which are palms that grow in the study area together with *M. saccifera*.

Results

Inflorescence morphology. The inflorescences of *M. saccifera* are interfoliar and located at a mean of $1,89 \pm 1,1$ (SD, $n = 20$) meters above the ground (Fig. 2A). An individual during the reproductive phase may produce 1–5 inflorescences ($n=45$), which are found in different developing stages and which flower alternately. Each inflorescence can measure up to 1.50 m, including the peduncle, which measures 46 cm and the prophyll (35 cm). Each inflorescence is covered by a fibrous peduncular bract, which is closed without suture, is brown and has the shape of a long hood. Throughout all development phases of the inflorescence, the peduncular bract acts as a mesh or as a selective barrier to insect visitors (Fig. 1 B–C). The bract suffers changes in morphology and coloration at its

exterior surface and thickening due to the development and growth of the fruits in the inner part. Inflorescence present a mean of $35 \pm 19,5$ (SD, $n= 10$) rachillae. The flowers in inflorescences are distributed in (i) triads, with a female flower in the center and two male flowers at the sides in the basal part; (ii) toward the apex as dyads, with two male flowers (Fig. 2). This distribution of flowers distinguishes the subfamily Arecoideae from the other palm subfamilies. Generally, the last rachillae to develop contain only male flowers.

Each rachillae contains a mean of $2,88 \pm 0,84$ (SD, $n= 504$) female flowers and a mean of 218 ± 132 (SD, $n= 504$) male flowers so that each inflorescence can harbor 199 ± 32 (SD, $n= 10$) female flowers and 15085 ± 532 (SD, $n=10$) male flowers.

The flowers are of rigid texture, yellowish in color, and the female flowers are greater, measuring $0,7 \pm 0,3$ cm (SD, $n=16$) in length, and with a laminar stigma in the shape of a pyramid (Fig. 1E); each male flower measures $0,8 \pm 0,3$ cm (SD, $n=16$) in length and has numerous stamens (mean of 35) (Fig. 1D).

The fruits are spherical, 5cm in diameter and covered with woody pyramidal or pointed projections; occasionally the fruits have the shape of two or three united spheres forming a triangular structure. The seed is spherical, very hard, and is covered by a brownish or light purplish kernel of brittle texture (Fig. 1G).

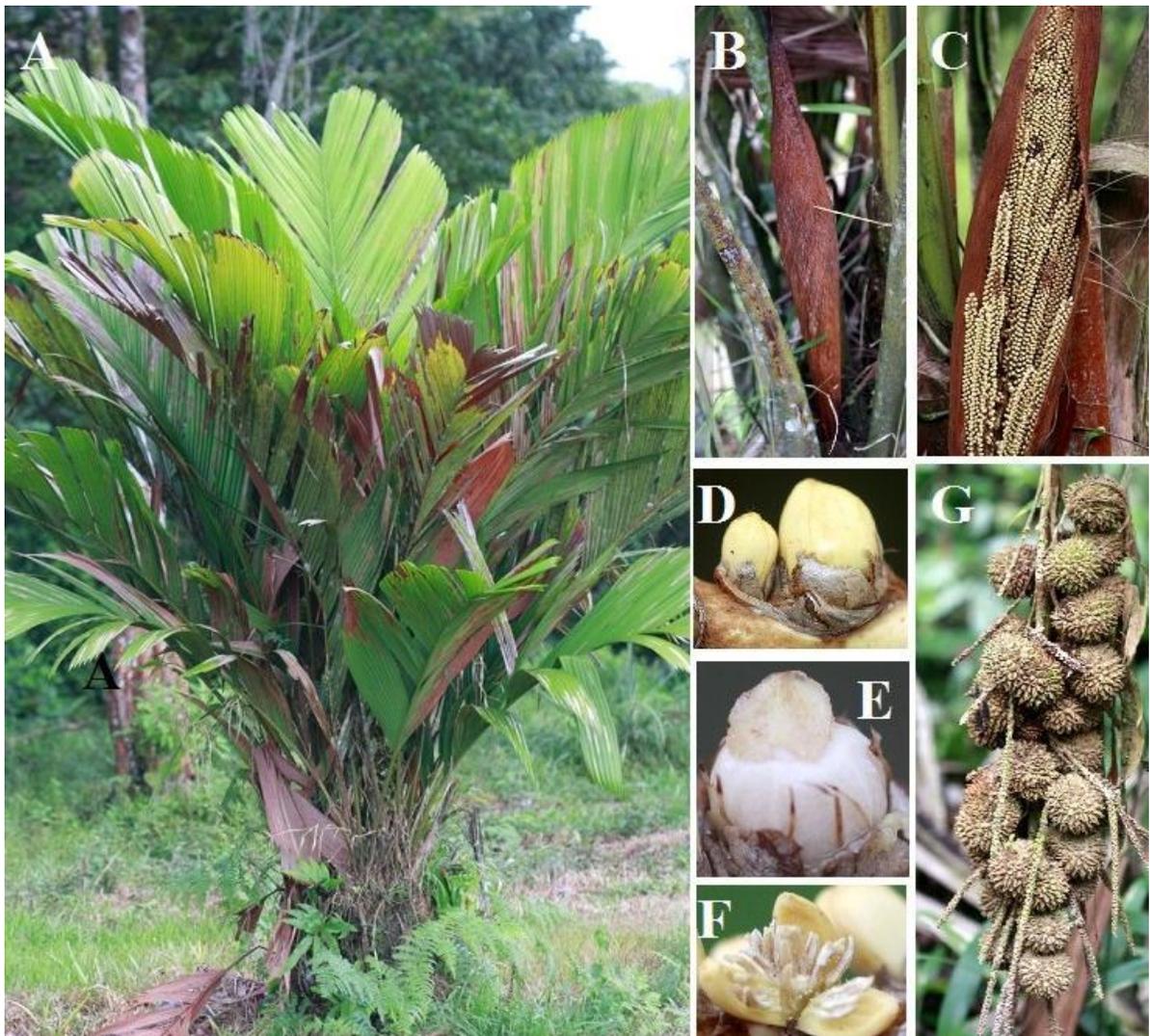


Fig.2. Morphology of *Manicaria saccifera*. (A) Habit. (B-C) Inflorescence covered by the peduncular bract. (D) Flowers of *M. saccifera* in triads. (E) Receptive female flower. (F) Open male flower

Reproductive phenology. *M. saccifera* flowered throughout the year (Fig. 3), with a peak in inflorescence production in the month of May, when nearly 61% of individuals had one or two inflorescences; the remaining individuals flowered during the months of June until August. There was no relationship between flowering and precipitation, flowering being constant in months of low rainfall (February) and highest rainfall (November). The individuals of the studied population showed low synchrony in flowering, with 27% of the individuals flowering simultaneously. The fruiting period was relatively constant throughout the year (Fig. 3).

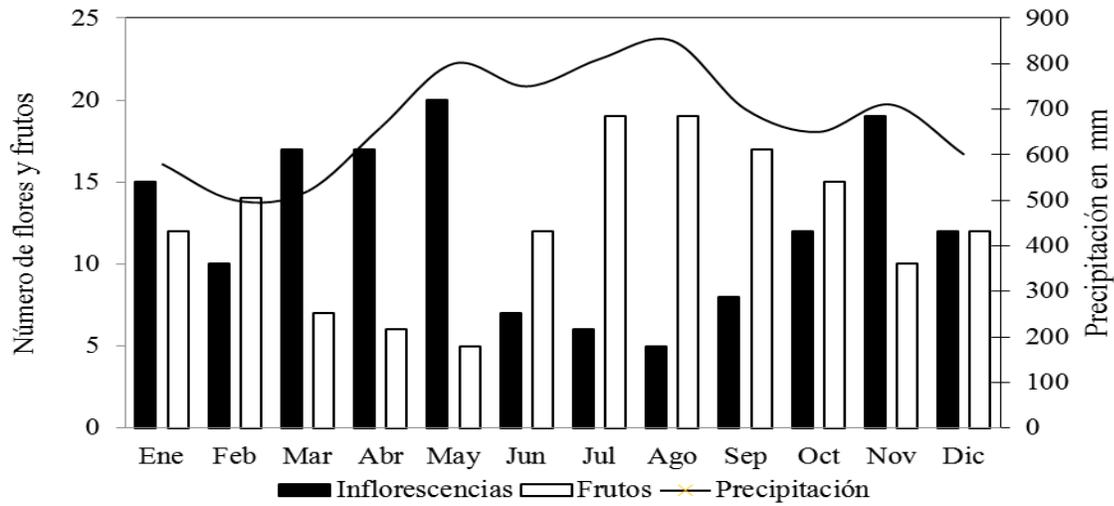


Fig. 3. Monthly proportion of flowering and fruiting individuals of *Manicaria saccifera* compared with annual precipitation.

Floral biology. The events that take place during floral biology can be summarized as: (1) Flower buds emerge; (2) Buds of pistillate flowers develop completely; (3) Anthesis begins; in female flowers it occurs simultaneously whereas it is alternate in male flowers and lasts up to two days. During anthesis there is an increase in temperature above ambient temperature in female and male inflorescences of 4.0 °C and 4.7 °C, respectively (both n=3); (4) Maximum stigmatic receptivity, evidenced by the white color of the stigmas covered by a hyaline-brilliant substance; (5) Pollination, with subsequent loss of stigmatic receptivity evidenced by a change of color from white to brown to black; (6) Fruit formation, with maturation lasting approximately 15 months.

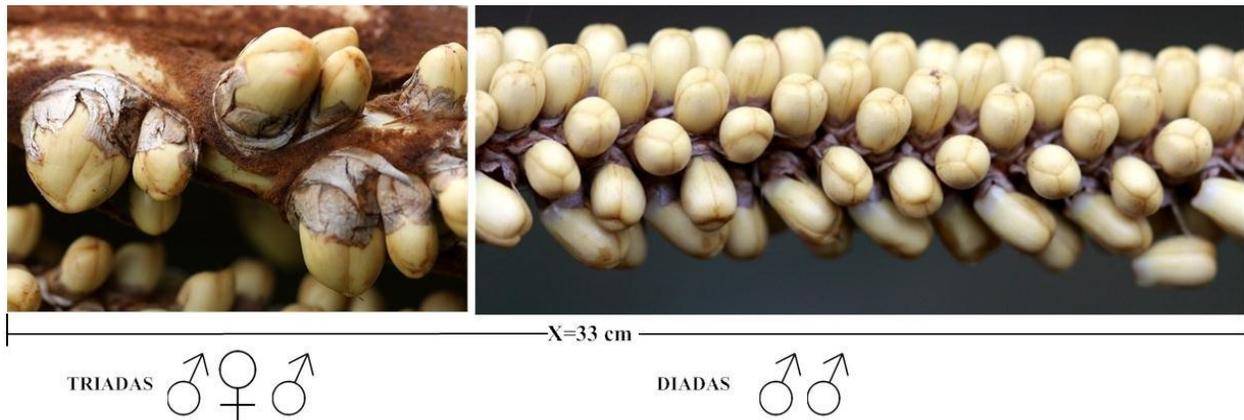


Fig. 4. Rachilla and flower bud of *Manicaria saccifera*.

Reproductive system. Our controlled pollination treatments revealed that *M. saccifera* is strictly xenogamous. Thus, neither of the apomixis or auto-pollination treatments led to fruit formation. In contrast, with the open pollination and allogamy treatments the percentage of fruits (Table 1)

Table 1. Percentage of fruits formed in *Manicaria saccifera* after four controlled pollination tests

TREATMENTS	N°Palms/ N°flowers	N° Fruits/%Fruits formed
Apomixis(A)	5/410	0/0,0
Open pollination (OP)	5/410	225/62
Auto-pollination (AP)	5/410	0/0,0
Allogamy (AL)	5/410	220/53

Floral visitors. The inflorescences of *M. saccifera* were visited by eight species of insects (Table 2), with a mean abundance of 716 ± 60 visitors per inflorescence ($n=10$). *Mystrops cercus* was the most abundant floral visitor and the only insect able to cross the two barriers imposed by the fibrous peduncular bract and the petals of the female flowers. It had the highest pollinator relative importance value, representing 99,9 % of the pollination in *M. saccifera*. In contrast, the remaining species were occasional visitors with low abundances and were only present in the male-phase of the inflorescences. Among these frequent species were *Amazoncharis* sp.1 and *Xanthogypus* sp.1 (Staphylinidae).

Table 2. Role of visitor in the pollination of *Manicaria saccifera*. AB: Abundance in female phase, PTC: pollen-transport capacity in female phase, PTE: pollen-transport efficiency, C: constancy in the phase female, F: fidelity, PIV: pollinator importance value and PRI: pollinator relative importance value.

Floral visitor	AB	CTP	ETP	C	F	IVIP	IRIP
<i>Mystrops cercus</i>	560	1564	569	1	1	498352960	99,9
<i>Mystrops erviki</i>	12	156	234	0,25	1	109512	0,021
<i>Trigona fulviventris</i>	23	669	245	0,05	0,5	94245,375	0,018
<i>Trigona ferricauda</i>	12	456	123	0,05	0,5	16826,4	0,003
<i>Derelomini</i> sp.1	12	123	12	0,25	0,33	1461,24	0,0002
<i>Xanthogypus</i>	34	167	32	1	0,33	59959,68	0,012
<i>Atheta</i> sp.1	12	23	12	1	0,33	1092,96	0,0002
<i>Amazoncharis</i> sp.1	123	12	12	1	0,33	5844,96	0,001
Total						498641903	100

Discussion

Results of the reproductive system indicate that self-pollination is unlikely because *M. saccifera* is a monoecious palm with unisexual flowers and anthesis time of the male and female phase do not match due to the type of protogynous dicogamia present. No fruit formation occurs via apomixis (Table 1), and the probability of geitonogamy is low due to the non-coincidence of two inflorescences in anthesis in the same individual; however, if the two inflorescences in anthesis manage to coincide, fertilization is prevented by the self-incompatibility found. And because the anthers and stigma remain covered avoiding pollen dispersion by wind anemophilia is unlikely to occur. Consequently, the non presence of apomixis, the non-occurrence of self-pollination, the degree of self-incompatibility found and the fact that no wind pollination occurs, determine that *M. saccifera* should be considered a xenogamous palm, dependent on insects for pollination.

Cross pollination apparently works well in *M. saccifera* as open-pollination and allogamy testing showed 62 and 53% of fruit formation, respectively (Table 1), such efficiency indicates the importance of pollinators as carriers of pollen between individuals in the population, given the obligatory xenogamy of the palm. Cross-pollination is efficient despite that the pollination mechanism that occurs in *M. saccifera* is atypical to what usually happens in palms, in which visitors insects have full access to the flowers. In *M. saccifera* the peduncular bract keeps hidden and isolated male and female flowers, and only *Mystrops cercus* can cross the peduncular bract when the stigmas are receptive, the rest of the insects that are attracted at this time can not enter; they do it in male phase when receptivity has passed and focus their activity in male phase.

The fact that the peduncular bract does not open preventing access to a group of insects, mainly larger than 2 mm, becomes a selective filter that limits free access of insects into the inflorescence at a critical moment in the reproduction of the palm. Large insects like bees (Apidae) or with larger sizes can not cross the peduncular bract, while small insects or smaller than 2 mm, are the only ones who can access the flowers when they are receptive.

The peduncular bract acts as a barrier or selective filter that restricts access of large insects to female flowers at the most important time for fertilization, but is not the only one: those insects that may cross the first barrier are immediately faced with a second

barrier and therefore a second filter, this time generated by the petals of the female flowers which don't open completely either and only two small slots of 1-2 mm are the space between the petals that insects may use to enter the flower, access the stigma and deposit the needed pollen to fertilize each flower of the inflorescence. Consequently, the bract that covers the inflorescence and the petals of the female flowers become two barriers that act as filters for selecting by size the type of pollinator in *M. saccifera* and only *Mystrops cercus* is the insect that passes through the filters and access the stigma that are hidden for the rest of the visitors.

Keep flowers hidden at the time of anthesis is a rare phenomenon in palms, presented only in other species of the genus *Pholydostachys* (personal observation), which have a fibrous small peduncular bract similar to *M. saccifera* and insects must pass through at the time of anthesis in a yet unknown mechanism. The closest thing to the selective filter imposed by the peduncular bract occurs in some palms species of the genus *Attalea* in which as at the time of anthesis the peduncle bract leaves only a small slit that acts momentarily as a filter, but over time the bract exposes most of the flowers and insect access is complete (Nuñez *et al.* 2005).

In angiosperms the mechanism of pollination where flowers are not exposed and the androecium and gynoecium are hidden at the time of fertilization is rare but still occurs in several plant families and this type of pollination is called cleistogamy (Lord 1981). Cleistogamous plants are usually hermaphroditic, self-compatible and the release of pollen and stigmatic receptivity occurs at the same time therefore self pollination and autogamy are predominant (Culley & Klooster 2007), freeing themselves from dependence on pollinators. Although *M. saccifera* reproductive structures remain hidden, cleistogamy is unlikely because the palm has unisexual flowers, with temporal phase separation and high values of self-incompatibility, therefore highly dependent on insects to fertilize the flowers.

The selective filter imposed by the peduncular bract of *M. saccifera* really influences the access of floral visitors as evidenced by the fact that the diversity of insects found within the inflorescence was low (only eight species). Comparing the rate of visitors to palms with characteristics similar to *M. saccifera* as size, rewards offered, type and location in

the forest, these are visited by great diversity of visitors; for example, in *Oenocarpus bataua* Núñez & Rojas (2008) reported 81 species; *Phytelephas macrocarpa* is visited by 45 (Bernal & Ervik 1996, as *P. seemanii*); and *Astrocaryum mexicanum* is visited on average by 35 species (Búrquez *et al.* 1987).

Therefore, the mechanism of isolating the reproductive structures and to have selective barriers can bring advantages and disadvantages for *M. saccifera*. Among the disadvantages, access by insects is limited and therefore the options of species that can act as pollinators is reduced, which may limit pollen flow with consequent pollination problem (Knight *et al.* 2005). It has often been suggested that plants that display their flowers can attract more visitors and potential pollinators than those with few exposed flowers (Feldman 2006) and thus the pollination probabilities increase. Moreover, the filters presented in *M. saccifera* can bring advantage in the fact that there is a real selection of insects that prevents the entry of those who have little part in pollination, and thus an antagonist interaction with the palm, generating actions that directly or indirectly affect the reproductive success of the species. This phenomenon of insects that are not involved in pollination of palms is very common and widely reported for other species, where only a small number of visitors is actively involved in pollination and most visitors focus their activities exclusively on male stage or male flowers (e.g., Anderson *et al.* 1988, Ervik 1995, K uchmeister *et al.* 1997, N u nez *et al.* 2005, N u nez & Rojas 2008).

The low diversity of visitors generated by the selective filters in *M. saccifera* is balanced by an intimate and exclusive association of the palm with its main pollinator *Mystrops cercus*, which has easy access to the inflorescence through the selective filters and deposits pollen with efficiency values reaching 99 % of the pollen transported and used for fertilization of the flowers of the palm (Table 2), ensuring fertilization of flowers and thus a constant fruit production. The pollination mechanism present in *M. saccifera* with *M. cercus* as main pollinator is summarized in a general model of pollination (fig. 4).

Because *Mystrops cercus* depends *M. saccifera* flowers as an ideal environment for feeding with pollen, protection (isolated flowers) and an ideal microenvironment to develop part of their life cycle due to the thermogenesis of the flowers, such association entails the establishment of a relationship of mutual dependence or obligatory mutualism between the palm and its pollinator. In that mutualism, pollinators need the palm they host

for food, find a mate, make their life cycle; while for the palm the benefit of having a close relationship with the pollinator ensuring their loyalty, perseverance and efficiency in pollen transfer necessary to achieve reproduction.

Obligate mutualisms *Mystrops* - *Palmae* are more and more recognized, sometimes in one-to-one relations as in *Attalea allenii* (Nuñez et al. 2005 , Nunez 2014); or a *Mystrops* species associated with several species of the same genus of palms as with *Mystrops rotundula* and *Mystrops pulcra*, which pollinate seven species of the genus *Ceroxylon* (Carreño 2013, Nuñez et al. In press). The mutual dependency between *Mystrops cercus* and *M. saccifera* ensures reproductive success of the palm and the permanence of pollinators through the coordination of several mechanisms of association including attraction, maintenance and fertilization of flowers by their primary pollinator *Mystrops cercus*, this leads us to suggest that a high degree of specialization exists between *Mystrops cercus* and *Manicaria saccifera*, which has also been reported in other palm species pollinated by *Mystrops* species (Henderson 1986 , Silberbauer & Gottsberguer 1990, Ervik 1993 , Henderson 2002 , Nuñez et al 2005 , Nuñez 2014). Likewise, two additional evidences can support the degree of specialization found and suggested in this paper: specificity and distribution of interaction.

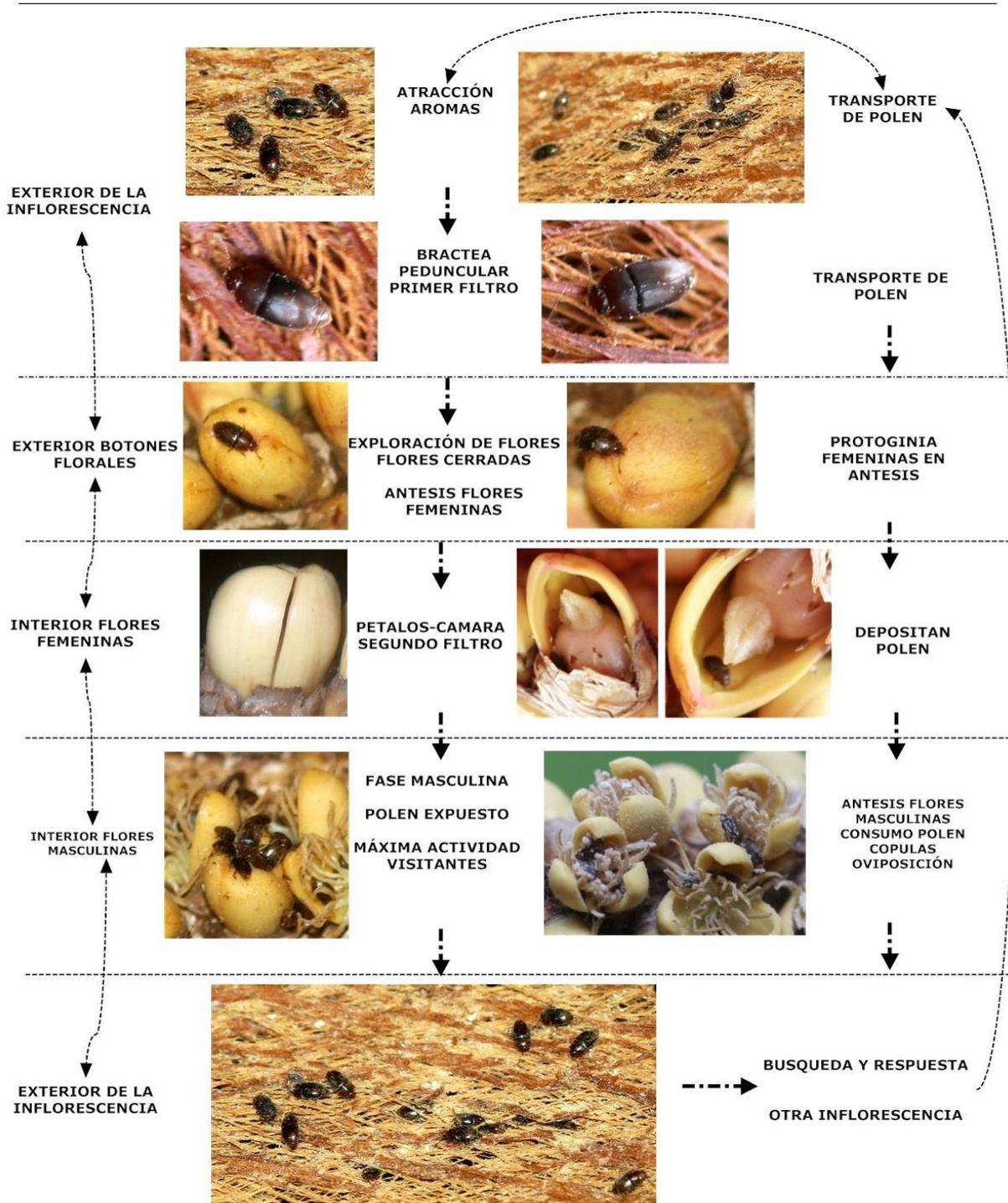


Fig. 5. Pollination of *Manicaria saccifera* by *Mystrops cercus*.

Regarding specificity, Nuñez (2014) conducted a comparative study of *Mystrops* species in at least 80 species of palms including *Mystrops* species visiting and pollinating flowers

of palms found in the Chocó (*Attalea allenii*, *Attalea cuatrecasana*, *Oenocarpus bataua*, *O. minor*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia quinaria* and *M. saccifera*), and found that species of pollinators are not shared: each palm has its own association with a particular *Mystrops* species. In terms of distribution, we have found *Mystrops cercus* in five additional locations to our study area.

Participation of the genus *Mystrops* in the pollination of palms has been amply demonstrated, whether acting as principal pollinators, secondary or co-pollinators (Ervik 1995, Búrquez et al. 1987, Nuñez et al. 2005). However, to the extent that detailed reproduction studies of tropical palms increase, species of the genus *Mystrops* are showing greater relevance and importance as pollinators of palms: one or more species of *Mystrops* are the most important pollinators, and in some cases, are the solely responsible for the movement of pollen in a particular palm species, e.g., *Mystrops* sp. nov. 1 in *Attalea allenii* and *Mystrops* sp. nov. 2 in *Wettinia quinaria* (Núñez et al. 2005), *Mystrops* sp. in *Mauritia flexuosa* (Núñez & Carreño 2013), *Mystrops* sp.15 in *Wettinia praemorsa*, and *Mystrops* sp. nov. 22 in *Cryosophyla kalbreyeri* (Núñez 2014).

In synthesis, *M. saccifera* presents a specialized pollination system with morphological barriers that blocks access of floral visitors when the stigmas are receptive, and is closely associated with *Mystrops cercus*, a kind of small beetle that, in a exclusive way, visits and pollinates the flowers of this important palm with morphological constraints. The most striking examples of highly specific mutualism relationships and close interdependence between plants and pollinating insects are given in cases where the flower morphology limits the visitor access to reproductive or floral rewards structures and consequently the possibilities of pollination are minimal, *M. saccifera* is a clear example.

We recommend further studies, mainly focused on evaluating features like the changes in time and if this mutual dependence is maintained throughout the disjunctive distribution of the palm.

Acknowledgements

Our gratitude goes to Gloria Galeano, Rodrigo Bernal, Rodrigo Cámara and Henrik Balslev for revising the manuscript; to the entomologists Nazly Wilchéz (Himenóptera) and Alfredo Niño (Staphilinidae) for identification of insect specimens; to Eva Ledezma for

help in the field, and to the communities of Kilometer 7 for their hospitality and collaboration.

Literature cited

- Anderson AB, Overall W, Henderson A. 1988. Pollination ecology of a forest dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in Northern Brazil. *Biotropica* 20: 192–205.
- Araújo FR, Lopes MA. 2012. Diversity of use and local knowledge of palms (Arecaceae) in eastern Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 21: 487–501.
- Balick MJ. 1982. *Jessenia* y *Oenocarpus*: Palmas aceiteras neotropicales dignas de ser domesticadas. Estudio FAO Producción y protección vegetal 88. Roma FAO. 180p.
- Balick MJ, Beck HT. 1990. Useful palms of the world: a synoptic bibliography. Columbia University Press, New York.
- Barfod AS, Hagen M, Borchsenius F. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*. 108 (8) 1–14.
- Bencke C, Morellato P. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação representativa. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 269–275.
- Bernal R, Ervik F. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation to staphylinid beetles. *Biotropica* 28: 682–696.
- Bernal R, Torres C, García N, Isaza C, Navarro J, Vallejo MI, Galeano G, Balslev H. 2011. Palm management in South America. *The Botanical Review* 77: 607–646.
- Búrquez A, Sarukhán J, Pedraza A. 1987. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 407–419.
- Carreño J, Madriñan S, Núñez LA. 2013. Pollination ecology of three coexisting and endangered palms *Ceroxylon parvifrons*, *C. ventricosum* and *C. vogelianum* in the Andes of Colombia
- Culley TM, Klooster M. 2007. The cleistogamous breeding system: a review of its frequency, evolution and ecology in angiosperms. *The Botanical Review* 73 (1): 1–30.
- Dafni A. 1992. Pollination Ecology. A practical approach. Oxford University Press, Oxford.
- Ervik F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* (Calamoideae) and *Aphandra natalia* in Ecuador (Phytelephantoideae). Pages 7–12 in W. Barthlott, C. Naumann, C. Schmidt-Loske & K. Schuchmann (eds). *Animal-plant Interactions in Tropical Environments*. Zoologisches
- Ervik F. 1995. Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. PhD thesis, University of Aarhus, Denmark.
- Fava WS, Covre W, Sigrist MR. 2011. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the pantanal, Brazil. *Flora* 206: 575–584.
- Feldman TS. 2006. Pollinator aggregative and functional responses to flower density: Does pollinator response to patches of plants accelerate at low-densities? *Oikos* 115: 128–140.

- Galeano G, Bernal R. 2010. Palmas de Colombia. Guía de campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.
- Henderson A. 1986. A Review of pollination studies in the Palmae. *The Botanical Review* 52: 221–259.
- Henderson A, Galeano G, Bernal R. 1995. Field guide to the Palma of the Americas. Princeton. University press, Princeton. 352pp. 144 p.
- Henderson A. 2002. Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press.
- Holdridge LR. 1978. Ecología basada en zonas de vida. IICA, San José.
- Hoyos J, Braun A. 2001. Palmas en Venezuela: autóctonas y exóticas Caracas: Sociedad de Ciencias Naturales. La Salle, 424 pp.
- Jiménez Ortega AM, Ramos YA, García Cossio F, Ríos Hurtado A, Asprilla Perea J. 2005. El chocó: una fuente de oportunidades comerciales, a partir del conocimiento, valoración y manejo de su biodiversidad, *Revista Institucional. Universidad Tecnológica del Chocó D. L. C.* • No. 22 • Año 2005 • pp. 3–9.
- Kearns CA, Inouye DW. 1993. Techniques for pollination Biology University press of Colorado. 583pp.
- Knight TM, Steets JA, Vamosi JC, Mazer SJ, Burd M, Campbell DR, Dudash RJ, Ashman TL. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 467–497.
- Küchmeister H, Silberbauer-Gottsberger I, Gottsberger G. 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Systematic and Evolution.* 206: 71–97.
- Ledezma E, Galeano G. 2010. Etnobotánica del Cabecinegro (*Manicaria saccifera*) en las tierras bajas del Pacífico Colombiano. Simposio Internacional de palmas. Montpellier-Francia.
- Linares EL, Galeano G, Garcia N, Figueroa Y. 2008. Fibras vegetales empleadas en artesanías en Colombia. Artesanías de Colombia S.A. Instituto de Ciencias Naturales Naturales-Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Lord EM. 1981. Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution. *Bot. Rev.* 47: 421–449.
- Macía MJ, Armesilla PJ, Cámara-Leret R, Paniagua-Zambrano N, Villalba S, Balslev H, Pardo-de Santayana M. 2011. Palm uses in Northwestern South America: A quantitative review. *The Botanical Review* 77: 462–570.
- Núñez LA, Bernal R, Knudsen J. 2005. Diurnal palm pollination by Mytropical beetles: is it weather-related?. *Plant Systematic and Evolution.* 254: 149–171.
- Núñez LA, Rojas R. 2008. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia* 30 (1): 99–122.
- Núñez LA. 2013. Patrones de asociación entre polinizadores y palmas en Colombia. Con énfasis en palmas de importancia económica. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Colombia.

- Ruiz-Zapata T, Arroyo MTK. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221–230.
- Silberbauer-Gottsbergeri I. 1990. Pollination and evolution in palms. *Phyton* 30: 213–233.
- Wessels Boer JG. 1965. The indigenous palms of Suriname. E. J. Brill, Leiden.
- Wilbert J. 1976. *Manicaria saccifera* and its culture significance among the Warao Indians of Venezuela. Botanical Museum leaflets Harvard University Cambridge Massachusetts. 24 (10). 210-215

4. Ecología de la polinización de *Ceroxylon sasaimae*, una palma Andina, endémica y en peligro crítico de Colombia

Autores: L. A. Núñez, J. Carreño, M. Sanín & G. Galeano

Manuscrito EN PREPARACION para: Journal pollination ecology

Ecología de la polinización de *Ceroxylon sasaimae*, una palma Andina, endémica y en peligro crítico de Colombia

Pollination ecology of *Ceroxylon sasaimae*, an Andean, endemic and the critically endangered palm from Colombia

Abstract

During 2010-2012 we studied the pollination ecology of *Ceroxylon sasaimae*, in a fragment of premontane forest in San Francisco, Cundinamarca, on the cordillera oriental of Colombia. For over 16 years, the species had been only known of this population that consists of nearly 200 adult palms, and had been therefore catalogued as critically endangered. Although it was discovered in 2011 in another restricted forest fragment on the Cordillera Central, it faces serious conservation threat. We present data on flower morphology and development, phenology, floral biology, scent, visitor and pollinators, and reproductive efficiency. This dioecious palm grows 10-35 m, with interfoliar inflorescences. A male individual produces 8-12 simultaneous inflorescences, and a female individual 15-20. Flowering occurs along the year, but peaks in May-June. Staminate inflorescences open in the morning, and release a low level of floral scent mainly composed by [E]-5 Tetradecene, Tetradecan and Butilhidroxitoluene. An inflorescence is visited by 10,000- 35,000 insects representing 39

species (Nitidulidae, Curculionidae, and Apidae, Meliponini). Pistillate inflorescences attract insect pollinators by chemical mimicry, which is achieved through the high similarity (98%) in the floral scent. *Mystrops pulchra* is the main pollinator, contributing with 90% of pollen transport in this palm. Since *C. sasaimae* is a dioecious species, which does not develop fruits by apomixis and in which wind pollination is negligible, it is here considered as strictly xenogamous. This palms is reproductively efficient, as reflected in the number of infrutescences per year and substantial fruit set ($x = 9000$). Due to its restricted geographic distribution, and to the small size of its populations it constitutes a priority candidate for a conservation rescue plan.

Key words: Arecaceae, conservation, *Mystrops*, pollination, Andean

Resumen

Durante 2010-2012 estudiamos la ecología de la polinización de *Ceroxylon sasaimae*, en un fragmento de bosque premontano en el municipio de San Francisco, Cundinamarca, en la Cordillera Oriental de Colombia. Por más de 16 años sólo se conocida de esta población, que consiste en casi 200 palmeras adultas, siendo catalogados como una especie de palma en peligro crítico de extinción. A pesar de que fue redescubierta en 2011 en otra fragmentación de bosques restringidos en la Cordillera Central, se enfrenta a una amenaza de conservación muy crítica. Se presentan los datos sobre la morfología de la flor y el desarrollo, la fenología, la biología floral, aroma, los visitantes, los polinizadores, y la eficiencia reproductiva. Esta palmera es dioica y crece entre 10-35 m de longitud, con inflorescencias interfoliarias. Un individuo macho produce 8-12 inflorescencias simultáneas, y un individuo hembra 15-20. La floración se produce a lo largo del año, picos en mayo-junio. Las inflorescencias estaminadas abren en las horas de la mañana, liberando un suave aroma floral compuesto principalmente por [E]-5 Tetradeceno, tetradecan y Butilhidroxitoluene. Una inflorescencia puede ser visitada por 10.000 - 35.000 insectos representadas en 39 especies (Nitidulidae, Curculionidae, y Apidae, Meliponini). Las inflorescencias pistiladas atraen a los insectos polinizadores por mimetismo químico, que se logra a través de la alta similitud en el aroma floral (98%). *Mystrops pulchra* es el polinizador principal, ya que contribuyen con el 90% del transporte de polen en esta palma. A pesar de que *C. sasaimae* es una especie dioica, que no desarrolla las frutas por apomixis y en que la polinización mediada por el viento es insignificante, se considera estrictamente xenogama. Esta palma es reproductivamente eficiente, como se refleja en el número de infrutescencias

por individuo por año y el gran número de frutos formados ($x = 9.000$). Debido a su distribución geográfica restringida, y al pequeño tamaño de sus poblaciones, constituye un candidato prioritario para un plan de rescate de la conservación.

Palabras claves: Arecaceae, conservación, *Mystrops*, polinización, Andes

Introducción

Las palmas pertenecen a una de las familias de plantas más importantes en los bosques tropicales, debido a que son fuente de alimento para fauna (Henderson 2002), proporcionan un sin número de productos utilizados por las comunidades para la construcción de casas, alimentación, uso medicinal y artesanal entre muchos otros (Macía *et al.* 2011) y muchas especies son utilizadas para rituales y ceremonias religiosas por lo que también presentan un gran significado cultural.

Los trabajos en temas relacionados a la biología reproductiva y ecología de la polinización en palmas ha avanzado notablemente en los últimos años (Barfod *et al.* 2011), sin embargo se ha incluido un reducido número de especies (Henderson 1986, Kuchmeister *et al.* 1992, Henderson *et al.* 2000, Barfod *et al.* 2011). Actualmente existen vacíos de información en diferentes grupos principalmente en especies de palmas andinas, especies endémicas, en especies restringidas geográficamente o bajas densidades y en aquellas con difícil acceso.

A pesar que en los ecosistemas andinos por encima de los 1000 metros se encuentran cerca de 110 especies de palmas (Borchsenius & Moraes 2006), tan sólo se han realizado estudios para *Aiphanes chiribogensisi*, *A. erinacea*, *A. eggertii* (Borchsenius 1993), *Wettinia kalbreyeri* (Lara 2011) y *Wettinia praemorsa* (Nuñez *et al.* datos sin publicar). Un claro ejemplo de la carencia de información sobre estrategias de reproducción de palmas andinas, lo encontramos en las especies del género *Ceroxylon* que a pesar de ser un componente emblemático y muy importante de los ecosistemas andinos del norte de Sur América, los trabajos sobre aspectos reproductivos y de polinización son muy reducidos. Tan sólo y muy recientemente se han generado información en fenología polinización (Carreño *et al.* 2013) y visitantes florales (Kirejtshuk & Couturier 2009)

Al igual que en la mayoría de las especies de palmas, en las especies del género *Ceroxylon*

también se asumía que la polinización era realizada por el viento (Braun 1977), sin embargo, los recientes estudios indican que las especies presentan un sistema especializado de polinización principalmente por coleópteros (Carreño *et al.* 2013). Los estudios sobre temas reproductivos en especies del género *Ceroxylon* son fundamentales debido a que es el único género de palmas que llega hasta los 3500 metros de altura, son palmas dioicas dependientes de vectores de polen y que todas las especies se encuentran amenazadas y catalogadas como especies en peligro de extinción (Galeano & Bernal 2005).

Las palmas género *Ceroxylon* son palmas solitarias, dioicas, que pueden alcanzar alturas hasta los 60 metros, la mayoría de las especies son endémicas de los Andes de Sur América, y se encuentran desde el norte de Venezuela, pasando por Colombia hasta el norte de Bolivia (Henderson *et al.* 1995, Dransfield *et al.* 2008).

En Colombia se encuentran siete de las 12 especies, se encuentran distribuidas en las cordilleras Central y Oriental (Galeano & Bernal 2005, Sanín 2010, Galeano & Bernal 2010). Generalmente se les encuentra formando densas poblaciones, pero la constante intervención de los ecosistemas andinos ha llevado a una reducción considerable de las poblaciones al punto que todas las especies del género están amenazadas de extinción (Bernal & Galeano 2006, Galeano & Bernal 2010, Sanín & Galeano 2011). Entre las especies del género *Ceroxylon* encontramos a *C. sasaimae* una palma microendémica de Colombia, la cual tan sólo se ha encontrado en dos localidades del país, la primera entre los municipios de Supatá, Sasaima y San Francisco en Cundinamarca y recientemente en el Municipio de San Luis en el departamento de Antioquia (Galeano 1995, Bernal & Manrique 2012).

Debido a que las especies raras o restringidas geográficamente pueden ser particularmente vulnerables a la variación en las condiciones que influyen en la polinización y la fecundidad, con consecuencias directas para mantener la viabilidad de las poblaciones, en la genética poblacional y en la estructura poblacional son fundamentales para mantener la viabilidad de las poblaciones, para iniciar programas de conservación (Galeano & Bernal 2010), por lo tanto los estudios de biología reproductiva y ecología de la polinización son temas prioritarios en palmas endémicas como *Ceroxylon sasaimae*

Por lo tanto, en este estudio se trataron varios aspectos de la biología reproductiva de *C. sasaimae*, con la intención de conocer los períodos en donde ocurre la floración, las etapas y

los tiempos que tarda en desarrollarse las estructuras reproductivas, los sucesos de la biología floral relacionado con la receptividad estigmática y presentación y longevidad del polen, evaluar los tipos de recompensa florales, el análisis químico del aroma que liberan las inflorescencias, conocer los visitantes florales y valorar su papel como polinizadores de, polinizadores y la eficiencia reproductiva *Ceroxylon sasaimae*

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio lo realizamos en un fragmento de bosque subandino, donde se encuentra una población de aproximadamente 80 individuos; en un área de 8 hectáreas, ubicado en la vereda el Arrayán (45°8'N, 74°18'W) a 1487 m y a 6 kilómetros del casco urbano del municipio de San Francisco, Cundinamarca, en la vertiente Oriental de los Andes en Colombia (Figura 1). El área corresponde a un bosque húmedo subandino. La precipitación promedio anual es de 1453 mm. Las lluvias se distribuyen a lo largo del año en un régimen unimodal con un período seco o de bajas lluvias de diciembre a marzo y un período de intensas lluvias de abril a noviembre. La temperatura promedio anual es de 27,8°C. IDEAM 2013.

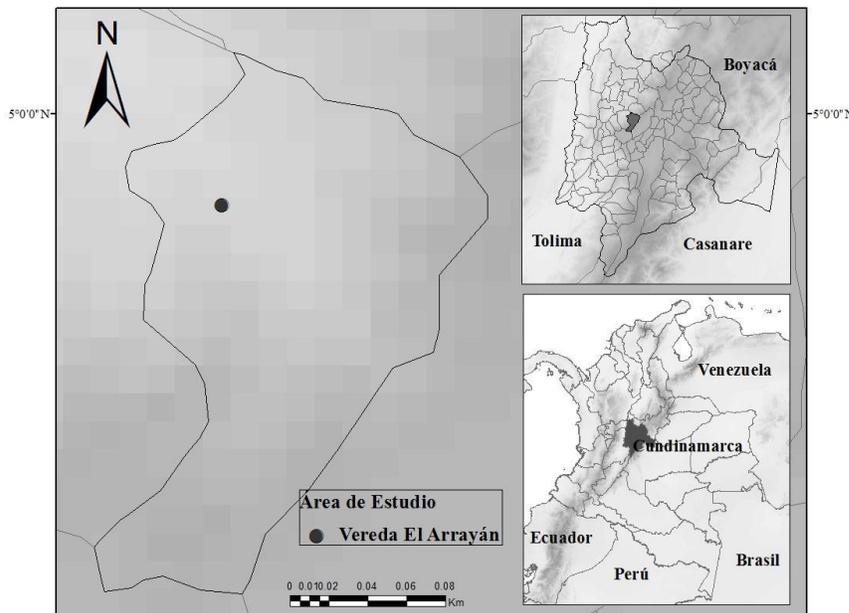


Figure 1. Study area in Vereda el arrayan, municipio of San Francisco-Cundinamarca.

Especie de estudio. *Ceroxylon sasaimae* conocida localmente como palma de ramo. Es una palma monocaule arborescente, con un tallo de 8 a 15 metros de altura, los cuales están cubiertos por una delgada capa de cera (Galeano 1995, Sanín & Galeano 2011). Se encuentra distribuida en pequeñas áreas cultivadas y fincas de recreo en los municipios de Supatá, Sasaima y San Francisco, alcanzando una población no menos de los 200 individuos, en un rango altitudinal de 1400-1800 m.s.n.m (Sanín & Galeano 2011). Los cogollos y hojas jóvenes eran utilizados para elaborar ramos en las celebraciones católicas de Semana Santa. En la actualidad es cultivada como palma ornamental y es una de las especies que se encuentra críticamente amenazada debido a su distribución tan restringida, su tamaño de la población (Galeano & Bernal 2005, Sanín & Galeano 2011) y la transformación y variación en el uso del suelo de los bosques que alojan sus pequeñas poblaciones.

Métodos

Morfología de la inflorescencia. Realizamos la descripción morfológica en 16 individuos de *C. sasaimae* (8 inflorescencias masculinas y 8 inflorescencias femeninas). Contamos el número de raquillas por inflorescencia, determinamos el grado de ramificación, y el número de flores en cada raquilla. Determinamos la disposición de las flores en las raquillas, la longitud de flores masculinas y femeninas. Estimamos el número total de flores por inflorescencia multiplicando el número de flores de cada raquilla por el promedio de raquillas contadas en las 16 inflorescencias.

Desarrollo de la inflorescencia. Realizamos el seguimiento de las fases de desarrollo en 10 individuos de *C. sasaimae* (5 masculinas y 5 femeninas). Se marcaron 10 palmas al inicio de la emergencia de las yemas reproductivas, y con seguimientos periódicos se observaron y registraron todos los cambios morfológicos que ocurrieron desde la emergencia de las yemas hasta la senescencia de las flores masculinas y hasta el inicio de la dispersión o caída de los frutos en las infrutescencias. Registramos cada cambio y el tiempo que tarda cada fase, y generamos un diagrama de feno-fases para cada inflorescencia.

Fenología reproductiva. Para determinar la fenología reproductiva de *C. sasaimae*, realizamos observaciones continuas a lo largo de 24 meses (2 periodos reproductivos). Los seguimientos se realizaron una vez por mes desde septiembre de 2010 a septiembre de

2012. Se registró la producción media mensual de inflorescencias e infrutescencias por cada palma que floreció y fructificó dentro de la población. Las observaciones de las fenofases se realizaron desde el suelo, o directamente en las inflorescencias, a estas se accedió utilizando equipo de ascenso.

Biología floral. Seguimos el desarrollo de todas las flores los individuos que presentaban inflorescencias expuestas. Realizamos observaciones directas cada 12 horas desde el momento en que inicio la antesis hasta cuando termino la funcionalidad de cada flor, la senescencia de las flores y el inicio de formación de frutos luego de la polinización de las flores femeninas. Las variables que registradas fueron: hora de antesis, longevidad floral, patrón de floración, presencia de recompensa floral (polen, néctar, entre otros), duración de la receptividad estigmática y presentación del polen. La receptividad estigmática se evaluó de tres maneras. 1. Observación directa de cambios de coloración y presencia de exudados en estigmas, 2. Indicación de presencia de peroxidasa a través de pruebas con peróxido de hidrogeno (Kearns & Inouye 1993) y 3. Pruebas con colorimetría con Perex Test de Merck (Dafni 1992) el cual se aplicó cada 12 horas y durante toda la fase femenina.

Aromas florales. Colectamos el aroma floral in situ, en cuatro inflorescencias (2 masculinas y dos femeninas). Para la colección del aroma utilizamos la técnica de adsorción "headspace" (Knudsen 1999). Parte de la inflorescencia se aisló con una bolsa de poliacetato y con una bomba de aire conectada a una batería, se succionó y concentró entre 6 y 12 horas el aire y volátiles dentro de tubos de vidrio que contenían una mezcla de carbón activado y Tenax Gr. (ORBO™-32, 20267-U-SUPELCO). Paralelo a este, se tomaron muestras control, de estructuras vegetativas. El análisis de la composición química de los aromas se realizó en el laboratorio de Ingeniería Ambiental de la universidad de los Andes. El contenido de cada tubo fue diluido con 1.0 ml de éter etílico. La separación de los compuestos volátiles se realizó mediante cromatografía de gases HP-6890 serie II y la definición de los compuestos con espectrofotómetro de masas HP-973 (70 3V). La identificación de los compuestos químicos se realizó mediante comparaciones de espectros de masa y tiempos e índices de retención con compuestos de referencia auténticos, e identificaciones tentativas. Se hicieron por comparaciones con espectros disponibles en librerías de compuestos provenientes de bases de datos NITS.

Sistema reproductivo. Se llevaron a cabo polinizaciones controladas en tres tratamientos

1. Apomixis, sin polinización. 2. Alogamia, polinizando con polen de diferentes palmas masculinas 3. Polinización abierta (control), polinización ocurrida en forma natural sin intervención. Para cada uno de los tratamientos se aislaron con malla sintética y luego se polinizaron 2000 flores por tratamiento, 40 flores por rama en 10 ramas por inflorescencia (400 flores por inflorescencia) en 5 individuos distintos de *C. sasaimae*. Cada mes posterior a la prueba, se revisaron y contaron las flores desarrolladas, los frutos formados y los frutos abortados durante el desarrollo. Para cada tratamiento se calculó el porcentaje de frutos formados con respecto al número de flores polinizadas. El número de frutos producidos por alogamia se comparó con el número de frutos producidos por polinización natural mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Visitantes florales y polinizadores. Registramos la composición de visitantes florales en 24 palmas (2 masculinas y 2 femeninas) cada mes y durante un año. Las colectas se realizaron embolsando parte de la inflorescencia y agitando las ramas para lograr que los insectos cayeran dentro de la bolsa. Este procedimiento lo realizamos tres veces por inflorescencia cada 12 horas el tercer día de iniciada la antesis en las inflorescencias masculinas y el primer día de antesis en las femeninas (periodo donde ocurre la mayor actividad de visita). Para cada uno de los visitantes evaluamos: Abundancia, eficiencia y comportamiento. A partir de las colectas evaluamos, composición, frecuencia y Abundancias.

Las abundancias relativas las calculamos como la suma de las abundancias parciales de cada colecta. Categorizamos cada una de las especies de visitantes como muy **abundantes** ***, cuando su número sobrepasaba los 500 individuos, por colecta. **Abundantes**** cuando las especies presentaban abundancias entre 100 y 450 individuos en cada colecta, **raras*** cuando las especies presentaban entre 5- 20 individuos luego de reunir abundancias de todas las colectas por inflorescencia. **Esporádicos +**, cuando las especies presentaban 1-4 individuos. **Ausentes** – cuando los visitantes no fueron encontrados en alguna de las Inflorescencias.

Eficiencia de polinizadores. El papel de los visitantes como polinizadores lo evaluamos calculando y comparando la importancia relativa de cada insecto en el flujo de

polen que realiza en cada palma, para ello calculamos el índice de valor de importancia de los polinizadores (IVIP) y la importancia relativa de cada polinizador (IRP) asociados a palmas, el cual evalúa la capacidad de transporte de polen, eficiencia y fidelidad de cada insecto, según la metodología descrita en Núñez & Rojas (2008). A partir del (IVIP) se calculó la importancia relativa de cada polinizador (IRP), y de acuerdo al IRP se categorizaron los visitantes en tres grupos: 1. polinizadores principales con alta eficiencia (Pae), 2. Polinizadores secundarios con baja eficiencia (Bae) y 3. Polinizadores ocasionales (Poc) y 4. Sin participación en la polinización (Nop).

Resultados

Morfología de la inflorescencia. Las estructuras reproductivas de *C. sasaimae* se agrupan en grandes inflorescencias interfoliarias, de color amarillo crema, poco olorosas de tipo panícula racemosa, cubierta por 6-7 brácteas pedunculares (Figura 2). Aunque *C. sasaimae* es una palma dioica, las inflorescencias de las palmas masculinas y femeninas siguen el mismo patrón estructural con un raquis o rama principal que sostiene las raquillas, insertas lateral y adaxialmente con ramificación de tercer orden. Las flores son unisexuales, solitarias, insertas sobre las raquillas que presentan una estructura en forma de Zig –Zag.

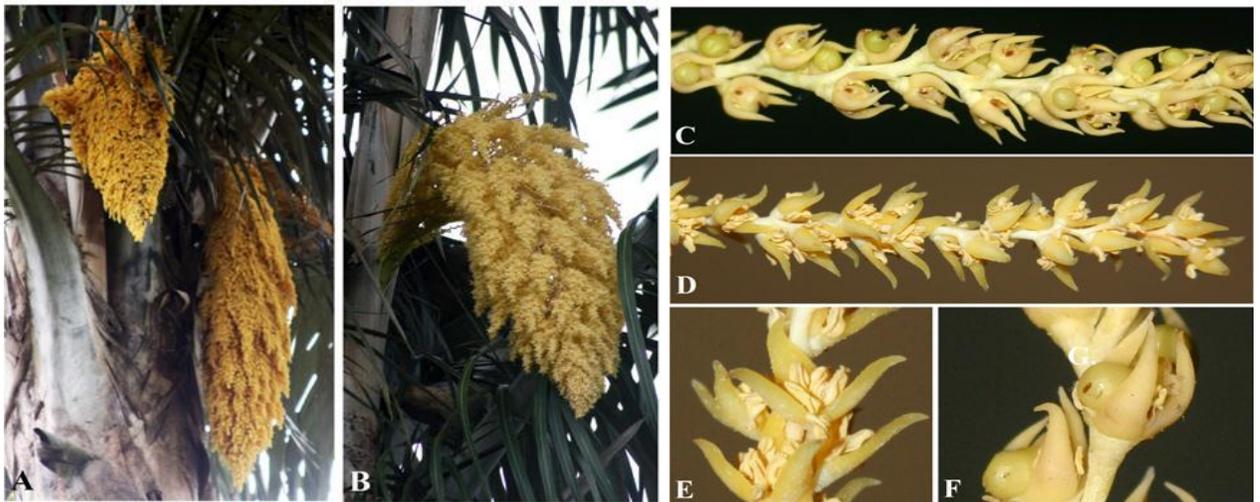


Figura 2. Reproductive structure of *C. sasaimae*: A. Male inflorescences B. Rachillae male inflorescence, C. Female inflorescence, D. Rachillae female inflorescences.

Una inflorescencia masculina están sostenidas por un pedunculo de 70 cm., un raquis de $1.09 \text{ m} \pm 0.71$ (SD, n=8) de largo el cual lleva en promedio 111.3 ± 15.4 (SD, n=8) raquillas de color crema, entre 44 y 4 cm de longitud, dispuesta en un solo plano (Figura 2-A). Cada raquilla sostienen en promedio 1079 ± 1847 (SD, n=240) flores amarillas crema de hasta 0.5 cm de largo (Figura 2-B). Las flores masculinas miden entre 0.3-0.4 cm de ancho y 0.5-0.7 cm de largo (Figura 2-B). Una inflorescencia puede llegar a tener 125900 ± 73628 (SD, n=8) flores masculinas (figura 2-A). Una inflorescencia femenina está sostenida por un pedunculo de 1m, tiene un raquis de $1.02 \text{ m} \pm 0.09$ (SD, n=8) de largo el cual lleva en promedio 128 ± 47.5 (SD, n=8) raquillas de color crema, entre 47.5 y 4 cm de longitud, dispuesta en un solo plano (Figura 2-C). Cada raquilla sostienen en promedio 524 ± 450 (SD, n=121) flores amarillas crema de hasta 1.5 cm de largo (Figura 2-D). Las flores femeninas miden entre 0.3-0.4 cm de ancho y 0.5-0.7 cm de largo, presenta pétalos lanceolados, longitudinalmente acuminados, y gineceo sincárpico (Figura 2-D). Una inflorescencia puede llegar a tener 51207 ± 25534 (SD, n=8) flores femeninas (Figura 2-C). Los frutos se encuentran en grandes racimos o infrutescencias (Figura 3-A), y cada palma puede producir en promedio entre 12 ± 2.79 (SD=30) infrutescencias (Figura 3-B). Cada fruto es una drupa globosa, revestida por un epicarpio liso de color rojo anaranjado, con un diámetro de 1.5-1.8 cm de longitud (Figura 3C).

Desarrollo de la inflorescencia. Las inflorescencias masculinas y femeninas de *C. sasaimé*, pasan por varias etapas de desarrollo que se inicia desde que emerge cada inflorescencia hasta cuando han cumplido su función reproductiva, que es la de liberar el polen en las masculinas y dispersar los frutos en la femeninas. El tiempo de desarrollo de una inflorescencia masculina desde que inicia el desarrollo de la bráctea hasta la senescencia de sus flores es de 37 ± 8 días (SD, n=32), y en las inflorescencias femeninas desde el desarrollo de la bráctea hasta la caída de los frutos es de 310 ± 14 días (n=50) Figura 4.



Figure 3. *C. sasaimae*: A. Habit, B. Set infrutescences, C. Set fruits

Desarrollo de la bráctea: Esta fase de desarrollo inicia desde el momento en que la bráctea surge del perfil, y es visible en el interior de la corona, hasta cuando queda erecta y completamente expuesta. El tiempo en que tarda en desarrollarse la bráctea fue de 30-32 días tanto en las inflorescencias femeninas como masculinas. **Apertura de la bráctea:** Esta fase inicia en las horas de la mañana tanto en inflorescencias femeninas como masculinas; la presión que ejerce la inflorescencia en el interior de la bráctea hace que en la parte más distal de la bráctea, haya una pequeña incisión, por el cual da paso a la exposición de la inflorescencia, fase por la cual tiene una duración de 2-3 horas. **Preantesis:** En el momento en la

inflorescencia ha sido expuesta, los estambres de las flores, empiezan a hincharse para poder liberar el polen; en las flores pistiladas, los estigmas inician a plegarse para poder capturar el polen transportado por los insectos. **Antesis.** En esta fase los estambres abren y liberan el polen; en las flores pistiladas inicia la receptividad de los estigmas. **Desarrollo y maduración de frutos.** Una vez polinizada la flor inicia la maduración del ovario el cual va tomando forma de un fruto pequeño, de color verde oliva, el tamaño se incrementa con el paso de los días hasta cuando el fruto ha alcanzado el tamaño final de desarrollo. Desde la polinización, un fruto tarda entre 8-9 meses en desarrollarse y entre 55-60 días en madurar. **Caída de flores y frutos.** En las inflorescencias masculinas una vez se secan todas las flores, éstas quedan persistentes en las raquillas, tornándose sus partes de una coloración café y permanece sobre la palma varios meses o incluso hasta el siguiente evento reproductivo. Una vez maduros los frutos inicia la caída de estos, lo cual puede tardar entre 3 a 4 semanas.

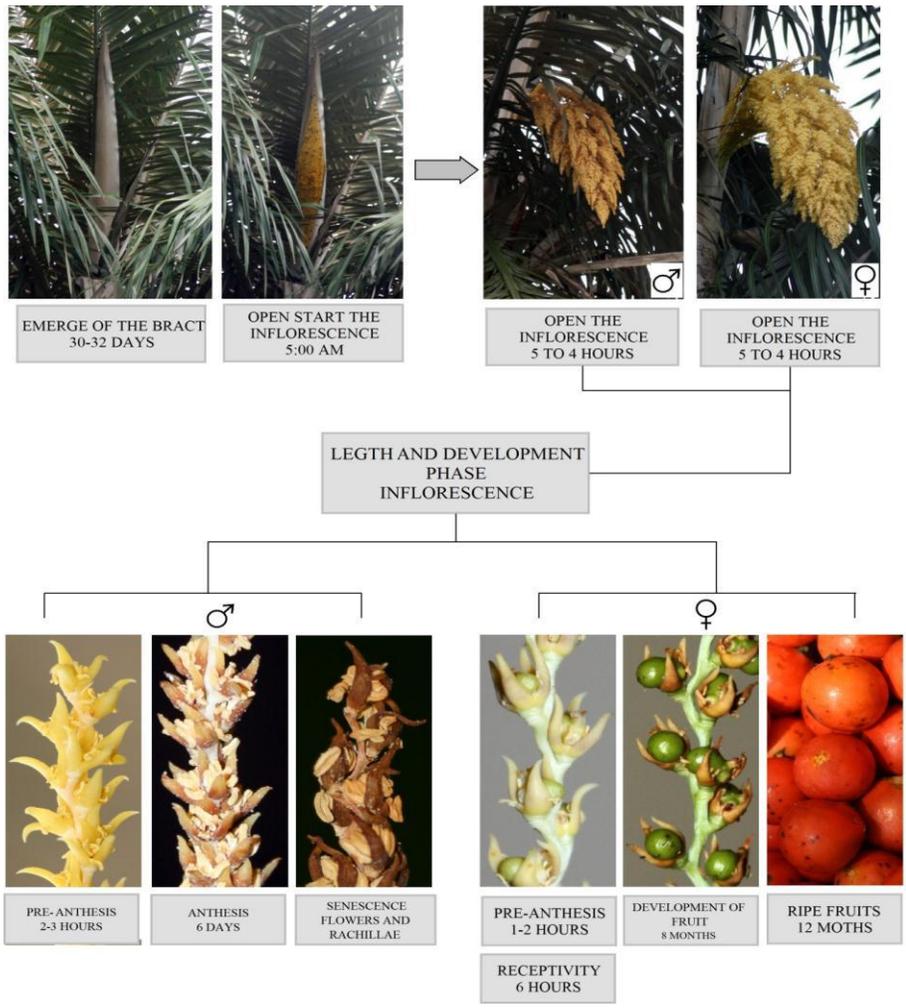


Figure 4. Developed inflorescences in male and female inflorescence in *C. sasaimae*.

Fenología de la población. La fenología reproductiva de *C. sasaimae* se caracteriza presentar variación en los tiempos de producción de inflorescencias masculinas, femeninas y de frutos (Figura 5). La producción de inflorescencias masculinas se mantiene generalmente a lo largo del año, ha acepción de los meses de agosto y septiembre del 2012. Las inflorescencias femeninas, también mantiene una floración a lo largo del año; iniciando su producción en los meses de febrero hasta noviembre y con un pico de producción en los meses de marzo y mayo de 2011; periodo que coincide con el de mayor producción de inflorescencias masculinas. Las infrutescencias comienzan a producirse nueve meses después de la primera floración, en el mes de noviembre de 2011, con un picos de producción en el mes de diciembre, enero y marzo, periodo que coincide con época de mayor precipitación (Figura 5).

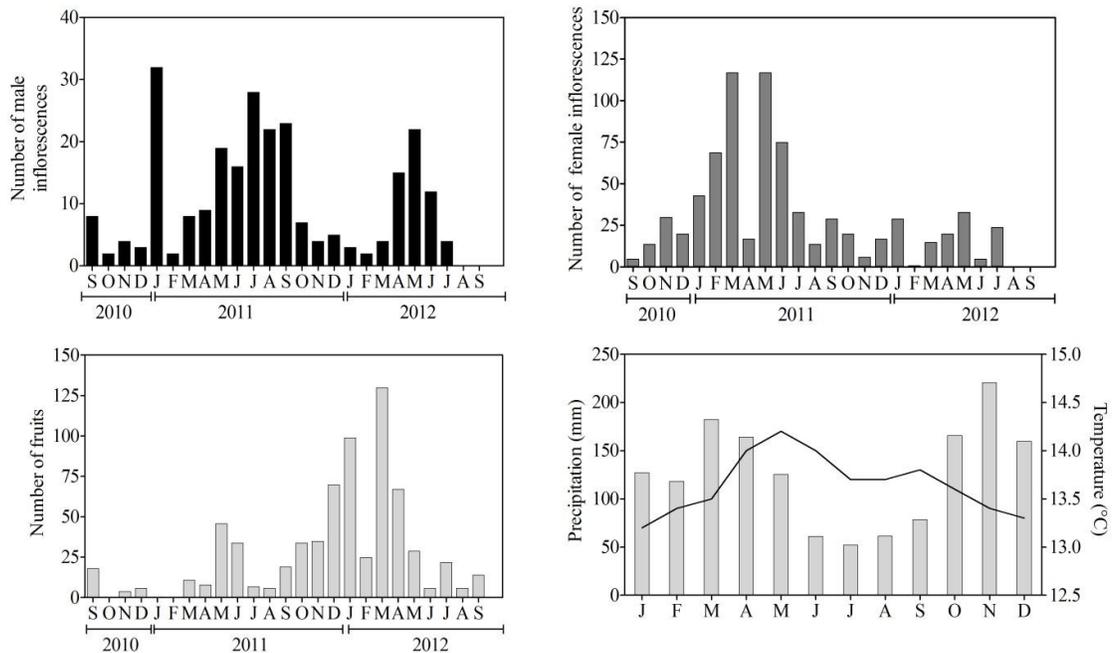


Figure 5. Reproductive phenology of *C. sasaimae*, from 20 months of study: A. Monthly production

of male inflorescences; B. Monthly production of female inflorescences; C. Monthly production of fruits; D. Monthly rainfall in San Francisco Cundinamarca, Sabaneta weather station.

La intensidad de la floración muestra que cada año florece entre un 80% de palmas masculinas y femeninas de la población, los individuos van alternando su período

reproductivo de manera asincrónica con pocos individuos floreciendo cada año. El 90% de las palmas masculinas florecieron durante los dos años o períodos reproductivos. En las palmas femeninas tan solo el 80% florecieron dos años consecutivos, de las cuales, todos los individuos femeninos repitieron floración en los dos años de estudio.

La funcionalidad y duración de las estructuras reproductivas de *C. sasaimae* es muy variable tanto en el tipo de flor (masculinas y femeninas) como en la escala de observación ya sea a nivel de la flor, raquillas, inflorescencias, individuos y de la población en general (Figura 6). Una flor masculina dura en antesis hasta 6 horas mientras una flor femenina puede durar hasta 24 horas. A nivel de la raquilla, las flores masculinas presentan un ritmo floración que se extiende hasta las primeras 24 horas, mientras las raquillas de las inflorescencias femeninas dura solamente 12 horas. Una inflorescencia masculina puede permanecer activa por 6 días entre tanto las inflorescencias femeninas pueden terminar la actividad a los 3 días. La duración en floración de cada individuo depende del número y de la sincronía de las inflorescencias que produzca cada uno. El número de inflorescencias por individuo registrada fue entre 8 ± 4 inflorescencias ($n=30$), en las masculinas y 12 ± 15 ($n=50$), en las femeninas. Al nivel del individuo las inflorescencias masculinas y femeninas pueden florecer sincrónicamente con un par de días de diferencia (Figura 6).

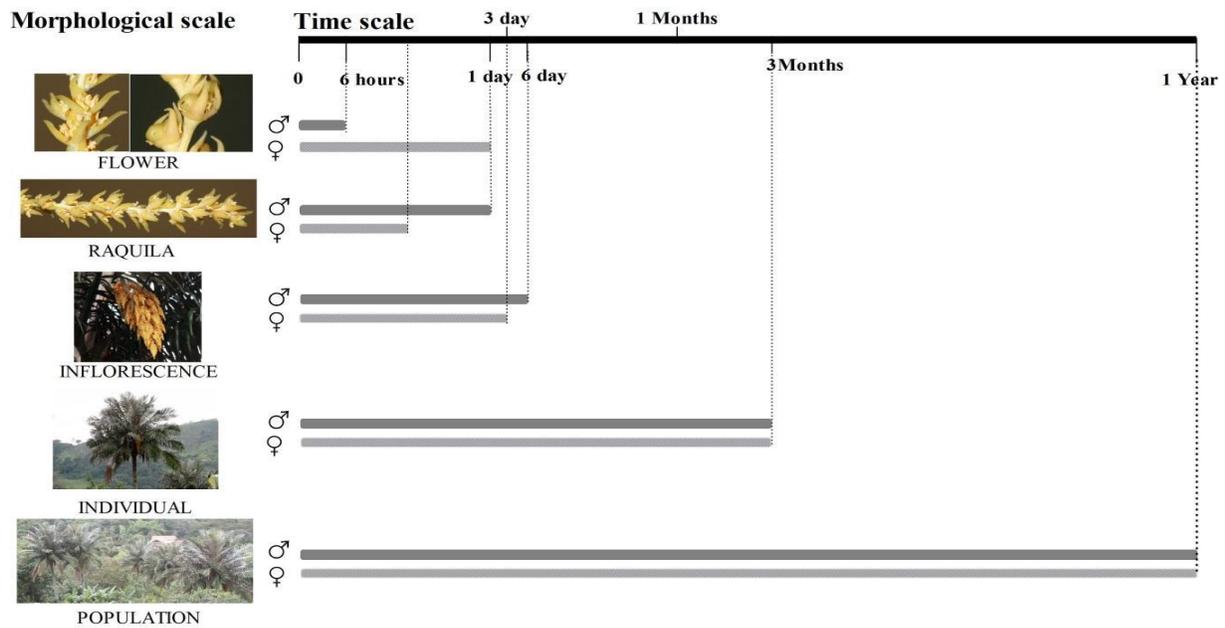


Figure 6. Floral phenology of *C. sasaimae*.

El comportamiento reproductivo descrito anteriormente tanto en intensidad como en duración de la actividad reproductiva permite establecer que las inflorescencias masculinas y femeninas se presentan durante todo el año, con unos picos de floración que coinciden, con la posibilidad de presentar flores en cualquier periodo del año, de tal forma que permite la presencia de frutos a lo largo de todo el año (Figura 6).

Biología floral. La maduración de las flores masculinas y la exposición del polen de las anteras ocurrió entre las 2 a 3 horas, después de ser expuesta la inflorescencia; siendo funcional solamente las primeras 24 horas. Luego entró en senescencia, cambiando de color marrón todas las estructuras florales y quedando persistente en las raquillas, cambio que se da dos días después. Al final de la tarde, se inicia la maduración de un nuevo grupo de flores que se mantiene por los seis días la oferta de polen. El ritmo diario de floración en las raquillas de las flores masculinas es sincronizado con pocas flores abiertas del primer al tercer día, con un pico de mayor floración entre el cuarto al quinto día y con la antesis de las restantes flores.

Las flores femeninas, inician a madurar y a replegar los estigmas para que puedan ser receptivas a los granos de polen, el cual dura entre 3 a 4 horas. Este proceso se inicia al momento que la bráctea hace antesis y la inflorescencia es liberada. Las flores femeninas presentaron un ritmo de floración muy variable, en ocasiones se pueden encontrar flores con los estigma receptivos coordinadamente, mientras que en otras ocasiones alternaron la antesis tanto a nivel de las raquillas, ramas e incluso en las inflorescencias de una misma palma (Figura6).

Aromas florales. Las inflorescencias masculinas y femeninas de *C. sasaimae* produjeron un suave, agradable aroma poco persistente al olfato humano. El análisis químico mostró que el aroma de las inflorescencias masculina y femenina fue similar en un 98% (índice de Sorensen) y que todas las muestras estuvieron conformadas por una mezcla que en promedio contenida 12 ± 2 (DS, rango 13-11, $n=2$) compuestos de los cuales [E]-5 Tetradeceno constituye el 83%, tetradecano 8,84% , y Decahidro -4,8,8-trimetil-9-metileno, [1S-(1,α., 3α.β., 4α., 8α.β)]1,4-Metanoazuleno 3,92, los cuales comprenden los compuestos químicos más predominante en la mezcla de los aromas de las inflorescencias masculinas e inflorescencias femeninas (Tabla 1).

Table 1. The number of floral scent samples analyzed, total amounts of volatiles (mg) collected per inflorescence per hour, quantitative and qualitative similarities in the floral scent composition between male inflorescences and female inflorescences *C. sasaimae*.

Floral scent	<i>C. sasaimae</i>	
	Male	Female
No. of inflorescences	2	2
Total/flavors/Flower/time	12	12
No. chemical compounds	13-11	13-11
Chemical compounds		
Alkenes		
(E)-5-Tridecene	0,971-0	0,971-0
[E]-3-Tridecene	0,97-0	0,97-0
[E]-5-Tetradecene	83,0-77,5	83,0-77,5
[E]-6-Tridecene	0,871-0	0,871-0
Saturated Alkenes		
Decamethyl Cyclopentasiloxane	0,379-0	0,379-0 0,554-
Pentadecane	0,554-0,508	0,508
Tetradecane	8,84-8,46	8,84-8,46
Tridecane	1,07-0	1,07-0 0,359-
Undecane	0,359-0,153	0,153
Butylhydroxytoluene	3,80-3,63	3,80-3,63
Decahydro -4,8,8-trimethyl-9-methylene, [1S-(1,α., 3a.β., 4α., 8a.β)]1,4-Metanoazulene	3,92	3,92 0,708-
Decano	0,708-0,289	0,289
Dodecano	0,370-0147	0,370-0147
p-xileno	1,36-0,289	1,36-0,289
Terpene		
D-Limoneno	0,959-0,305	0,959- 0,305

Visitantes florales y Polinizadores. Las inflorescencias masculinas de *C. sasaimae* fueron visitadas por 39 especies de insectos y otros artrópodos, mientras en las inflorescencias femeninas tan solo 15 especies la visitaron (Figura 7). El Orden coleóptera fue el más diverso y las familias con el mayor número de especies fueron Apidea con 7 especies, Chrysomelidae y Diptera con 5 especies (Tabla 2).

Table 2. Visitors insects specificity of *C. sasaimae*. Abundances indicated like *** more abundants (>500 individuos); ** abundants (<500), * rare (5-20), + esporadic (1-5) y 0 absent. (M) male and (F) female inflorescence.

ORDEN-FAMILIA/Género	<i>C. sasaimae</i>		Eficiencia
	Male	Female	
COLEOPTERA			
Sp.1	*	0	Nop
Sp.2	*	0	Nop
NITIDULIDAE			
<i>M. pulchra</i>	***	***	Pae
<i>M. rotundula</i>	***	*	Bae
<i>M. hisamatsui</i>	*	0	Nop
CURCULIONIDAE			
Derelonimi Sp2	*	+	Nop
CHRYSOMELIDAE			
Sp.7	*	0	Nop
Sp.8	+	0	Nop
Sp.9	*	0	Nop
Sp.10	*	0	Nop
Sp.11	+	0	Nop
SCARABAEIDAE			
Dynastinae			
<i>Ancognatha vulgaris</i>	+	0	Nop
BRUCHIDAE			
<i>Caryobourus chirichencis</i>	*	0	Nop
STHAPHYLINIDAE			
Aleocharinae			
Sp.1	*	+	Nop
Sp.4	*	0	Nop
Sp.7	+	0	Nop
Sp.9	+	0	Nop
HYMENOPTERA			
APIDAE			
<i>Apis mellifera</i>	***	0	Nop
Meliponiae			
Sp.1	***	+	Nop
Sp.2	**	+	Nop
Sp.3	*	0	Nop

Sp.4	*	0	Nop
<i>Paratrigona eutaeniata</i>	***	+	Poc
<i>Trigona handlirsch</i>	***	+	Bae
HALICTIDAE			
<i>Habralictus</i> sp. 1	**	+	Nop
<i>Habralictus</i> sp. 2	*	+	Nop
BRACONIDAE			
Sp.1	+	0	Nop
Sp.2	*	0	Nop
Sp.3	*	+	Nop
Sp.4	*	0	Nop
VESPIDAE			
Sp.2	*	0	Nop
Sp.3	+	+	Nop
Sp.4	*	0	Nop
DIPTERA			
Sp.1	*	+	Nop
Sp.2	*	+	Nop
Sp.3	+	0	Nop
Sp.4	+	0	Nop
Sp.5	*	0	Nop
HETEROPTERA			
ANTHOCORIDAE			
Sp.1	*	+	Nop

Abundancia. Las abundancias de los visitantes tanto en inflorescencias masculinas como femeninas, se caracterizó por tener pocas especies muy abundantes y la gran mayoría de las especies con pocos individuos. En ambos tipos de inflorescencias *M. pulchra* (Nitidulidae.

Coleoptera) fue el más abundante con promedios de 12000 insectos por colecta en inflorescencias masculinas y 700 en las femeninas (Figura 9), el resto de los visitantes presentó abundancias que no sobre pasan los 200 individuos y generalmente su actividad y abundancia se concentró en las inflorescencias masculinas (Figura 8). La hora de llegada de los visitantes florales fue diurna (05:30 a 10:00 horas) y coincidió con la hora de apertura de la inflorescencia y la liberación del aroma floral. A medida que las flores maduraban y exponían el polen, una nube de visitantes con varias especies mezcladas accedía a las flores. Esto se repetía día tras día a lo largo de toda la fase. La

gran mayoría de visitantes que llegaron a las inflorescencias masculinas, presentaron comportamientos y aprovechamiento de recursos florales de manera particular.

Figure 7. Flower visitors in *C. sasaimae*: A. *M. pulchra*, B. Meliponini sp.4, C. Vespid Sp.1, D. Meliponini Sp3. E. Diptera sp.1, F. Coleoptera sp., G. *A. meliphera*, H. *M. pulchra* with pollen.

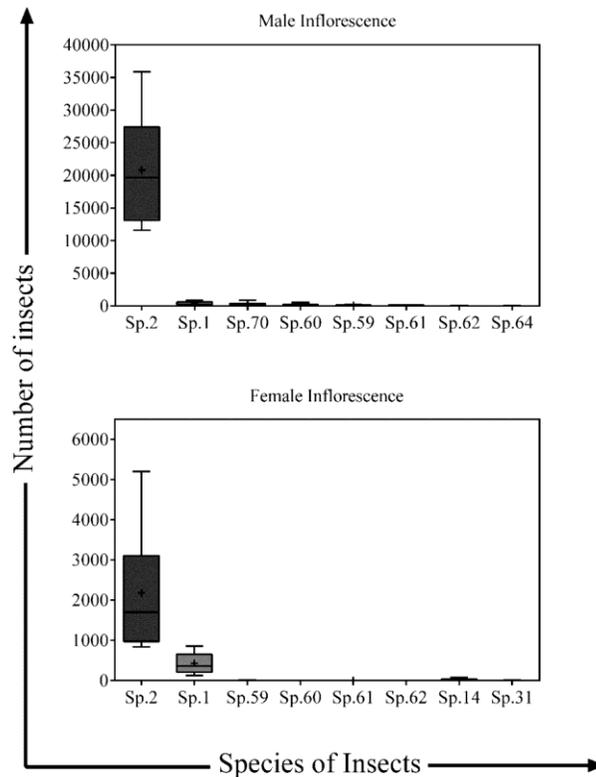


Figure 8. Relative abundances of some floral visitors in male inflorescences (m) and female inflorescences (f): A. **Mp**: *M. pulchra*, B. **Mr**: *M. rotundula*, C. **Pe**: *P. eutaeniata*, **Th**: *T. handlirsch*.

Dependiendo del tipo y cantidad de recompensas que las inflorescencias ofrecían, los insectos permanecían o abandonaban la inflorescencia. Las recompensas ofrecidas fueron alimento (polen, presas vivas y tejidos florales), ubicación de parejas, y sitios para el desarrollo de sus estados inmaduros.

En las inflorescencias femeninas el comportamiento de los visitantes varió en la permanencia y la actividad en la inflorescencia. La hora de llegada fue similar entre las 05:30 a 10:00 horas y la nube de visitantes correspondieron a *M. pulchra* y algunas especies de abejas de la tribu Meliponini. Estos insectos accedían a las flores y tenían contacto con los estigmas pero abandonaban la flor al no encontrar recompensa; algunos de ellos se concentraban a los alrededores del óvulo por unos segundos y nuevamente volaban hacia otra flor, comportamiento que se repetía durante varias horas hasta que abandonaban la inflorescencia definitivamente. En las inflorescencias femeninas la actividad era muy baja la mayor parte del tiempo, contrario a la gran actividad en las inflorescencias masculinas incluso cuando ya se han secado las últimas flores.

Eficiencia de polinizadores.

La participación de los visitantes florales en el flujo de polen en cada palma varió entre especies. De las 15 especies de insectos que visitan las inflorescencias femeninas (Tabla 2), solamente 8 especies presentaron capacidad de transporte de polen (Tabla 3). Al calcular la importancia relativa de cada visitante como polinizador, arrojó que *M. pulchra*, es el principal polinizador, con una eficiencia del 92.8 %, y como posibles polinizadores secundarios *M. rotundula* con un 4%, seguido de especies de la tribu Meliponini: Apidae (Tabla 3).

Table 3. Importance value index as polinator (IVIP) to insects visitors from *C. sasaimae*. Values calculated from relative abundances in female phase (AB), and pollen carrying capacity (PCC).

Especies	AB	PCC	IVIP	IRIP
<i>M. pulchra</i>	14089	612	8622468	92.82
<i>M. rotundula</i>	744	596	443424	4.77
<i>P. eutaeniata</i>	122	420	51240	0.55
<i>T. handlirsch</i>	346	456	157776	1.69
Meliponini Sp.1	105	115	12075	0.12
Meliponini Sp.2	23	76	1748	0.018
<i>Habralictus</i> Sp.1	15	12	180	0.00193
<i>Habralictus</i> Sp. 2	12	25	300	0.00322

Éxito Reproductivo. *C. sasaimae* registra una tasa muy baja de producción de frutos. Según el estadístico de Kruskal-Wallis (ANOVA), la relación de número de flores, frutos desarrollados y abortos palmas presentan diferencias significativas ($U= 11.79$, $P=0.0028$) (figure 9). Según el análisis de comparaciones múltiples de Dunn's, se encuentra que existes diferencias entre Frutos vrs. Flores ($\alpha: 0.05$; $P=0.0189$), y Flores y abortos ($\alpha: 0.05$; $P=0.0024$). Al calcular la relación frutos formados/flores, encontró que del total de flores que produce un individuo femenino solamente 54.6%, alcanzan desarrollarse y madurar.

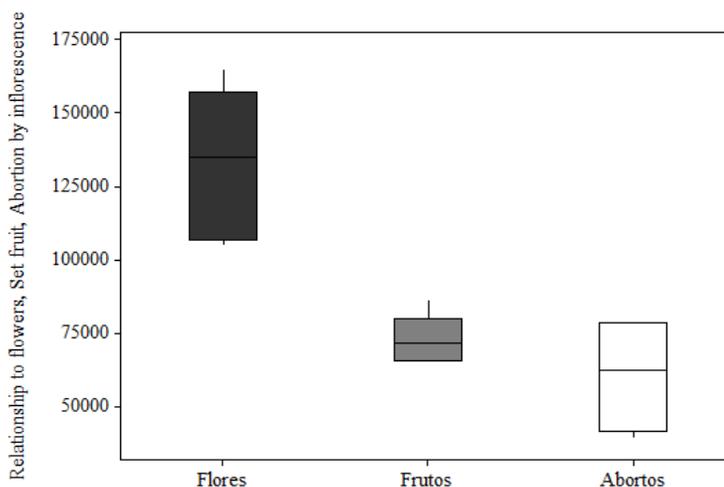


Figure 9. Relación flores, frutos y abortos por inflorescencia en *C. Sasaimae*

Discusión

Se describe por primera vez la ecología de la polinización de una especie del género *Ceroxylon*, endémica de los andes de Colombia. Este estudio demuestra que *C. sasaimae* es polinizada por coleópteros (síndrome de cantarofilia), ya que sus inflorescencias presentan características como antesis cortas, flores sin atractivo visual, de colores amarillo cremas, ausencia de néctar, abundante polen como recompensa floral, producción de aromas y flores aptas para ser utilizadas como sitios de reproducción para sus polinizadores. Características comparables que presenta la gran mayoría de especies de palmas de los géneros *Attalea*, *Oenocarpus*, *Bactris*, *Acrocomia*, *Phytelphas* que presenta el mismo síndrome de polinización (Faegri & Van der Pijl 1979, Henderson 1986, Dafni 1992, Bernal 1998, Henderson 2002, Núñez & Rojas 2008).

Las inflorescencias masculinas de *C. sasaimae* son una fuente inagotables de recurso floral (polen, tejido vegetal) el cual atraen una gran diversidad y abundantes insectos visitantes (tabla 3), representadas especialmente por la familia Apidae, el cual registramos el mayor número de especies abejas de la tribu Meliponini, visitando una inflorescencia de palma (Figura 7). Adicional a esto especies de Nitidulidae como *Mystrops pulchra*, fue la especie la más abundante, encontrándose entre 10000 a 20000 individuos en una inflorescencia. En la inflorescencia femenina, sus características florales permiten que no sean atractivas para atraer visitantes. El aroma floral se convierte en un fuerte mecanismo de atracción para atraer sus polinizadores, imitando el aroma floral de la inflorescencia masculina (Tabla 1). Estas estrategias de atracción por mimetismo olfativo, se ha registrado en otras especies como de palmas *Phytelephas semanii*, *Attaleas alleni* (Bernal 1998, Núñez *et al.* 2005, 2007).

Al comparar las características florales para el género *Ceroxylon* (Sanín & Galeano 2010), se evidencia que siguen un mismo patrón en sus características morfológicas: inflorescencias unisexuales, de coloración amarillo crema, forma romboide, raquillas con ramificación hasta de tercer orden y en zig-zag (Figura 16). A nivel de flor se observa también, que las flores masculinas, son solitarias, insertas sobre las raquillas, tripetaladas, pétalos en forma de triángulo, en muchos casos presentando entre 6-20 estambres (Sanín & Galeano 2010). Evidencia que nos permite afirmar, la más mínima posibilidad de que no exista aislamiento mecánico para los polinizadores para el género *Ceroxylon*.

Del gran número de insectos y diversidad de especies que llegan a las inflorescencias masculinas, solamente 15 especies se encuentran presentes en las inflorescencias femeninas (Tabla 3). Al determinar el papel en la polinización de los visitantes florales, el IVIP e IRP para polinizadores de palmas, de los 23 especies que visitan las inflorescencias masculinas y de que visitan las inflorescencias femeninas, tan solo *M. pulchra* es el polinizador efectivo, ya que transfiere de manera eficiente cerca del 92.8 % de polen que fertiliza las flores. Especies como *M. rotundula* y *T. handlirsch*, participan en menor grado en el flujo de polen (Tabla 3). Aunque en este trabajo es la primera vez que se define el principal de para una palma de cera; *M. pulchra*, en conjunto con otras especies como *M. rotundula*, *M. delgadoi*, *M. hisamatsui* entre otras, también se les han

encontrado visitando otra especie de palmas de cera como *C. alpinum* (Kirejtshuk y Couturier 2009), esto evidenciado la importancia de las especies de *Mystrops* en los procesos reproductivos en las especies de palmas del género *Ceroxylon*.

El hecho de los polinizadores de las tres especies de palmas pertenezcan a los mismos grupos taxonómicos (Mystropini: Nitidulidae y Derelomini: Curculionidae, coleóptera), y sean los mismo especies *M. rotundula* y *M. pulchra*, las convierte en el primer caso en el cual, especies de un mismo género de palmas son polinizadas por una misma especies de *Mystrops*: Nitidulidae. En el caso de *C. sasaimae* y *C. alpinum*, a diferencias de sus tres especies hermanas *M. pulchra* es el principal polinizador, ya que vierte el 95% del polen de las demás insectos visitantes, seguido de *M. rotundula* (Carreño *et al.* Datos sin publicar 1, Núñez *et al.* Datos sin publicar 2).

Se ha evidenciado en palmas neotropicales, existe una fuerte dependencia de las especies de *Mystrops*, con la inflorescencias de palmas (Núñez *et al.* 2005, Núñez & Rojas 2008). Se han registrados un total de más de 80 especies de *Mystrops* asociados a palmas de Colombia, cumpliendo un importante papel en los procesos reproductivos de estas especies de palmas (Núñez & Galeano 2010). Pueden cumplir una función como polinizadores principales en especies del género *Attalea butyracea* (Mesa *et al.* 2008), *A. espiciosa* (Kuchmeister *et al.* 1992), *Mauritia flexuosa* *Phytelephas aequatorialis* (Ervik 1995), *Wettinia quinaria* (Núñez *et al.* 2005); o como co-polinizadores en *Acrocomia aculeata* (Scariot *et al.* 1991), *Astrocaryum mexicanum* (Búrquez *et al.* 1987), *Elaeis guinensis* (Genty *et al.* 1986), *Oenocarpus bataua* (Núñez & Rojas 2010) entre otras. Tal grado de asociación, ha llegado a sugerir la existencia de procesos co-evolutivos entre las especies de *Mystrops* y las palmas Neotropicales (Henderson 1986, Silberbauer & Gottsberger 1990, Henderson 2002, Núñez *et al.* 2005).

Como resultado de los procesos de polinización de *C. sasaimae*, los resultados sugieren que son altamente eficientes. En una inflorescencias femenina puede llegar a desarrollar un porcentaje alto de frutos (54.6 %). con respecto al número de flores formadas, sumado a esto el alto número de infrutescencias que pueden ser producidos por una palmas, llegando registrar de 15 - 20 infrutescencias. Lo más sorprendente de este estudio, es que de los 58 individuos femeninos registrados para este estudio, la

producción de frutos fue constante durante los 20 meses de estudio (Figura 5). Al comparar la producción de frutos en otras palmas dioicas, *Chamedorea alternans* (75%), y *Phytelephas seemanni* (73.9%) fueron altamente eficientes (Bernal 1996, Otero & Oyama 2001).

La dependencia entre las plantas dioicas y sus polinizadores es un factor crítico para la reproducción (Renner & Rickefs 1995, Weiblen *et al.* 2000). Por lo tanto, la planta debe proveer medios de atracción, compensación y mantenimiento a los polinizadores para asegurarse con ello la reproducción. En el caso de *C. sasaimae* el servicio de la polinización parece estar asegurado dado el alto número de insectos que visitan sus flores (Tabla 2); sin embargo nuestros resultados muestran que pocas especies participan realmente en la polinización (Tabla3), básicamente porque la actividad de la mayoría de insectos se centra en las flores masculinas en donde encuentran gran cantidad de polen - principal recompensa de la palma-y no visitan las flores femeninas o lo hacen en muy bajo número. Este caso de alta diversidad de visitantes pero con poca participación en la polinización es uno de los fenómenos que caracteriza a las palmas tropicales y ha sido ampliamente documentado (Búrquez *et al.* 1987, Anderson *et al.* 1988, Ervik 1995, Küchmeister *et al.* 1997, Núñez *et al.* 2005, Núñez & Rojas 2008, Fava *et al.* 2011).

Estudios complementarios de visitantes florales de seis especies realizados en otras zonas de la los Andes (Núñez *et al.* datos sin publicar) muestran el mismo comportamiento, grado de asociación de las especies del género *Ceroxylon* y especies de *Mystrops* de hecho todas las especies de *Ceroxylon* son polinizadas por *Mystrops pulcra* y *Mystrops rotundula*. Esto evidencia un mutualismo que al parecer no solo ocurre en Colombia sino que se repite a lo largo del rango de distribución de la palma, ya que este polinizador ha sido encontrado también en Venezuela y en varias localidades de Brasil y Perú (Kirejtshuk & Couturier 2010).

En consecuencia, atributos como constancia en la visita, especificidad, eficiencia en transporte de polen y presencia de la asociación en el amplio rango de distribución, son evidencia de peso para reconocer la íntima asociación, la importancia en la polinización, la dependencia mutua y por supuesto la especialización entre *Mystrops pulcra* y las flores de *C. sasaimae*. La especialización entre especies de *Mystrops* y palmas ha sido sugerida y reconocida en otras contribuciones (Henderson 1986, Silberbauer &

Gottsberger 1990, Jelínek 1992, Ervik 1993, Kirejtshuk 1997, Henderson 2002, Núñez *et al.* 2005, Nuñez 2007, Kirejtshuk & Coututier 2010).

Por otra parte, el papel de las flores femeninas está relacionado exclusivamente con la atracción de los polinizadores, asegurando con ello que los insectos depositen los granos de polen en los estigmas de cada flor en el momento y en la cantidad adecuada. Para ello el aroma floral juega un papel fundamental, y el mecanismo de atracción de los polinizadores conocido como mimetismo químico, es muy frecuente en las palmas (Knudsen & Tollsten. 1993, Borchsenius 1997, Knudsen 1999, Ervik *et al.* 1999, Knudsen *et al.* 1999, Núñez *et al.* 2005, Nuñez 2007, Nuñez & Rojas 2008).

El mimetismo químico es un mecanismo en el cual las inflorescencias femeninas imitan el aroma floral de las masculinas. En el caso de *C. sasaimae* no hay problema para que ocurra el “engaño” dada la similaridad de los aromas, 95% en los dos tipos de inflorescencias. El mecanismo es simple pero muy eficiente y se puede explicar de la manera siguiente. Dado que existe alta dependencia de los polinizadores por las inflorescencias masculinas y los insectos reconocen el aroma, el cual al ser liberado les da información de la ubicación de la inflorescencia, las inflorescencias femeninas con tan solo imitar dicho aroma aseguran la llegada de gran cantidad de insectos que acceden a la inflorescencia esperando encontrar polen y demás recompensas. Una vez han llegado a la fuente del aroma, los insectos recorren la inflorescencia y se posan en las flores depositando el polen sobre los estigmas; al no encontrar recompensa, abandonan la inflorescencia habiendo dejado el polen sobre los estigmas, iniciando así el proceso de fertilización.

En estudios recientes, se encontrado que la similitud en los aromas florales no es solamente en esta especie, si no también en 5 especies del genero *Ceroxylon* (Carreño *et al.* 2013)

Teniendo en cuenta, que características como, la similitud morfológica en las estructuras florales (Figura 16), separación en los temporal en los eventos reproductivos (Figura 7), oferta de recurso (polen, tejido floral, sitios de encuentro, sitios de ovoposición), similitud en la composición química de los aromas en las tres especies de palmas (Tabla2) y un

alto porcentaje en la producción de frutos, permite sugerir que entre *C. parvifrons*, *C. ventricosum* y *C. vogelianum* comparten (Figura 12) y mantienen sus principales polinizadores como lo son *M. rotundula* y *M. pulchra*; una razón más para explicar su alta eficiencia reproductiva de estas especies (Figura 15).

Otra adaptación importante de *C. sasaimae* y que acompaña la atracción de los polinizadores por mimetismo químico explicada anteriormente, la encontramos en la coincidencia en el período e intensidad de producción de inflorescencias masculinas y femeninas en la zona (Figura 6). La coincidencia en número y duración de las inflorescencias de los dos sexos limita las barreras del flujo de polen y aumenta la eficiencia en su transferencia debido a que el insecto encuentra más rápidamente la inflorescencia disminuyendo el gasto energético por desplazamientos en los períodos de poca producción. De igual manera, un número alto de inflorescencias y en proporciones por igual (macho y hembra), aumenta la probabilidad de éxito reproductivo debido a que el insecto cargado de polen tiene la misma probabilidad de ser engañado, es decir de llegar a una inflorescencia femenina y depositar el polen o ser atraído a una inflorescencia masculina donde será recompensado con gran cantidad de polen y demás beneficios que allí encuentra.

Al parecer este grupo de características, permite que estas tres especies de palmas adopten una estrategia de cooperación y facilitación de recursos, para poder enfrentarse y estar sujetas a las condiciones climatológicas extremas que presentan los ecosistemas Andino (McCall & Primack 1992); con una alta posibilidad de que este mismo mecanismo se esté repitiendo para las demás especies de palmas de Cera para los Andes de Sur América, ya que se han encontrado evidencias del mismo grupo de polinizadores en *C. quindiuense* y de *C. peruvianum* en los ande Perú (Kuchmeister 2009 y Núñez Comunicación personal).

De acuerdo a todas las características anteriormente mencionadas, se puede concluir que esta especie es reproductivamente eficiente. Este hecho indica que debido a que las distribuciones poblacionales encontradas entre los municipios aledaños, se encuentran establecidas dentro de áreas donde se encuentran establecido cultivos, y actividades ganaderas, impiden que las futuras plántulas, puedan establecerse y que haya un remplazo de los individuos adultos, dentro de las poblaciones.

Por ello es conveniente implementar planes de conservación *insitu*, donde se pueda ayudar a las poblaciones, con la introducción de nuevas plantas y elaborar unos mejores planes para el uso del suelo donde se quiera conservar la especie.

Literatura citada

Anderson, A., B. Overal & A. Henderson. 1988. Pollination ecology of a forest dominant palm (*Orbignia phalerata* Mart.) in northern Brazil. *Biotropica* 20: 192-250.

Barfod, A., M. Hagen & F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*. 108: 1503-1516

Bernal, R. 1998. The grow forms of *Phytelephas seemanni* -- a potentially immortal solitary palm. *Principes* 42: 15-23.

Bernal, R. & Galeano, G. 2006. Endargement of Colombia Palms (Arecaceae): change over 18 years. *Botanical Journal of the Lennean Society* 151: 151-163.

Bernal, R & Manrique, H. 2012. The Critically Endangered *Ceroxylon sasaimae* Rediscovered in the Wild. *Palms*: Vol. 56(1) 2012

Bernal, R. & F. Ervik. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemanni* in Colombia: an adaptation to staphylinidae beetles. *Biotropica* 28: 682-696.

Borchsenius, F. 1993. Flowering biology and insect visitation of three Ecuadorean *Aiphanes* species. *Principes* 37: 139-150.

Borchsenius & M. R. Moraes. 2006. Diversidad y usos de palmeras andinas (Arecaceae). Pp 412–433. En: M. Moraes-R, B. Ollgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius, & H. Balslev (eds). *Botánica Económica de los Andes Centrales*. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.

Brchenius, F. 1997. Flowering biology of *Geonomairena* and *G. cuneatavar. sodiroi* (Arecaceae). *Plant Systematic and Evolution*. 208: 187-196.

Braun, A. 1977. Generalidades sobre *Ceroxylon klopstockiana*. *Acta Botánica Venezolana* 12: 247-265.

Búrquez, A. J. Sarukhan & A. Pedraza. 1987. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. Botanical Journal Linnean Society. 94: 407-419.

Carreño, J. 2013. Ecología de la polinización de tres especies de palmas de cera (arecaceae) *Ceroxylon parvifrons*, *Ceroxylon ventricosum*, *Ceroxylon vogelianum* en los Andes de Colombia. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Bogotá Colombia

Dafni, A. 1992. Pollination ecology. A practical approach. Oxford University Press, Oxford.

Ervik, F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* (Calamoidea) and *Aphandra natalia*, in Ecuador (Phytelephantoidea). Page 7 - 12, En: W. Barthlott, C. Naumann, C. Schmidt -Loske & K. Schuchmann (ed). Animal - plant Interaction in Environmental Zoologisches.

Ervik, F. 1995. Comparative studies of pollination biology in Neotropical Palms. PhD thesis. University of Aarhus, Denmark.

Fava, W., W. da Silva & M. Sigrist. 2011. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae: Arecoideae). Phenology and pollination ecology in the panatanal, Brazil. 6: 575-584

Faegri, K. & L. Van Der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. New York

Galeano, G & R. Bernal. 2005. Palmas. Pp 59-224. En: Calderon, E., G. Galeano & N. García, Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen 2: Palmas, Frailejones y Zamias. La Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia. Instituto Alexander von Humboldt-Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia-Ministerio del Medio Ambiente. Vivienda Desarrollo territorial.

Galeano, G. & Bernal, R. 2010. Guía de palmas de Colombia. Universidad Nacional de Colombia.

Galeano, G. 1995. Novedades en el género *Ceroxylon* (Palmae). Caldasia 17(82): 395-408.

Genty, P., A. Garzón, F. Lucchini & G. Delvare. 1986. Polinización entomófila de la palma africana en América Tropical. Oléagineux 41: 99-112.

Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. Botanical Review. 52(3): 221-112.

Henderson, A., G. 2002. Evolution and ecology of palms. The New York.

Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. Field Guide to the Palmas of the Americas. Princeton University Press, Princeton. 352 pp.

Henderson, A., R. Pardini, J. F. Dos Santos Rebello, S. Vanin & D. Almeida. 2000. Pollination of *Bactris* (Palmae) in amazon forest. *Brittonia* 52(2): 160-171.

Jelinek, J. 1992. Nitidulidae Coleoptera associated with flowers of oil palm, *Elaeis guinensis* (Arecales, Arecaceae) in Rwanda. *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 89: 409-428.

Kearns, C.A. & D.W. Inouye. 1994. Fly pollination of *Linumlewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany* 81:1091-1095.

Kirejtshuk, G. A & Couturier G. 2010. Sapbeetles of the tribe Mystropini (Coleoptera: Nitidulidae) associated with South American palminflorescence. *Annual Society Entomology France*, 46 (3–4) : 367-42.

Kirejtshuk, G. A. 2009. Species of Mystropini (Coleoptera, Nitidulidae) Associated with Inflorescence of Palm *Ceroxylon quindiuense* (KARST.) H. Wendl. (Arecaceae) from Perú. *Japan Journal Systematic Entomology*, 15(1): 57–77.

Knudsen, J.T. & L. Tollsten. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnaean Society*. 113: 263–284.

Knudsen J. T. 1999. Floral scent chemistry in *Geonoma* palms (Palmae: Geonomeae) and its importance in maintaining reproductive isolation. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 83: 141-168.

Kirejtshuk, A. G. 1997. On the evolution of anthophilous Nitidulidae (Coleoptera) in tropical and subtropical regions. *Bonner Zoologische Beiträge*. 47: 111-134

Küchmeister, H., I. Silberbauer-Gottsberger & G. Gottsberger 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Systematics and Evolution*. 206: 71-97

Kuchmeister, H, G. Gottsberger & I. Silberbauer-Gottsberger. 1992. Pollination biology of *Orbignyaspectabilisa* "monoicius" Amazonian palm. In W. Barthlott, C. Nauman, C. Schmidtloske and K. Schumann (Eds). *Animal- plant interaction in tropical environments, zoologische forschungsinstitut and museum Alexander Koenig, bonnalemania* Pp 66-76.

Lara, C. 2011. Demografía y fenología reproductiva de la palma *Wettiniakalbreyeri* (Burret) en un Bosque Alto Andino de Colombia. Tesis de Maestría: Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.

Macía, M., P. Armesilla, R. Cámara-Leret, N. Paniagua-Zambrana, S. Villalba, H. Balslev & M. Pardo-De-Santayana. 2011. Palm uses in northwestern South America: a quantitative review. *The Botanical Review*.77: 462–570.

Mesa S. & L. Romero 2008. Biología reproductiva y polinización en *Attalea butyracea* y *Attalea insignis* en Casanare Colombia. Trabajo de grado para optar al título de Biólogos. Unitrónico.

Núñez L. A, & Carreño, J., Galeano. Ecología de la polinización de la palma *Wettinia praemorsa* en Casanare-Colombia. Datos sin publicar.

Núñez L. A, Carreño, J., Galeano, & G., Sanín, M., Visitantes florales de 6 especies de palmas de cera. Datos sin publicar.

Núñez L. A. & Rojas, R. 2008. Biología Reproductiva y ecología de la polinización de la palma de mil pesos *Oenocarpus bataua* en los andes colombianos. *Caldasia* 30(1):101-125.

Núñez, L. A., R. Bernal & J. Knudsen. 2005. Diurnal palm pollination by *Mystropini* beetles: is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution*. 254: 149-171

Núñez L. A. 2007. Evaluación del aislamiento reproductivo entre tres especies simpátricas *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus mapora* y *Euterpe precatoria* (Palmae: Arecoideae: Euterpeae) en un bosque de los andes en Colombia. Tesis de Maestría, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Núñez, L. A & G. Galeano. 2011. Análisis de los patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres neotropicales. En Libro de resúmenes: Impacto de la cosecha de palmas en los bosques tropicales. G. Galeano, R. Bernal & H. Balick (ed). Universidad Nacional de Colombia.

Otero-Arnaiz A., & Oyama, K. (2001) Reproductive phenology seed-set and pollination in *Chamaedorea alternans*, an understory dioecious palm in a rain forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 17:745–754.

Renner S.S., & Ricklefs R. (1995) Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*, 82, 596–606.

Sanín, M. J. 2010. Estudios Ecológicos y Evolutivos en *Ceroxylon* (PALMAE: CEROXYLOIDEAE). Propuesta de gado: Departamento de Biología-Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá.

Sanín, M.J & Galeano, G. 2011. A revision of the Andean wax palms, *Ceroxylon* (Arecaceae). *Phytotaxa* 34: 1–64.

Scariot A.O., Lleras E., & Hay J.D. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*, 23, 12–22.

Silberbauer & I. Gottsberger. 1990. Pollination and evolution in palms. *Phyton* 30: 213-233

5. Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonía Colombiana

Autores: L. A. Núñez, C. Izasa, & G. Galeano
Sometido: Revista de Biología tropical

Pollination ecology in three sympatric *Oenocarpus* (Arecaceae) species in the Colombian Amazon

Abstract

We compared the floral morphology, floral biology, floral visitors, pollinators and reproductive efficiency for three sympatric *Oenocarpus* palms (Arecaceae) in the Colombian Amazon. Based on the results discussed the possibility of interbreeding and reproductive constraints. The three species flower throughout the year, are monoecious, protandrous, thermogenic, release scent from the start, flourish in the day but nocturnal pollination occurs. The insects community associated with the three palms species was conformed by 79 species of insects, mainly beetles, but only 16 species arrived with pollen. The association was different between phases and between three palms species. The abundance and pollen loads showed that several species of beetles of the families Curculionidae and Nitidulidae are pollinators. Differences between phases in the network structure, the low similarity found in species abundance, and similarity test (ANOSIM) and (NMSD) provide evidence of the high pollinators specificity. Since all beetle pollinators develop their life cycle within the reproductive structures of each palm, suggesting the presence of a specialized system of mutual dependence between pollinators and *Oenocarpus* species

Key words: Coleoptera, Mutual dependence, Reproductive biology, Set fruits

Resumen

Se comparó la morfología floral, la biología floral, los visitantes florales, los polinizadores y la eficiencia reproductiva de cuatro palmas simpátricas del género *Oenocarpus* (Arecaceae) en la Amazonia colombiana. Con base en los resultados se discutió la posibilidad de entrecruzamiento y restricciones reproductivas. Las tres especies florecen todo el año, son monoicas, protandras, termogénicas, liberan aroma desde el inicio, florecen en el día pero la polinización es nocturna. 79 especies de insectos principalmente coleópteros conforman la comunidad de insectos asociados a las cuatro palmas, pero tan sólo 16 llegaron con polen. La asociación fue diferencial entre fases y entre las cuatro palmas. La abundancia y cargas de polen mostró que varias especies de coleópteros de las familias Curculionidae y Nitidulidae son los polinizadores. Las diferencias en la estructura de la red entre fases, la baja similaridad a partir de la presencia ausencia y las diferencias significativas encontradas en las abundancias a partir de la prueba de similitudes (ANOSIM) y (NMSD) dan prueba de la alta especificidad de polinizadores. Dado que todos los coleópteros que polinizan desarrollan su ciclo de vida dentro de las estructuras reproductivas de cada palma, se sugiere la presencia de un sistema especializado y de mutual dependencia entre los polinizadores y las especies de *Oenocarpus*.

Introducción

El género *Oenocarpus* está conformado por nueve especies, distribuidas desde el sur de Centro América hasta el norte de Sur América, con límite en su distribución, al sur en los bosques montanos de Bolivia (Henderson *et al.* 1995). El centro de origen del género son los bosques amazónicos y la mayor concentración de especies se encuentra en la Amazonia Colombiana, donde se presentan siete de las nueve especies del género (Galeano & Bernal 2010).

Todas las especies de *Oenocarpus* son palmas de gran importancia ecológica y económica (Bernal *et al.* 1991, Balick 1992, Henderson 2002). En los ecosistemas donde se encuentran, los frutos son la base de la dieta de gran cantidad de especies de vertebrados (Zona & Henderson 1989). Los frutos son ampliamente utilizados por varias etnias y grupos humanos para la elaboración de bebidas con alto contenido proteico a partir de la pulpa (Macía *et al.* 2011), de la cual también se extrae aceite de alta calidad (Balick 1982). Aunque predomina el consumo doméstico, en varias poblaciones de la cuenca amazónica, los frutos de especies

de *Oenocarpus* principalmente de *O. bataua*, *O. minor* y *O. bacaba* son comercializados en los mercados locales (Brokamp *et al.* 2011).

Aunque los trabajos en biología reproductiva de palmas con potencial económico han aumentado en los últimos años (Núñez & Rojas 2008, Fava *et al.* 2011, Barfod *et al.* 2011, Núñez & Carreño 2013) en la mayoría de los casos se han enfocados en una sola especie o varias especies no emparentadas (e.g Núñez *et al.* 2005, Fava *et al.* 2011) y son pocos los trabajos que evalúan aspectos reproductivos de especies simpátricas congénicas. Algunos de los pocos trabajos incluyen el de Listabarth (1993) quien comparó la polinización de tres especies de *Geonoma* en Perú, el de Borchsenius (1993) comparando la polinización en tres especies de *Aiphanes* en Ecuador, el de Ervik *et al.*(1999) con la polinización de tres especies de *Phytelephas* en Ecuador; Henderson *et al.* (2000) compararon la polinización de diez especies de *Bactris* en la Amazonia brasilera, y Porter (2007) la polinización de cuatro especies simpátricas de *Chamaedorea* en Belize.

Este tipo de estudios es importante para determinar el grado de asociación, dependencia, especificidad, posible especialización e interferencia reproductiva a través de la competencia por polinizadores o transferencia intraespecifica de polen (Pellmyr 2002), conocimientos que ayudan a entender los mecanismos de diversificación de plantas y sus polinizadores (Herrera 2005). También son estudios clave para conocer las estrategias de reproducción y los mecanismos de aislamiento reproductivo entre especies emparentadas (Briggs & Walters 1997), que son fundamentales para determinar el grado de vulnerabilidad y salud de las poblaciones en su hábitat natural (Vázquez & Aizen 2004).

De otro lado, el aprovechamiento tradicional inadecuado de los frutos de especies de *Oenocarpus* se realiza en la mayoría de los casos de manera destructiva, derribando las palmas productivas, lo que ha generado una disminución considerable de las poblaciones naturales. Por esta razón han surgido varias iniciativas para generar planes de manejo, estrategias para un aprovechamiento sostenible y conservación de estas especies en su hábitat natural (Miranda *et al.* 2008). Para concretar los planes y propuestas de conservación en palmas con potencial económico, especialmente en aquellas en donde los frutos son su principal recurso, se debe conocer muy bien su historia natural especialmente su biología reproductiva y polinización.

Por todo lo anterior, el objetivo de este trabajo fue comparar la ecología de la polinización de las palmas coexistentes *Oenocarpus balickii* F. Kahn, *Oenocarpus bataua* Mart. y *Oenocarpus minor* Mart., tres palmas útiles y coexistentes en bosques de la Amazonia Colombiana. Se buscó, resolver las siguientes preguntas 1. ¿Existen diferencias en la morfología y biología floral de estas especies de *Oenocarpus*? ¿Cuál es el mecanismo de polinización en cada una de las especies?, ¿Cómo está organizado el ensamblaje de visitantes florales, especialmente relacionado con la especificidad, papel en la polinización y posibilidad de transferencia intraespecífica de polen?

Materiales y Métodos

Área de estudio. Las observaciones de campo se realizaron entre 2010-2012, durante cuatro salidas de campo, con separación de 5-6 meses entre ellas (noviembre de 2010, abril de 2011, octubre de 2011 y abril de 2012), y con una duración de 8 a 12 días cada una. El estudio se realizó en la Estación Biológica El Zafire, ubicada en el extremo sur de la Amazonia colombiana, a los 3°46'39"S - 70°18'09"W, en el municipio de Leticia, Departamento de Amazonas. Allí, la precipitación promedia anual es de 3400 mm, con un período seco de junio a septiembre y una estación lluviosa de octubre a mayo. La temperatura promedio mensual es de 26 °C y la humedad relativa promedio de 86%. La zona presenta un tipo de bosque, muy Húmedo Tropical y la mayor parte del área incluye bosques de tierra firme o de altura que crecen sobre una topografía de pendientes moderadas a altas y presentan grandes árboles, lianas y palmas (Galeano *et al.* 2013)

Especies de estudio

***Oenocarpus balickii*.** Es una palma monocaule de 6 a 14 m de alto, que crece en bosques de tierra firme, por debajo de 200 m de elevación, en el Occidente de la Amazonia, desde Venezuela hasta Perú. En Colombia sólo se presenta en el suroriente amazónico, entre La Pedrera y Leticia.

***Oenocarpus bataua*.** Es una palma monocaule de 7- a 20 m de alto. Se encuentra ampliamente distribuida en todos bosques de tierras cálidas y húmedas de los países de la región tropical suramericana, desde el nivel del mar hasta poco más de 1000 m de elevación.

Oenocarpus minor. Es una palma cespitosa, con 3-10 tallos de hasta 17 m de alto, ampliamente distribuida en el norte de Sur América (Venezuela, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia) hasta Centro América (Panamá y Costa Rica). Crece en zonas húmedas a pluviales desde cerca del nivel del mar hasta un poco más de los 1000 m de elevación (Henderson *et al.* 1995, Galeano & Bernal 2010). En Colombia se encuentra en casi todos los bosques húmedos y cálidos del país exceptuando el extremo oriental del país.

Métodos

Morfología floral. Se realizó un análisis comparativo de la morfología de las inflorescencias de las tres palmas. Las variables comparadas fueron: altura de la inflorescencia, número de raquillas por inflorescencia, número de flores masculinas y femeninas por raquilla, número total de flores por inflorescencia y tamaño de las flores masculinas y femeninas. Los caracteres se describieron de inflorescencias recolectadas en el bosque, en 20 inflorescencias de *O. bataua*, y 10 inflorescencias de *O. balickii* y 15 de *O. minor*

Fenología de la inflorescencia y biología floral. En cada palma, se siguieron los eventos de la floración a nivel de la inflorescencia, se registró la hora de apertura de la yema, la duración total de la floración en la inflorescencia, y la dirección y ritmo diario de antesis en los botones florales. Cuando las flores fueron funcionales se registró la hora de antesis, la longevidad floral, la presencia de recompensas florales, la receptividad estigmática, y la hora de la presentación y viabilidad del polen. La receptividad estigmática se evaluó mediante observación directa de la emergencia de estigmas, presencia de exudados en los estigmas, pruebas con peróxido de hidrógeno (Kearns & Inouye 1993) y test de colorimetría con Perex-Test de Merck (Dafni 1992). Para determinar la viabilidad del polen se realizó una prueba de colorimetría con Perex Test de Merck (Dafni 1992). Todas las pruebas se realizaron cada 12 horas, durante 8 días en las flores masculinas y durante toda la fase femenina en cada una de las tres especies de palmas.

Visitantes florales. Debido a que las tres especies estudiadas presentan dicogamia marcada, la cual genera una fase masculina y otra femenina separadas temporalmente (Núñez & Rojas 2008), se evaluó la composición, riqueza, grado de interacción de los visitantes y rol en la polinización para cada fase, en cada especie y entre las tres palmas. Para conocer los grupos de insectos que visitan las inflorescencias de las especies de

Oenocarpus, se realizaron colectas en 11 diferentes inflorescencias de *O. bataua* (6 en fase masculina y 5 en fase femenina), 10 inflorescencias de *O. balickii* (5 por cada fase) y 11 de *O. minor* (6 en fase masculina y 5 en fase femenina). Cada una de las inflorescencias fue embolsada, y con fuertes sacudidas se logró que los insectos cayeran dentro de la bolsa. Este procedimiento se repitió de manera consecutiva durante los tres primeros días de la floración, período donde se presentó la mayor actividad de los visitantes en cada fase. La abundancia relativa se calculó como de la suma de cada colecta.

Cada insecto fue montado, etiquetado, fotografiado y evaluada su presencia en cada palma. La identificación se realizó hasta el nivel taxonómico posible y algunos insectos fueron enviados a especialistas para su identificación o confirmación. Se generó una colección de referencia que se depositó en la colección entomológica del Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional de Colombia, en Bogotá.

Definición de polinizadores. El papel de cada visitante en la polinización de las tres especies de *Oenocarpus*, se determinó a partir de un análisis de cantidad (abundancias) de insectos que llegaron a las flores en fase femenina y cantidad de polen transportado en el cuerpo de cada insecto. Siguiendo la metodología de Núñez *et al.* (2005), la calidad en la polinización se evaluó a partir del conteo de cargas polínicas, de una muestra de 10 individuos de cada especie de insecto que llegó durante la fase femenina.

Grado de asociación de visitantes florales. Para determinar la asociación interespecífica de los insectos visitantes con las tres palmas se utilizó una red compleja o red de interacción. La red permite conocer la fuerza de la asociación (número de enlaces), la estructura, dinámica y función de la comunidad de visitantes asociados con las inflorescencias (Guimarães *et al.* 2007). Construimos una matriz cualitativa ($P*V_m$, $P*V_f$) entre las palmas (P) y los insectos visitantes (V), tanto para la fase masculina (V_m), la fase femenina (V_f), y para los polinizadores ($P*V_p$). En las matrices, la interacción se representa con 1 cuando ocurre y 0 cuando es ausente. Para cada matriz se calcularon los principales parámetros cualitativos y cuantitativos de la red (estructura de la red, ensamblaje, grado de anidamiento, conectancia, grado de asociación). Los parámetros fueron calculados con las librerías Bipartite, Vegan y Network (Dormann *et al.* 2009) con software R (ver. 2.11.1, R Development CoreTeam 2010).

Especificidad. La especificidad o preferencias de los insectos por cada palma se evaluó a partir de un análisis de similaridad pareada, de un análisis de similitudes (ANOSIM) y de un análisis de ordenamiento con la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) (Cox & Cox. 2001). Cada análisis se realizó para cada fase y para los insectos definidos como polinizadores. El análisis de similaridad pareada se realizó a partir de datos de presencia-ausencia de cada visitante y como resultado se generó una matriz pareada que indica el valor del índice de similaridad entre cada par de especies que se compara. Los valores cercanos a 0 indicaron baja similaridad en composición de visitantes y los cercanos a 1 dan prueba de que las palmas comparadas comparten sus visitantes florales.

Para el análisis de similitudes (ANOSIM) y el escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) se construyeron matrices a partir de las abundancias relativas de cada visitante. La prueba (NMDS) generó una figura en dos dimensiones que agrupa o separa las especies de acuerdo al grado de similaridad. El ANOSIM es una prueba de similitud no paramétrica de una vía que define si hay diferencias significativas de los visitantes entre las palmas, en términos de abundancia de las especies de visitantes. La prueba ANOSIM produce un estadístico R, que es una medida absoluta de distancia o similaridad entre las palmas. Los valores cercanos a 1 de R, indican baja similitud entre los visitantes por fase, mientras que los valores cercanos a 0 indicaron alta similitud entre los visitantes por fase entre las especies (Hammer *et al.* 2001). Como resultado se muestra el valor de R para cada caso: para fase masculina R_m , para fase femenina R_f , y para insectos con cargas polínicas R_p . La similaridad pareada, el ANOSIM y el NMDS se realizaron con el programa PAST® (Clarke & Gorley 2001).

Eficiencia reproductiva. Comparamos la eficiencia reproductiva de cada palma a través de la relación: flores producidas por inflorescencia y cantidad de frutos que se desarrollan y maduran. Se cortaron 10 infrutescencias con frutos maduros por cada especie de palma y contamos el número total de frutos que produjo cada infrutescencia. En las mismas infrutescencias se contaron todas las cicatrices de flores y con ello se estableció el número total de flores formadas por raquila y por inflorescencia. La eficiencia reproductiva se calculó como el porcentaje de frutos producidos según la fórmula propuesta por Dafni (1992): frutos formados/ flores producidas*100. La tasa de abortos se obtuvo de la diferencia entre flores producidas y frutos formados. Se evaluó la existencia de diferencias del éxito reproductivo entre palmas con pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis.

Resultados

Las principales características vegetativas y reproductivas de las tres especies de *Oenocarpus* se presentan en el Cuadro 1. Las palmas consideradas en este estudio son similares en la morfología de sus inflorescencias (Fig.1 A-C), y se ubican en el mismo estrato del bosque desde 2.7 m a 15 m. Las inflorescencias tienen la forma de una cola de caballo, son de un color crema al inicio de la antesis; se vuelven pardas después de la apertura de la bráctea peduncular y luego de la fecundación de sus flores adquieren una coloración amarillo ocre. Aunque a nivel de la inflorescencia las tres especies tienen la misma configuración estructural, hay diferencias de tamaño, forma y color de los botones florales (Fig.1).

Cuadro 1. Caracteres vegetativos y reproductivos de tres especies de *Oenocarpus*. ($X \pm DE$ = media \pm Desviación Estandar)

<i>Carácter</i>	<i>O. balickii</i> x \pm DE; n=	<i>O. bataua</i> x \pm DE; n=	<i>O. minor</i> x \pm DE; n=
Forma de crecimiento	Solitaria	Solitaria	Cespitosa
Número de hojas	13 \pm 3.0; n=10	18 \pm 3; n=20	13 \pm 4; n=15
Altura de inflorescencia	11.4 \pm 3.2; n=10	13.6 \pm 2.2; n=20	9.8 \pm 2.2; n=15
Inflorescencias/individuo	2 \pm 1; n=17	1 \pm 1; n=25	4 \pm 1; n=15
Longitud raquillas (cm)	54.4 \pm 5.2; n=100	95 \pm 8.2; n=100	56.2 \pm 7.2; n=100
Raquillas/inflorescencia (n=100)	91 \pm 15; n=100	195 \pm 37; n=100	93 \pm 27; n=100
Flores masculinas/raquilla	299 \pm 61; n=100	379 \pm 54; n=100	343 \pm 68; n=100
Flores femeninas / raquilla	44 \pm 37; n=100	48 \pm 25; n=100	44 \pm 17; n=100
Flores masculina / infloresc	27209 \pm 9609; n=10	73905 \pm 609; n=10	31899 \pm 2609; n=10
Flores femenina / inflorescencias. (n=10).	4004 \pm 501; n=10	9360 \pm 1501;n=10	4092 \pm 1501; n=10

En las tres especies estudiadas las inflorescencias consisten de un raquis corto y resistente, del cual penden raquillas o ramas simples insertadas lateral y adaxialmente (Fig.1 A-C). La distribución de flores en las raquillas se presenta en tríadas en la parte proximal, y en díadas hacia la parte apical de la raquilla. Cada tríada está conformada por una flor central femenina y dos laterales masculinas, mientras las díadas están

conformadas por dos flores masculinas (Fig. 1 D-F). La cantidad de tríadas es diferente en cada palma: en *O. bataua* y *O. minor* se pueden encontrar hasta la parte media de la raquila, mientras que en *O. balickii* se pueden extender a toda la raquila; también es frecuente observar algunas raquillas con pocas tríadas y con predominio de díadas a lo largo de la raquila. Ocasionalmente *O. minor* presentó inflorescencias con flores exclusivamente masculinas.

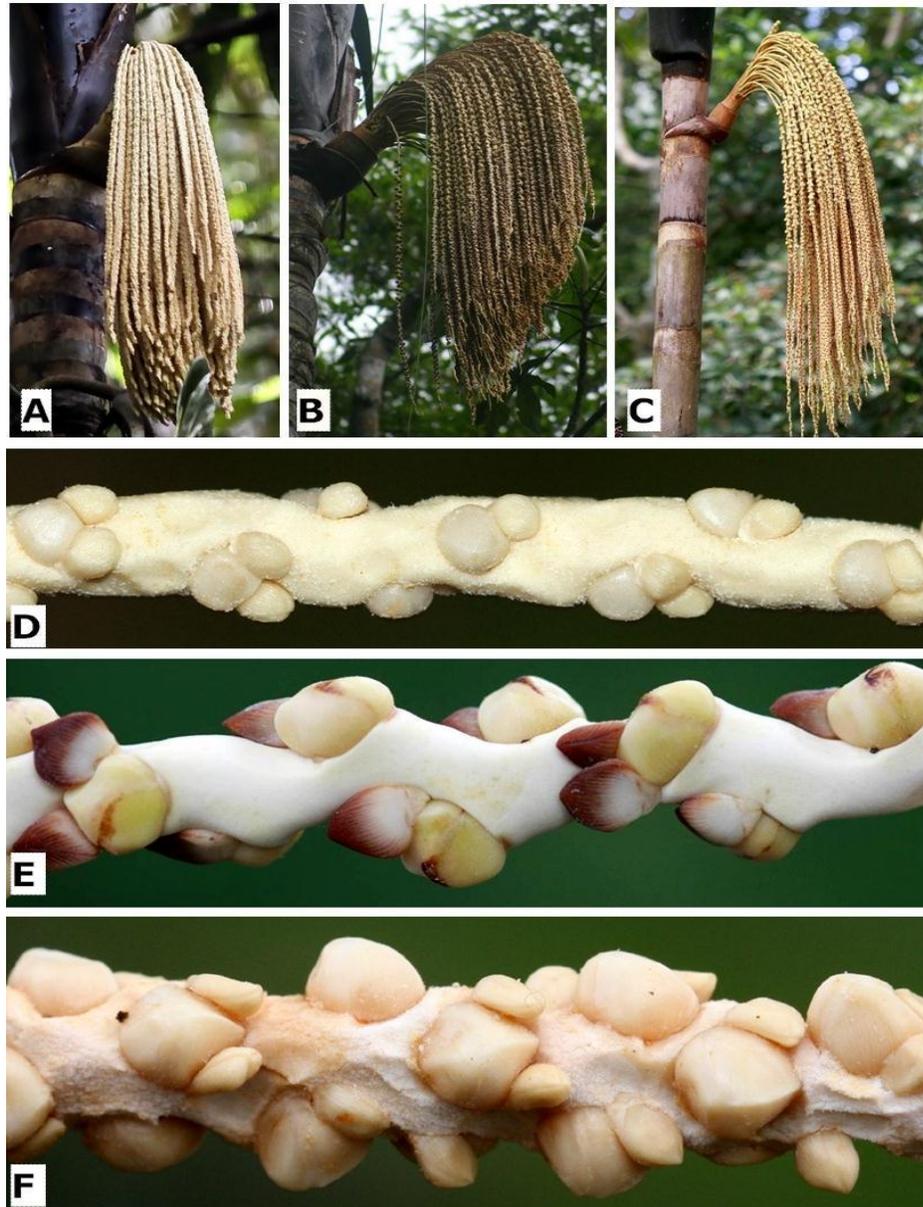


Fig. 1. Aspecto de las inflorescencias y raquillas de tres especies de *Oenocarpus*. A y D. *O. balickii*, B y E. *O. bataua*, y C y F. *O. minor*

Fenología de la inflorescencia. A lo largo del estudio siempre se encontraron en las tres especies yemas, flores y frutos en diferentes estado de desarrollo, lo que evidencia una floración continua en las tres palmas. El número de yemas producidas en un ciclo reproductivo por individuo varió entre especies: 1-2 en *O. bataua*, 1-3 en *O. balickii*, y 1-5 en *O. minor*. El desarrollo de las yemas ocurre de manera alterna, por lo que es frecuente encontrar varias infrutescencias sobre una misma palma con frutos con leves diferencias en el tamaño y grado de desarrollo. Solo en *O. minor*, debido a su hábito cespitoso, fue frecuente que dos o más inflorescencias presentaron floración simultánea en un mismo individuo.

Una vez se ha completado el desarrollo, cada inflorescencia inicia el ciclo reproductivo, en el que se presentan cinco etapas, que son morfológica y funcionalmente diferenciables, y son comunes a las tres especies de *Oenocarpus* estudiadas (Fig. 2): 1. Apertura y liberación de la bráctea que recubre la inflorescencia; se exponen los botones de las díadas y tríadas e inmediatamente algunas flores masculinas inician la antesis (Fig. 2A). 2. Antesis de las flores masculinas; hay exposición de anteras y liberación de polen y a las pocas horas cada una de las flores masculinas en antesis cae. 3. Fase inactiva, que ocurre cuando ya han caído todas las flores masculinas, y en cada raquilla tan sólo quedan los botones de las flores femeninas (Fig. 2B). 4. Desarrollo y antesis de las flores femeninas, donde los estigmas emergen completamente; el color blanco y la presencia de una sustancia hialina sobre la superficie de los estigmas son prueba de su viabilidad; es en esta fase donde ocurre la polinización (Fig. 2 C-E), y 5. Desarrollo de frutos, que se produce con el crecimiento del ovario, luego de la fertilización; con el paso de los días toma la forma característica del fruto de cada especie, y luego de 8 a 12 meses los frutos maduran y se inicia su caída de la infrutescencia (Fig. 2F).

Fig 2. Fases florales en inflorescencias de especies de *Oenocarpus*. A. Tríadas, B. Botones de flores femeninas, C. Preantesis de flores femeninas, D y E. Antesis y polinización, F. Frutos

Aunque las inflorescencias de las tres especies presentan modelo similar de floración, con una fase inicial masculina, una fase intermedia inactiva y la fase final femenina, en cada especie varió el tiempo en el que permanecieron funcionales; Las inflorescencias de *O. bataua* fueron funcionales durante 30-32 días, las de *O. balickii* entre 23-25 días y las de *O. minor* entre 25-27 días. En todos los casos, la fase masculina fue la más larga y la

que presentó mayor variación entre especies. La fase masculina se extendió hasta por 15 días en *O. bataua*, 14 días en *O. balickii* y 9-10 en *O. minor*. Luego de la fase masculina las inflorescencias pasaron por una fase inactiva que tardó entre 5 a 8 días en todas las especies, en donde los botones de las flores femeninas completaron su desarrollo. La fase femenina fue la etapa final del ciclo reproductivo en cada inflorescencia; tardó entre 1 a 4 días en las tres especies, pero fueron el primero y segundo día donde se presentó. El mayor número de flores con los estigmas receptivos.

Biología floral. La biología floral de las tres especies sigue un mismo patrón, son protandras, termogénicas, y liberan aroma perceptible y diferenciable entre especies: la liberación del aroma floral se presentó desde el inicio y durante las fases masculina y femenina en todas las especies. Las inflorescencias en fase masculina proporcionan gran cantidad de polen como recompensa, mientras que las femeninas no producen recompensa y atraen a los posibles polinizadores por imitación del aroma que producen las flores masculinas. Los eventos que ocurren durante el ciclo floral y que son comunes en las tres especies son: la bráctea peduncular abre a lo largo del día y deja expuestos los botones florales. Un primer grupo de flores masculinas entran en antesis al final de la tarde del primer día y entre 8-12 horas después dejan de ser funcionales y caen. En la tarde del siguiente día un nuevo grupo de flores masculinas entran en antesis; y así cada día hasta terminar la fase, nuevas flores abren y caen de la inflorescencia. La viabilidad polínica se mantienen constante a lo largo de la fase masculina; se presentaron porcentajes de viabilidad entre 65 y 80 % en *O. bataua*, 48-78% en *O. balickii*, y 68-80% en *O. minor*.

La exposición de los estigmas se hace a lo largo del día y según las pruebas pueden durar receptivos hasta por dos días si no ha ocurrido la polinización. En todas las especies, las flores femeninas presentaron una etapa de pre antesis, en la cual los estigmas emergen completamente y se hacen funcionales (Fig. 2C). Sin embargo, en algunas flores dentro de cada inflorescencia los estigmas no emergen, no completan su desarrollo o entran en antesis cuando ya ha pasado la polinización de la mayoría de las flores de la inflorescencias. Estas flores asincrónicas abortan en los días siguientes.

Visitantes.

Riqueza y Diversidad. Se registraron 79 especies de insectos, de las cuales 33 especies visitaron *O. balickii*, 63 visitaron a *O. bataua* y 33 especies visitaron a *O. minor*. El orden Coleóptera fue el más diverso con 45 especies, seguido de Himenóptera con 22 especies, Díptera con seis especies, Heteróptera con cinco especies y una especie de Dermóptera. Las familias con el mayor número de especies fueron Curculionidae con 25 especies, Chrysomelidae con siete especies, Staphylinidae con cinco especies, Scarabaeidae con cuatro especies y Nitidulidae con tres especies (Cuadro 2). Las abejas sociales (Meliponinae) orden Himenóptera, presentaron 10 especies.

Cuadro 2. Listado comparativo de visitantes de las inflorescencias de *Oenocarpus balickii*, *O. bataua* y *O. minor*. N° = número asignado a la especie de visitante. NP= presencia de polen en el cuerpo del insecto; 0 = indica ausencia de visita del insecto

N°		<i>O. balickii</i> Abundancia/ Cargas de polen	<i>O. bataua</i> Abundancia/ Cargas de polen	<i>O. minor</i> Abundancia/ Cargas de polen
	ORDEN			
	FAMILIA/Géneros/especie			
	COLEOPTERA			
	CURCULIONIDAE			
	Derelomini			
1	<i>Anchylorhynchus tricarinatus</i>	0	356/125	0
2	<i>Anchylorhynchus bicarinatus</i>	0	0	245/145
3	<i>Anchylorhynchus</i> sp.1	423/246	0	0
4	<i>Phyllotrox</i> sp.35	152/87	0	0
5	<i>Phyllotrox</i> sp.36	0	125/83	0
6	<i>Phyllotrox</i> sp.37	15/25	32/45	142/44
7	<i>Phyllotrox</i> sp.38	0	21/125	0
8	<i>Phytotribus</i> sp.1	19/56	0	0
9	<i>Phytotribus</i> sp.2	0	4/21	0
10	<i>Terires</i> sp.1	0	32/NP	23/NP
11	<i>Terires</i> sp.3	6/NP	15/234	9
12	<i>Derelomus</i> sp.1	0	1/NP	0
13	<i>Andranthobius</i> sp.2	0	0	54/NP
14	Acalyptinae Gen2 sp.1	12/NP	193/NP	24/23

15	<i>Perelleschus</i> sp.1	0	37/87	0
16	<i>Perelleschus</i> sp.2	0	54/43	5/NP
	Baridinae			
17	Baridinae Gen1, sp.1	0	21/21	24/109
18	Baridinae Gen4, sp.1	0	543/234	0
19	Baridinae Gen4, sp.2	124/543	79/12	128/112
20	<i>Hustachea</i> sp.1	0	54/NP	0
21	<i>Bondariella</i> sp.1	0	4/NP	0
22	<i>Limnonotus</i> sp.1	264/543	6/NP	0
	Molytinae			
23	<i>Homalinotus histrix</i>	0	4/NP	2/NP
24	<i>Odontoderes</i> sp.1	0	4/NP	2/NP
	Rhynchophorinae			
25	<i>Metamasius hemipterus sericeus</i>	3/NP	5/NP	0
	NITIDULIDAE			
26	<i>Mystrops salazari</i>	123/234	359/145	146/124
27	<i>Mystrops</i> sp.2	0	54/54	0
28	Gen2 sp.1	12/NP	23/NP	9/NP
	STAPHYLINIDAE			
	Aleocharinae			
29	<i>Amazoncharis</i> sp.1	0	23/NP	0
30	<i>Aleochara</i> sp.1	23/NP	154/NP	25/NP
31	Staphylininae			
32	<i>Xanthopygus</i> sp.1	32/NP	46/NP	12/NP
33	<i>Aleochara</i> sp.1	4/NP	0	0
34	<i>Philonthus</i> sp.2	12/NP	26/NP	13NP
	CHRYSOMELIDAE			
	Alticinae			
35	<i>Longitarsus</i> sp.1	0	12NP	6/NP
36	<i>Longitarsus</i> sp.2	5/NP	7/NP	4/NP
37	Gen2, sp.1	0	4/NP	2/NP
	Galerucinae			
38	<i>Monolepta</i> sp.1	5/NP	12/NP	5/NP
39	<i>Monolepta</i> sp.2	0	8/NP	0
40	Gen2, sp.1	0	4/NP	0
41	Gen2, sp.2	0	7/NP	0

	SCARABAEIDAE			
	Dynastinae			
42	<i>Cyclocephala discolor</i>	0	12/NP	0
43	<i>Cyclocephala amazona</i>	9/NP	0	0
44	<i>Cyclocephala stictica</i>	0	14/NP	0
45	<i>Cyclocephala guianae-endrodi</i>	0	10/NP	0
	DERMAPTERA			
46	sp.1	0	18/NP	0
	HYMENOPTERA			
	Meliponinae			
47	<i>Oxytrigona</i> sp.1	12/456	23/348	0
48	<i>Partamona</i> sp.1	0	0	23/NP
49	<i>Partamona</i> sp.2	0	0	15/NP
50	<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	0	18/NP	0
51	<i>Plebeia</i> sp.1	5/NP	12/NP	15/NP
52	<i>Plebeia</i> sp.2	0	5/NP	12/NP
53	<i>Plebeia</i> sp.3	8/NP	0	10/NP
54	<i>Trigonisca</i> sp.1	3/NP	0	3/NP
55	<i>Trigonisca</i> sp.2	0	9/NP	0
	HALICTIDAE			
56	<i>Habralictus</i> sp.1	0	9/NP	0
57	<i>Lasioglossum</i> sp.1	3/NP	0	0
	FORMICIDAE			
58	<i>Ectatamma tuberculatum</i>	0	3/NP	0
59	<i>Camponotus</i> sp.1	0	3/NP	0
60	<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	2	3/NP	0
61	<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	0	3/NP	0
62	<i>Indeterminada</i> sp.1	23/NP	0	0
	BRACONIDAE			
63	<i>Bracon</i> sp.1	0	3/NP	0
64	<i>Triaspis</i> sp.1	0	13/NP	5/NP
	ICHNEUMONOIDAE			
65	sp.1	0	8/NP	0
	FIGITIDAE	0	3/NP	0
66	sp.1	0	8/NP	0
	VESPIDAE			
67	<i>Protopolybia</i> sp.1	0	3/NP	0

68	<i>Polybia</i> sp.1	3/NP	0	0
	DIPTERA			
	DROSOPHILIDAE	26/NP	54/NP	12/NP
69	<i>Drosophila</i> sp.1	26/NP	54/NP	12/NP
70	<i>Drosophila</i> sp.2	1/NP	0	8/NP
71	Syrphidae sp.1	0	3/NP	0
72	Syrphidae sp.2	0	2/NP	0
73	Indeterminada sp.1	2/NP	0	0
74	Indeterminada sp.2	0	5/NP	0
	HETEROPTERA			
	ANTHOCORIDAE			
75	<i>Xylocaris</i> sp.1	3/NP	4/NP	6/NP
76	Gen2 sp.1	0	6/NP	0
	MIRIDAE			
77	sp.1	5/NP	10/NP	7/NP
78	sp.2	2/NP	0	5/NP
	THAUMASTOCORIDAE			
79	<i>Discocoris drakei</i>	56//NP	79/NP	125/NP

El patrón de abundancia de los visitantes florales en fase masculina y femenina en cada palma, se caracterizó por tener pocas especies abundantes, mientras la gran mayoría de las especies tuvieron pocos individuos (Cuadro 2). Una inflorescencia de *O. balickii* a lo largo de su fase masculina es visitada en promedio por 3390 (± 1237 DE, $n = 5$) insectos; una de *O. bataua* fue visitada en promedio por 7644 (± 2356 DE, $n = 6$) insectos y una de *O. minor* por 3327 (± 563 DE, $n = 6$) insectos. El número de insectos que visitan las inflorescencias en fase femenina es menor en todas las especies; generalmente son los mismos visitantes abundantes de la fase masculina, y no se encontró un visitante exclusivo de la fase femenina. Una inflorescencia a lo largo de la fase femenina de *O. balickii* fue visitada en promedio por 1130 (± 437 DE, $n = 5$) insectos; en *O. bataua* en promedio por 2548 (± 1436 DE, $n = 5$) insectos, y en *O. minor* por 1109 (± 425 DE, $n = 5$) insectos.

La hora de llegada de la mayoría de visitantes florales en fase masculina y femenina fue crepuscular a nocturna (18:30 a 20:00 horas) y coincidió con el ritmo de apertura de los botones florales, la termogénesis y la liberación del aroma floral. A medida que las flores

entraban en anthesis, una nube de visitantes accedía a ellas. Esto se repetía día tras día en la medida que abrieran nuevas flores y a lo largo de todos los días que durara la fase masculina. En fase femenina los insectos llegaban solamente el primero y segundo día; igualmente llegaban a la flor en una nube flor pero rápidamente la abandonaban, por lo que frecuentemente la inflorescencia en fase femnina no presentaba actividad de vistantes. Algunos visitantes, principalmente abejas, llegaban a las inflorescencias en fase masculina durante el día.

El comportamiento de los visitantes y polinizadores en las inflorescencias inicia con la llegada de los insectos a las flores en fase masculina en busca de polen, parejas y de lugares para ovipositar. Durante los días que dura la fase masculina y de manera constante, las inflorescencias les proporcionan grandes cantidades de polen; luego de consumirlo buscan parejas y copulan, para posteriormente dirigirse a un sitio ideal para ovipositar como puede ser el pedúnculo floral, la bráctea peduncular, las raquillas, las flores masculinas y femeninas, y los frutos que inician su desarrollo. Las larvas que se desarrollan después de la oviposición continúan ocultas, y completan su ciclo de vida en las estructuras de la palma; pocos meses después emergen los adultos y guiados por el aroma floral buscan otra inflorescencia para iniciar el ciclo nuevamente. Así la polinización de las especies de *Oenocarpus* es realizada por coleópteros que viven dentro de las inflorescencia generándose una en una relación de mutual dependencia entre las palmas y los polinizadores. Como cada día abren y caen nuevas flores masculinas, esto permite que lleguen y salgan cada día diferentes insectos, algunos con rumbo hacia flores femeninas realizando la polinización en cada palma.

Red de interacción. Los principales índices cualitativos y cuantitativos de la red de interacción (PxV) entre palmas (P) y visitantes florales (V) se resumen en el Cuadro 3. La inflorescencia de cada palma en fase masculina es visitada en promedio por 24 especies de insectos y en fase femenina por 8 especies, de los cuales tan sólo cuatro especies principalmente de coleópteros transportaban polen en sus cuerpos (Fig.3). La topología de la red es diferencial entre fases de cada palma. La diversidad, el número de enlaces (Fig.3), y el número medio de interacciones por inflorescencia disminuye en la fase femenina y en los insectos cargados con polen, con respecto a la fase masculina (Cuadro 3).

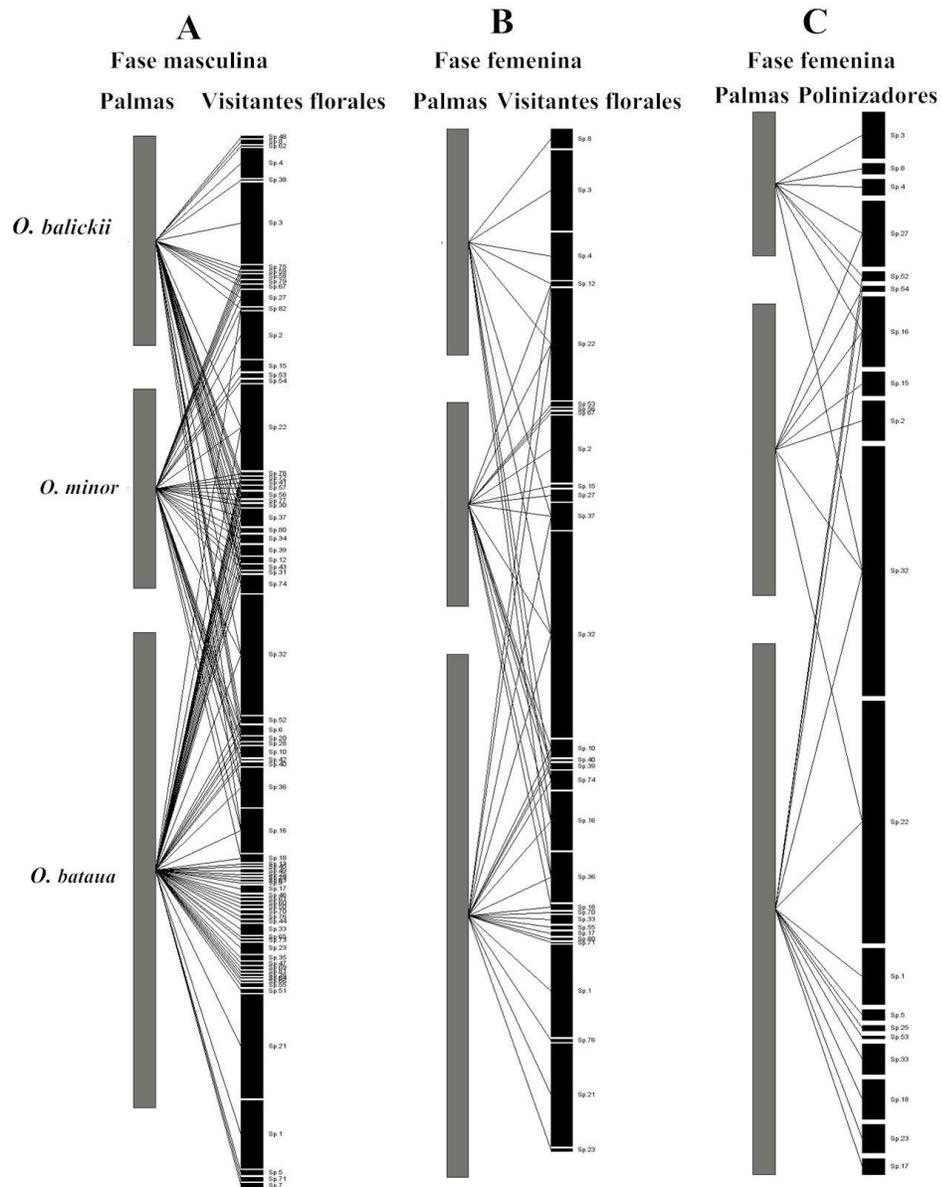


Fig. 3. Red bipartita para tres especies de *Oenocarpus* en la Amazonia colombiana. Las especies de palmas e insectos se representados por rectángulos y la interacción se representa por una línea que las conecta. A. Red de interacción en fase masculina, B. Red de interacción en fase femenina. C. Red de interacción de visitantes polinizadores (con cargas polínicas en su cuerpo)

Pocas especies de insectos son compartidos por todas las palmas ya que las 79 especies de visitantes registrados y una matriz (P x V) máxima posible de 237 enlaces, se registraron tan sólo 133 enlaces en fase masculina, 60 en fase femenina y 57 con

polinizadores, lo que indica que los insectos tienen preferencias por una palma en particular y la mayoría de visitantes no acceden a las flores de las otras tres palmas congénicas, por lo cual los enlaces posibles no se completan. La preferencia de cada insecto por una palma en particular se confirma con el bajo valor en el número medio de interacciones por polinizador, que fue de tan sólo 1.32, en fase masculina y 0.89 en fase femenina (Cuadro 3)

Cuadro 3. Índices de la Red Bipartita. Fase masculina (M), Fase femenina (F) y Capacidad de transporte de polen (P) de tres especies de *Oenocarpus* en la Amazonia colombiana

	Masculina (M)	Femenina (F)	Polen (P)
Número de especies de insectos visitantes (I)	79	30	19
Número de especies de palmas (P)	3	3	3
Riqueza de especies	82	33	22
Tamaño de la Matriz (I*P)	237	60	57
Número total de interacciones registradas	133	48	28
INDICES CUALITATIVOS (Presencia / Ausencia de interacciones)			
Número medio de interacciones por inflorescencia	24.6	8.3	4
Número medio de interacciones por polinizador	1.0	0.89	0.742
Conectancia	0.5	0.5	0.4
C-score Insectos	0.42	0.674	0.538
C-score Palmas	0.4	0.3	0.3
Grado de anidamiento	25.0	27.7	32.1
Peso de Anidamiento	0.4	0.2	0.2
INDICES CUANTITATIVOS			
Índice de diversidad interacciones (Shannon)	3.68	2.97	2.82
Índice de equitatividad interacciones (Shannon)	0.67	0.66	0.69
Índice de equitatividad interacciones (Alatalo)	0.51	0.69	0.72
H2 (nivel de la especialización de la red)	0.5	0.6	0.4
Fuerza de interacción asimétrica	0.53	0.53	0.56

Especificidad. Los resultados de especificidad son consecuentes con las preferencias encontradas en el anterior análisis de la red. Las tres especies de palmas comparten pocas especies entre sí (Cuadro 4). Los valores más bajos de similaridad en la composición en fase masculina se presenta entre *O. bataua* y *O. balickii* con el 21% y entre *O. bataua* y *O. minor* con el 23% de especies compartidas; las palmas que

compartieron mayor número de visitantes fueron *O. balickii* y *O. minor* con el 51% de especies compartidas. En fase femenina cerca de la mitad de las especies son compartidas entre palmas ya que los valores de similaridad oscilan entre 45 y 57%. Sin embargo, con respecto a las especies que llegan cargadas de polen y lo depositan el polen en las flores femeninas se comparten entre el 38 y 53% (Cuadro 4)

Cuadro 4. Similaridad pareada Bray-Curtis de insectos visitantes en fase masculina y femenina. Teniendo en cuenta los visitantes y polinizadores de tres especies de *Oenocarpus* en la Amazonia colombiana

	Palmas	<i>O. balickii</i>	<i>O. bataua</i>	<i>O. minor</i>
Fase masculina	<i>O. balickii</i>	1	0.21	0.51
	<i>O. bataua</i>	0.21	1	0.23
	<i>O. minor</i>	0.51	0.23	1
Fase femenina	<i>O. balickii</i>	1	0.45	0.51
	<i>O. bataua</i>	0.45	1	0.57
	<i>O. minor</i>	0.51	0.57	1
Polinizadores	<i>O. balickii</i>	1	0.38	0.53
	<i>O. bataua</i>	0.38	1	0.4
	<i>O. minor</i>	0.53	0.4	1

Los análisis de similitudes (ANOSIM) y el análisis de ordenamiento con la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (NMSD) con los que evaluó la similaridad a partir de la abundancia, confirman la preferencia y, por lo tanto, la especificidad de los visitantes por cada palma. Aunque algunas de las especies se comparten, en cada fase la abundancia de los visitantes en cada palma determina el grado de asociación y por lo tanto de preferencia. La prueba ANOSIM indicó diferencias estadísticas significativas en la similaridad de visitantes en fase masculina $R_m=0,756$ ($p = 0.005$), fase femenina $R_f=0,861$ ($p = 0.005$) y con los insectos polinizadores $R_p=0,811$ ($p = 0.005$). De igual manera, el ordenamiento diferencial de las especies en la gráfica (NMSD) mostró una clara separación de los visitantes de cada palma (Fig.4), lo que da prueba de la baja similaridad y preferencias de los visitantes por su palma hospedera respectiva.

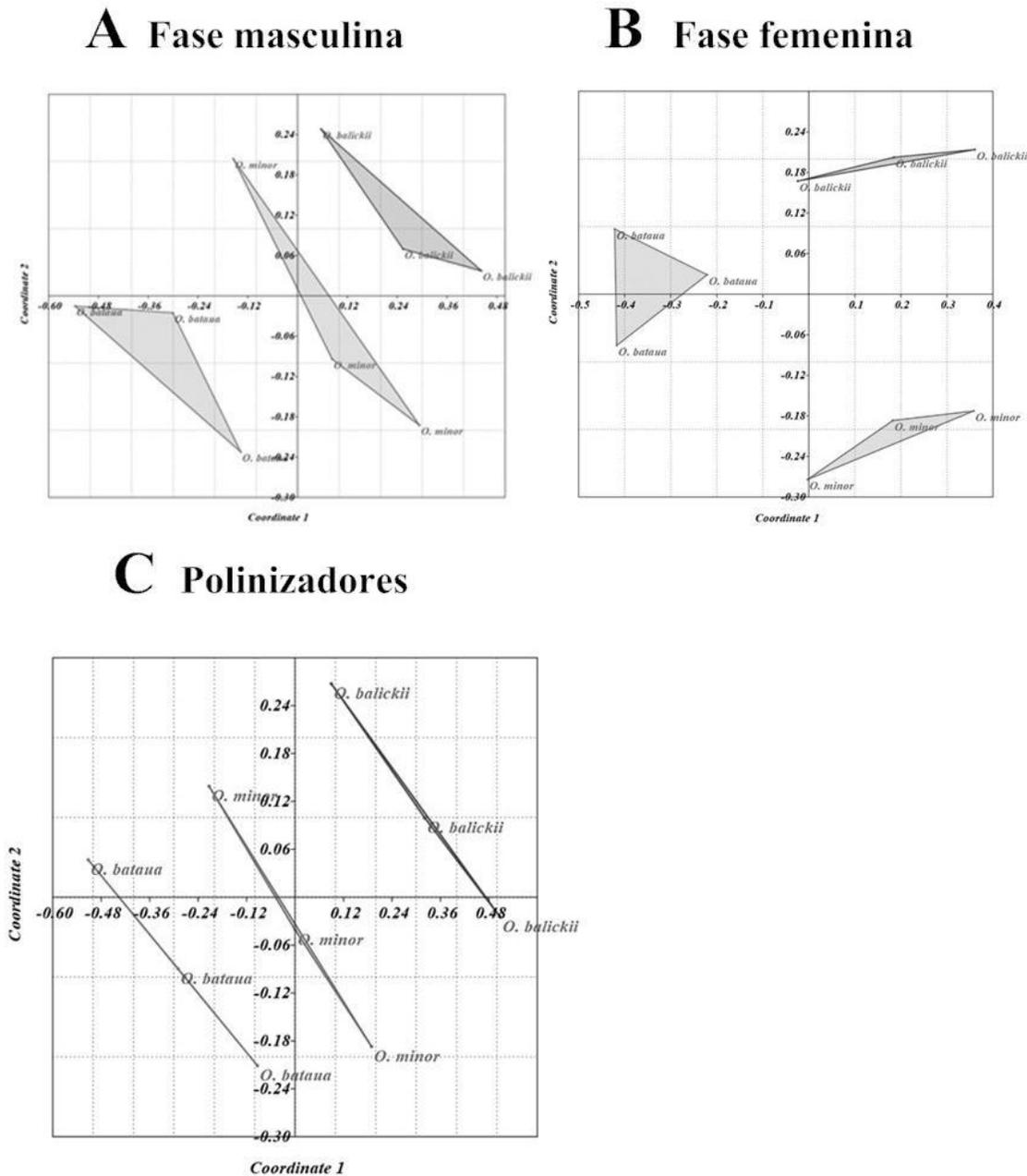


Fig. 4. Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMSD) de los insectos visitantes de tres especies de *Oenocarpus* en la Amazonia colombiana. A. Inflorescencia en fase masculina, B. inflorescencia en fase femenina, C. Inflorescencia con polinizadores

Definición de polinizadores. Pocas especies participaron en la polinización de las tres especies de palmas; la mayoría de los visitantes florales no participan (NP) en la transferencia de polen desde la fase masculina a la femenina (Cuadro 2), la mayoría de insectos centraron su actividad y asociación en las fases masculinas de cada palma (Fig.3). La mitad de los insectos que visitan la fase masculina, lo hacen en fase femenina, y de los insectos que llegan en fase femenina y tan sólo 19 especies llegan cargadas con polen (Fig.3). Las especies de visitantes que llegaron en fase femenina cargados de polen fueron coleópteros, principalmente curculiónidos de los géneros *Derelomus*, *Phyllotrox*, *Anchylorhynchus*, *Andranthobius*, *Terires* y varias especies de *Baridinae*; Nitidúlidos del género *Mystrops* (Nitidulidae: Coleóptera) y ocasionalmente abejas del género *Oxytrigona* (Apidae: Himenóptera) (Cuadro 2). Aunque los géneros a los que pertenecen los insectos cargados de polen fueron comunes, cada palma fue visitada y polinizada por especies de coleópteros diferentes (Fig. 5). En cada palma se pueden encontrar varios polinizadores pero cada uno presenta un papel diferencial en la polinización (Fig. 5).

Eficiencia. El número de flores formadas, frutos producidos y abortos ocurridos para las tres especies de *Oenocarpus* en bosques de la Amazonia colombiana se presentan en la figura 6. Las inflorescencias de las especies de *Oenocarpus* siguen un mismo patrón de eficiencia, presentan alta producción de flores femeninas, pero un número bajo de flores completan su ciclo y llegan a convertirse en frutos maduros para ser dispersados (Fig.6); las restantes son abortadas o mueren a lo largo del ciclo reproductivo. Una inflorescencia de *O. balickii* produjo en promedio 4105 (± 1234 DE, n = 10) flores femeninas, de las cuales tan sólo el 43 % se convirtieron en frutos; *O. bataua* produjo en promedio 5736 (± 1495 DE, n = 10) flores femeninas, de las cuales tan sólo el 24,2 % se convirtieron en frutos; y *O. minor* produjo en promedio 3623 (± 1296 DE, n = 10) flores femeninas por inflorescencia, de las cuales tan sólo el 25% se convirtieron en frutos. No encontramos *diferencias estadísticamente significativas de la eficiencia reproductiva entre palmas* ($H=0.19$, $P= < 0.05$).

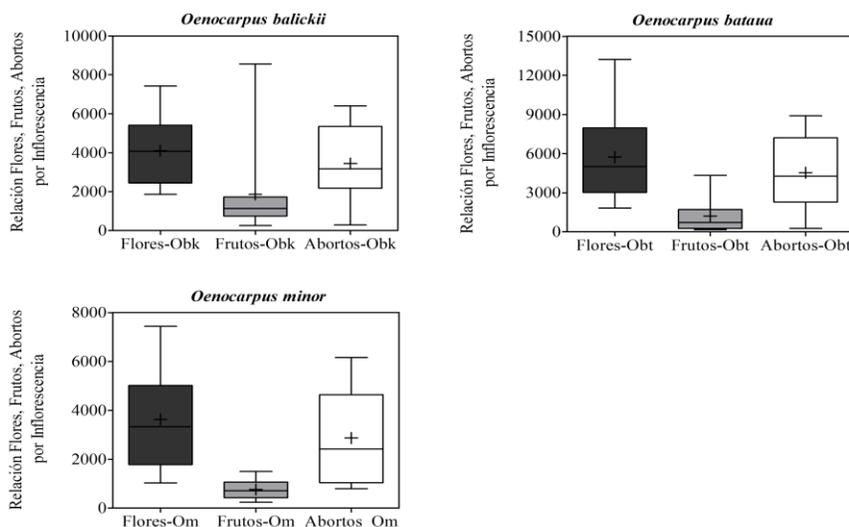


Fig. 5. Diagrama de cajas de la producción de flores, frutos y abortos de tres especies de *Oenocarpus* simpátricas en la Amazonia colombiana

Discusión

Los resultados indican que las tres especies de *Oenocarpus* que crecen simpátricas en la Amazonia de colombiana presentan un patrón reproductivo similar: producen inflorescencias a lo largo del año, las inflorescencias son iguales en su plan estructural (Fig.1 A-C), presentan semejanza en las fases reproductivas, la presentación del polen y la receptividad estigmática siguen el mismo ritmo, con igual longevidad y hora de actividad, y son polinizadas por grupos similares de insectos, principalmente coleópteros; sin embargo, la mayoría de los polinizadores son específicos para cada especie (Cuadro 4). Este patrón reproductivo encontrado aquí, al parecer, lo presentan otras especies del género *Oenocarpus* (Cuadro 5), y parece ser constante a lo largo de la distribución de las especies, debido a que coincide con lo registrado en estudios previos sobre polinización de *Oenocarpus* realizados en diferentes localidades de Ecuador, Brasil y Colombia (García 1988, Henderson & Furth 1992, Kűchmeister *et al.* 1998, Oliveira 2002, Núñez & Rojas 2008).

Aunque la similitud en la estrategia de reproducción encontrada en especies de *Oenocarpus* no es común a todas las palmas congénéricas v. gr., *Syagrus* (Núñez & Carreño 2008), *Geonoma* (Listabarth 1993, Borchsenius 1997), se ha registrado para especies de *Bactris* (Listabarth 1996, Henderson *et al.* 2000), *Phytelephas* (Ervik *et al.* 1999), *Ceroxylon* (Carreño 2013) y *Attalea* (Núñez & Galeano 2011), Por esta razón,

estudios como el que aquí presentamos en los que se abordan varias especies congénéricas y simpátricas proporcionan un mejor entendimiento de los mecanismos evolutivos de las estrategias de reproducción de grupos de especies emparentadas.

Cuadro 5. Caracteres reproductivos para cuatro especies de *Oenocarpus*

	<i>Oenocarpus bacaba</i>	<i>Oenocarpus minor</i>	<i>Oenocarpus bataua</i>	<i>Oenocarpus balickii</i>
Duración Fenología reproductiva	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Hora de anthesis	Nocturna	Nocturna	Nocturna	Nocturna
Duración anthesis fase femenina	5 días	3 días	4 días	7 días
Duración anthesis fase masculina	15 días	7-10 días	9 días	15 días
Dicogamia	protándica	protándica	protándica	protándica
Polinización anemófila	No reportada	No reportada	No	No
Recompensas florales	Polen	Polen	Polen	Polen
Termogénesis Inflorescencias femeninas	13,2 °C	9,2 °C	3,4 °C	4,5° C
Termogénesis inflorescencias masculinas	10.0°C	8,9°C	3,2°C	5,8
Aroma floral	Imitando frutos maduros	Imitando frutos maduros	Epibiciclosesqui - felandreno, limoneno compuesto sin identificar	α-gurjuneno ciclozativeno trans-cariofileno
Principal polinizador	<i>Mystrops</i> y especies de Curculionidae	Curculionidae	<i>Mystrops</i> sp.1 <i>Phyllotrox</i> sp.39 <i>Anchylorhynchus albidus</i>	Baridinae Gen. 4, sp. 1, <i>Phyllotrox</i> sp.35
Referencia	Küchmeister <i>et al.</i> 1998	Küchmeister <i>et al.</i> 1998 Núñez 2007 Este estudio	Núñez & Rojas 2008, García 1988 Este estudio	Este estudio

Se ha sugerido que cuando especies emparentadas coexistentes presentan un mismo patrón reproductivo (fenología, morfología, sistema reproductivo, biología floral y visitantes florales), suele presentarse una fuerte competencia por los polinizadores (Waser 1983). Si tal competencia existe y se mantiene en el tiempo, se puede generar exclusión competitiva entre las especies competidoras (Waser 1978, Sargent & Ackerly 2008). La exclusión competitiva asume que las especies cercanas que mantienen un gran número de rasgos funcionales comunes no pueden coexistir, ya que las especies que mejor se apropien de los recursos o que interfieran en la apropiación de los mismos, excluirán competitivamente a sus parientes, generando patrones de repulsión filogenética dentro de las comunidades (Campbell 1986, Webb 2002).

Se esperaría entonces que las especies de *Oenocarpus* observadas ejercieran entre ellas exclusión competitiva. Sin embargo, esta no ocurre y la prueba de ello es que las cuatro especies se pueden encontrar creciendo entremezcladas y al parecer sin impedimentos reproductivos, a juzgar por la alta eficiencia reproductiva encontrada alcanzó (valores entre 24 y 43 % (Fig.6)), muy similares a la registrada en especies de *Oenocarpus* creciendo en solitario (Núñez & Rojas 2008, Núñez 2007).

La simpatría que presentan las especies de *Oenocarpus* se explica por la existencia de aislamiento reproductivo entre ellas. El aislamiento reproductivo consiste en obstrucciones al intercambio génico entre poblaciones o entre especies emparentadas (Grant 1994). Los impedimentos reproductivos pueden ocurrir antes de la polinización, e incluyen aislamiento temporal, mecánico y atracción diferencial de polinizadores. O bien, los obstáculos pueden operar después de la polinización y comprenden la incompatibilidad, inviabilidad, esterilidad y deterioro de híbridos (Grant 1989, Grant 1993).

Los resultados encontrados en el presente trabajo sugieren que en las especies de *Oenocarpus* el aislamiento reproductivo opera exclusivamente a través de la atracción y mantenimiento de polinizadores. Los otros tipos posibles de aislamiento son improbables para estas palmas: la floración continua en todas las especies descarta el aislamiento temporal; el aislamiento mecánico es poco probable debido a que no se presentan restricciones que impidan el libre acceso de los polinizadores hacia las flores de cualquiera de las palmas y aunque pudiese ocurrir aislamiento poscigótico entre combinaciones de especies, también hay fuerte evidencia de la posibilidad de

entrecruzamiento que permite la hibridación entre pares de especies. La evidencia de la ocurrencia de hibridación entre especies de *Oenocarpus* ha sido reportado por Henderson *et al.* (1995) quienes registraron híbridos entre *O. bataua*-*O. bacaba*, *O. bataua*-*O. minor* y *O. bacaba*- *O. minor*. De igual manera, Núñez (2007) reportó un híbrido resultado del cruce entre *O. bataua* y *O. minor* creciendo en estado silvestre en bosques de los Andes colombianos, en donde las dos palmas coexisten.

Aunque no evidenciamos híbridos en la zona de estudio, no descartamos su existencia, pero de presentarse no serían muy abundantes ya que la mayoría de las especies presentan polinizadores exclusivos para cada palma. Este argumento se sustenta en que los resultados sobre la estructura de la red de interacción (Fig.4), al igual que los análisis de similitud entre par de especies (Cuadro 4), la prueba de similitudes (ANOSIM) y el análisis de ordenamiento con la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (NMSD) (Fig.5), muestran el alto grado de preferencia y especificidad de las diferentes especies de coleópteros por las inflorescencias de cada especie de palma.

Una evidencia adicional para apoyar la hipótesis de la existencia de aislamiento reproductivo relacionado con mecanismos tendientes a la atracción de polinizadores específicos entre las especies de *Oenocarpus*, es la diferencia en la composición química del aroma floral. Núñez (2007) encontró que los aromas florales de *O. bataua* y de *O. minor* son altamente diferenciables, pues tan sólo comparten 22% de los compuestos entre ellos. La participación del aroma floral de cada palma en la atracción de polinizadores específicos en las tres especies estudiadas fue evidente a lo largo de la investigación, ya que siempre se presentó liberación de un fuerte e intenso aroma durante todo el ciclo floral en cada palma, con un aroma particular y fácilmente diferenciable y distinguible al olfato humano para cada una de ellas. También y de manera coordinada, siempre coincidió la volatilización del aroma con el calentamiento interno de las inflorescencias, y la respuesta simultánea de los polinizadores, que llegaron a las inflorescencias en los momentos en los que ocurrió la volatilización; en la fase femenina (que no ofrece ninguna recompensa) se produce aroma que imita el de las flores masculinas, de tal forma que los polinizadores llegan atraídos por mimetismo químico, aspecto este registrado para un amplio grupo de palmas (Núñez & Rojas 2008).

Fig.6. Coleópteros polinizadores de especies de *Oenocarpus*. A- *Oenocarpus balickii*, B. *O. bataua* y C. *O. minor*. Polinizadores indicados como: A1. *Anchylorhynchus* sp., A2. *Limnonotus* sp.1., A3. *Phyllotrox* sp.35 y A4. Baridinae Gen4, sp.2. B1. Baridinae Gen4, sp.1, B2. *Anchylorhynchus tricarinatus*, B3. Baridinae Gen4, sp.2 y B4. *Perelleschus* sp.1, C1. *Anchylorhynchus bicarinatus*, C2. *Mystrops salazari*, C3. *Phyllotrox* sp.37 y C4. Baridinae Gen4, sp.2.

La especificidad del aroma entre especies de palmas coexistentes y congénicas contribuye al establecimiento de palmas huésped fácilmente diferenciables por los polinizadores, debido a que el aroma genera mecanismos de atracción por las palmas y aprendizaje por los insectos, generando la separación y preferencia de los insectos visitantes por especies de palmas exclusivas (Knudsen 1999, Ervik *et al.* 1999, Knudsen *et al.* 1999). Si consideramos que los polinizadores son selectivos por el tipo de aroma floral diferencial que cada palma al parecer presenta, se esperaría igualmente la existencia de alta especificidad de los polinizadores en cada una de las tres palmas. Los resultados de este estudio indican que las tres especies de palmas son polinizadas por diferentes especies de coleópteros de las familias Curculionidae y Nitidulidae, y que en la mayoría de los casos, los polinizadores fueron exclusivos compartiéndose muy pocas especies de insectos entre pares de especies (Fig.4-5).

Los coleópteros de los géneros *Derelomus*, *Phyllotrox*, *Anchylorhynchus*, *Andranthobius*, *Terires*, Baridinae (Curculionidae) y *Mystrops* (Nitidulidae) que fueron encontrados como los principales polinizadores de las especies de *Oenocarpus* (Fig.5), han sido asociados ampliamente y de manera exclusiva con flores de palmas (Valente & Vanin 2002, Franz & Valente 2005, Valente 2005a, 2005b). Todas las especies de cada grupo de coleópteros se han diversificado y especializado en grupos particulares de palmas, siempre manteniendo alta especificidad por las palmas que visitan. Prueba de la alta diversidad pero también de alta especificidad de coleópteros Curculionidae asociados a flores de palmas la encontramos en los trabajos de Valente (2005^a) y Núñez & Carreño (datos sin publicar) en donde se compararon las especies de gorgojos asociados a 30 palmas en bosques brasileiros y 20 especies de palmas en Colombia respectivamente, con resultados similares y concluyentes en cuanto a la alta especificidad, con muy pocas especies de coleópteros compartidos entre palmas coexistentes, ya sea congénicas o sin parentesco alguno.

Las especies de *Oenocarpus* evaluadas en el presente estudio muestran una misma estrategia de reproducción y presentan mecanismos convergentes de polinización asociados a especies de las familias Curculionidae y Nitidulidae, pero con preferencias marcadas de los coleópteros por cada palma. En otras áreas diferentes a la Amazonia se ha encontrado también el mismo tipo de asociación entre especies de *Oenocarpus* y los polinizadores registrados aquí (García 1988, KÜchmeister *et al.* 1998, Oliveira 2002, Núñez & Rojas 2008), lo que evidencia que este patrón altamente especializado se mantienen a pesar de las diferencias geográficas y de hábitat donde se encuentran las especies de *Oenocarpus*. La especialización de coleópteros de las familias Curculionidae y Nitidulidae con palmas también ha sido sugerida y reconocida en otros estudios que involucran otros géneros de palmas tropicales (Henderson 1986, Silberbauer & Gottsberger 1990, Ervik 1995, Kirejtshuk 1997, Núñez *et al.* 2005, Valente 2005a, Franz & Valente 2005).

El caso más evidente de asociación exclusiva entre curculionidos y un grupo particular de palmas se ha documentado para especies de *Anchylorhynchus*. Este grupo de insectos recientemente revisado por (Medeiros 2011), está conformado por 45 especies, todas asociadas a flores de palmas de los géneros *Oenocarpus*, *Syagrus* y *Butia*, y en la mayoría de los casos, cada especie de coleóptero está asociado de manera exclusiva a una especie de palma en cada género (Medeiros & Núñez 2013). Para las especies de *Oenocarpus* del presente estudio la especificidad e íntima asociación con especies de *Anchylorhynchus* también fue evidente, con *Anchylorhynchus tricarinatus* asociado de manera exclusiva a flores de *O. bataua*, *Anchylorhynchus bicarinatus* asociado con flores de *O. minor* y *Anchylorhynchus* asociado con flores de *O. balickii*.

La especialización aquí sugerida entre las especies de *Oenocarpus* y los coleópteros polinizadores se explica por la íntima asociación, ya que todas las especies de coleópteros de los géneros *Derelomus*, *Phyllotrox*, *Anchylorhynchus*, *Andranthobius*, *Terires*, varias especies de Baridinae y *Mystrops* que visitan y polinizan las tres palmas, dependen completamente de las inflorescencias que polinizan, dentro de las cuales tienen lugar su ciclo de vida y como las cuatro palmas son también dependientes de los polinizadores debido a la xenogamia obligada que las caracteriza, se presenta una relación especializada de mutual dependencia. La dependencia obligada que tienen los

coleópteros polinizadores por las inflorescencias y flores de diferentes especies de palmas ha sido ampliamente documentada (Henderson 1986, Núñez *et al.* 2005, Núñez & Rojas 2008, Núñez & Carreño 2013). Sin embargo, en la mayoría de estudios no han incluido observaciones detalladas que permitan dilucidar los factores que generan tal dependencia.

Estos casos en los que los coleópteros que polinizan y desarrollan su ciclo de vida dentro de las estructuras reproductivas de las plantas que polinizan, han sido catalogados como sistemas especializados de polinización y se han registrado en un gran número de familias de plantas, además de las palmas. Algunas de las familias son Anonaceae (Kuchmeister *et al.* 1997, 1998, Gottsberger 1999), Cyclantaceae (Franz 2005) y Araceae (Gibernau *et al.* 2000).

Debido a que en palmas son pocos los trabajos que evalúan conjuntos de especies simpátricas, congénicas o de estrecha relación filogenética, estamos muy lejos aún para definir el grado de homogeneidad y/o diferenciación en las estrategias de reproducción que presentan las especies que conforman los diferentes géneros de palmas, básicamente porque la mayoría de los trabajos consideran una o pocas especies, dejando a un lado los enfoques multiespecíficos y con ello conocer realmente los patrones de reproducción de las especies de esta importante familia de plantas. Los estudios con especies individuales se aíslan con frecuencia a la especie focal de su entorno comunitario en donde las otras especies pueden modificar el signo y el resultado de las interacciones con polinizadores y éxito reproductivo. En la medida que se incrementen los estudios como el que aquí presentamos, involucrando varias especies congénicas o de estrecha relación filogenética permitirán definir el grado de homogeneidad y/o diferencias en las estrategias de reproducción de los diferentes géneros de palmas, claves para su aprovechamiento y conservación.

Debido a que la principal importancia de las especies de *Oenocarpus* se encuentra en el fruto, y que la producción de frutos se logra por la íntima asociación de las palmas con varias especies de coleópteros es importante continuar con los estudios de las restantes especies de *Oenocarpus* y cuantificar la participación de los visitantes florales en otras localidades donde estas especies se encuentran ya que con ello se confirmará el alto grado de especialización que encontramos y que se presenta en el género *Oenocarpus*,

información que sin lugar a dudas será clave para la conservación, planes de manejo, aprovechamiento y futura domesticación de palmas con tan alto potencial.

Agradecimientos.

Este estudio hace parte de la tesis de Doctorado programa en Ciencias-Biología, Universidad nacional de Colombia de L. A. Núñez y C. Isaza. Recibimos financiación de Colciencias (proyecto No. 110148925263) y del programa marco FP-7 de la Unión Europea (Proyecto No. 21263). Agradecemos a los entomólogos Bruno de Medeiros, Diego Campos, Jhon Cesar Neita por la identificación de las especies. A la comunidad indígena en Amacayacu. A María Cristina Peñuela por ayuda y acceso a la estación biológica el Zafire de la Universidad sede Amazonia y a Javier Carreño, por su colaboración en la fase de campo.

Literatura citada

Balick, M. 1982. Palmas neotropicales nuevas fuentes de aceite comestible. *Interciencia* 7(11): 25-29.

Balick, M. 1985. Useful plants of Amazonian: a resource of global importance. Pages 339-367 En G. Prance y T. Lovejoy (Eds.). *Key e environments: Amazonia*. Pergamon Press.

Balick, M. J. 1992. *Jessenia* y *Oenocarpus*: Palmas aceiteras neotropicales dignas de ser domesticadas. *Estudio FAO Producción y protección vegetal* 88. Roma FAO.

Barfod, A., M. Hagen & F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*. 108: 1503-1516

Bernal, R., G. Galeano & A. Henderson 1991. Notes on *Oenocarpus* (Palmae) in the Colombian Amazon. *Brittonia*. 43 (3): 154-164

Borchsenius, F. 1993. Flowering biology and insect visitation of three Ecuadorean *Aiphanes* species. *Principes* 37: 139-150.

Briggs, D. & S. Walters. 1997. *Plant variation and evolution*. 3rd edition. Cambridge University Press. Cambridge.

Brokamp, G., N. Valderrama, M. Mittelbach, C. A. Grandez, A. Barfod & M. Weigend. 2011. Trade in Palm Products in North-Western South America. *Bot. Rev.* 77: 571-600.

Campbell, D. R. 1986. Predicting plant reproductive success from models of competition for pollination. *Oikos* 47: 257-266.

Carreño, J. 2013. Ecología de la polinización de tres especies de palmas de cera (arecaceae) *Ceroxylon parvifrons*, *Ceroxylon ventricosum*, *Ceroxylon vogelianum* en los Andes de Colombia. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Bogotá Colombia

Clarke, K. & R. Gorley. 2001. PRIMER v5: User Manual Tutorial, Primer-e, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.

Cox, T. F. & M. A. Cox. 2001. Multidimensional scaling (2.ed.). Boca Ratón: Chapman & Hall/CRC.

Dafni, A. 1992. Pollination Ecology. A practical approach. Oxford University Press, Oxford

Dormann C. J. Frund, N. Blutgeb & B. Gruber 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open ecology Journal* 2: 7-24.

Ervik, F. 1995. Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. PhD.thesis, University of Aarhus, Denmark.

Ervik, F., L. Tollsten & J. Knudsen. 1999. Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Plant Syst. Evol.* 217: 279-297.

Fava, W., W. Covre & M. Sigrist. 2011. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. *Flora* 206: 575–584.

Franz, N. 2005. Towards a phylogenetic system of Derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Systematic Entomology* 31: 1-68

Franz, N. & R. Valente. 2005. Evolutionary trends in derelomine flower weevils: from associations to homology. *Invertebrate Systematics*. 19: 499-530

Galeano, G. & R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia. Guía de campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.

Galeano, G., M. Peñuela-Mora & L.A. Núñez. 2013. Guía de las palmas de la Estación Biológica El Zafire, Amazonas, Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia, 144 p.

García M. 1998. Observaciones de la polinización en *Jessenia bataua* (Arecaceae) en la reserva de producción faunística Cuyabeno, Amazonia del Ecuador. Tesis en Biología Pontificia Universidad Católica del Ecuador. 125p.

- Gibernau, M., Barabé, D., & D. Labat. 2000. Flowering and pollination of *Philodendron melinonii* (Araceae) in French Guiana. *Plant Biol.* 2: 330–333
- Grant. V. 1994. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 91:3-10.
- Grant. V. 1993. Effects of hybridization and selection on floral isolation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 90:990-993.
- Grant. V. 1989. *Especiación vegetal*. Editorial Noriega. México
- Gottsberger, G. 1999. Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. *Plant Spec. Biol.* 14:143–152.
- Guimarães, P.R., JR. Rico-Gray, V. Oliveira, P.S. Izzo, T.J. Reis & J. N. Thompson. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology*, 17:1–7
- Hammer O., D. Harper, & P. Ryan. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4(1):1-9.
- Henderson, A. & D. Furth. 1992. *Biología Reproductiva de Jessenia y Oenocarpus*. En: Balick, M.J. 1992. *Jessenia y Oenocarpus: Palmas aceiteras neotropicales dignas de ser domesticadas*. Estudio FAO: Producción y protección vegetal 88. Roma FAO. 131-134 p.
- Henderson, A., G. 1986. A Review of pollination studies in the Palmae. *Bot. Rev.* 52: 221-259
- Henderson, A. & D. Furth. 1992. *Biología Reproductiva de Jessenia y Oenocarpus*. En: Balick, M.J. 1992. *Jessenia y Oenocarpus: Palmas aceiteras neotropicales dignas de ser domesticadas*. Estudio FAO: Producción y protección vegetal 88. Roma FAO. 131-134 p.
- Henderson, A., R. Pardini, J.F. Dos Santos Rebello, Sergio Vanin & D. Almeida. 2000. Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. *Brittonia* 52:160–171.
- Henderson, A. & D. Furth. 1992. *Biología Reproductiva de Jessenia y Oenocarpus*. En: Balick, M.J. 1992. *Jessenia y Oenocarpus: Palmas aceiteras neotropicales dignas de ser domesticadas*. Estudio FAO: Producción y protección vegetal 88. Roma FAO. 131-134 p.
- Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Henderson, A. 2002. *Evolution and ecology of palms*. The New York Botanical Garden Press. New York. 259 pp
- Herrera, C. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany* 92:13-20
- Kearns, C. & D. Inouye. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot, CO.
- Kirejtshuk, A. G. 1997. On the evolution of anthophilous Nitidulidae (Coleoptera) in tropical and subtropical regions. *Bonn. Zool. Beitr.* 47: 111-134

- Knudsen J. T. 1999. Floral scent chemistry in geonomid palms (Palmae: Geonomeae) and its importance in maintaining reproductive isolation. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 83: 141–168.
- Knudsen, J. T., S. Andersson. & P. Bergman. 1999. Floral scent attraction in *Geonoma macrostachys*, an understory palm of the Amazonian rain forest. *Oikos* 85: 409–418.
- Küchmeister, H., I. Silberbauer-Gottsberger & G. Gottsberger 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Syst. Evol.* 206: 71–97
- Küchmeister, H., A. Webber, G. Gottsberger & I. Silberbauer-Gottsberger. 1998. A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 28: 217–245.
- Listabarth C. 1996. Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the palm breeding beetles on pollination at the community level. *Biotropica* 28:69–81.
- Listabarth C. 1993. Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis* and *G. interrupta*. *Botanica Acta* 106: 496–506.
- Macía, M., P. Armesilla, R. Cámara-Leret, N. Paniagua-Zambrana, S. Villalba, H. Balslev & M. Pardo-De-Santayana. 2011. Palm uses in northwestern South America: a quantitative review. *The Botanical Review*.77: 462–570.
- Medeiros B. & L. A. Nuñez. 2013. Three New Species of *Anchylohrynchus* Schoenherr, 1836 from Colombia. *Zootaxa*. 3636 (2): 394–400.
- Medeiros B. 2011. Phylogenetic analysis and systematic revision of the genus *Anchylohrynchus* Schoenherr, 1836 (Curculionidae: Derelomini), using discrete and continuous morphological characters. MSC Thesis. Sao Pablo University.
- Miranda, J., F. Montaña, F Zenteno, H. Nina & J. Mercado. 2008. El Majo (*Oenocarpus bataua*): Una alternativa al biocomercio en Bolivia. Trópico-PNBS- FAN. La Paz, Bolivia. Tropicó.
- Núñez L. A., R. Bernal & J. Knudsen. 2005. Diurnal palm pollination by mytropical beetles: is it weather-related? *Plant Syst. Evol.* 208:187–196.
- Núñez, L.A. & R. Rojas. 2008. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia* 30(1): 99–122.
- Núñez, L.A & J. Carreño. 2008. Biología reproductiva y polinización de *Syagrus sancona* (Palmae) en la Orinoquia de Colombia. En Libro de resúmenes III Congreso Internacional de Ecosistemas Secos. Santa Marta.
- Núñez L. A. 2007. Evaluación del aislamiento reproductivo entre tres especies simpátricas *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus minor* y *Euterpe precatoria* (Palmae:Arecaceae: Euterpeae) en un bosque de los Andes en Colombia. Tesis de Maestría, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Núñez, L. A & G. Galeano. 2011. Análisis de los patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres neotropicales. En Libro de resúmenes: Impacto de la cosecha de palmas en los bosques tropicales. G. Galeano, R. Bernal & H. Balick (ed). Universidad Nacional de Colombia.
- Núñez, L. A. & J. Carreño. 2013. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. Pp.450. En: VII: Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela). Lasso, C. A., A. Rial y V. González (Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y pesqueros Continentales de Colombia.

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.

Oliveira, M., R. Nazaré & M. Mota. 2002. Estudo comparativo da qualidade do palmito de bacabinha com o do açazeiro. Belém: Embrapa Amazônia Oriental. (Comunicado Técnico, 39).

Porter H., 2007. Thrips as primary pollinators of Sympatric species *Chamaedorea* (Arecaceae) in Belize. Ph. D. Thesis. The City University of New York.

Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. En: Herrera CM, Pellmyr O, eds. Plant–animal interactions: an evolutionary approach. Oxford: Blackwell Science Publishing, 157–184.

Rojas R. & J. Cruz 2004. Comportamento fenológico da palmeira pataua (*Oenocarpus bataua*) na floresta Adolfo Duck, Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 34:553-558
Sargent R. & D. Ackerly. 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities, 123-130. *Trends in Ecology and Evolution*. 23: 123-130

Valente R. 2005a. Diagnóstico da entomofauna da área do Níquel do Vermelho, Município de Canaã dos Carajás, Estado Pará, Brasil. In: Relatório de Impacto Ambiental sobre Meio Ambiente, projeto Níquel Vermelho, Companhia Vale do Rio Doce, em Canaã dos Carajás, Pará. 1100pp.

Valente R. 2005b. O gênero *Celetes* (Curculionidae: Eirrhiniinae) filogenia, sistemática e evolução com palmeiras hospedeiras. Doutoral Tese. University of São Paulo. Brazil

Valente R. & S. Vanin. 2002. Curculionidae (Coleoptera) em inflorescência de *Attalea maripa* In Caxiuana População tradicionais. Diversidade biológica. 1ª Ed. Pp 483-502. Belém-Brazil

Vásquez, D. & M. Aizen. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85:1251-1257.

Vélez, G. 1992. Estudio fenológico de diecinueve frutales silvestres utilizados por las comunidades indígenas de la región de Araracuara, Amazonia colombiana. *Colombia Amazonica* 6:135-186.

Waser, N. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. In: Jones CE, Little RJ, editors. Handbook of experimental pollination biology. New York, NY: Van Nostrand Reinhold.

Waser, N. 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia*. 36:223-236.

Webb, C., D. Ackerly, M. McPeck & M. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.

Willmer, Pat. 2011. Pollination and floral ecology. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press

Zona, S. & A. Henderson 1989. A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana*, 11:6-21.

6. Asociación de gorgojos (Curculionidae: Coleoptera) con las palmas (Arecaceae) silvestres de la Orinoquia colombiana, y su papel en la polinización

Autores: L. A Núñez, J. Carreño & G. Galeano
Preparado para: Neotropical entomology

Gorgojos (Curculionidae: Coleoptera) asociados a las inflorescencias de palmas de la Orinoquia Colombiana: ¿habitantes o visitantes? implicaciones en la polinización y la especialización

Resumen

Se describe la asociación y evalúa el papel de los gorgojos (Curculionidae: Coleoptera) en la polinización de 20 especies de palmas (Arecaceae) en la Orinoquia Colombiana. Se registró la composición y riqueza, se cuantificó la abundancia, se evaluó la especificidad, se registró el comportamiento y se definió el grado de especialización. Se encontraron 114 especies. Las subfamilias Eriirrhinae, Baridinae fueron las más representativas, y las especies de los géneros *Adranthobius*, *Derelomus*, *Phytotribus*, *Celestes* y *Phyllotrox* las más importantes en la polinización. La diversidad de las especies de gorgojos fue alta, con un promedio de 12 especies por inflorescencia; en *Attalea maripa* se presentó la mayor diversidad con 26 especies, y en *Socratea exorrhiza* la menor diversidad, con tan sólo tres especies. Una inflorescencia puede atraer hasta 25.000 gorgojos, pero las abundancias variaron entre especies de palmas y de gorgojos. Pocas especies participan de manera eficiente en la polinización. La mayoría de las especies actúan como coopolinizadores o polinizadores eventuales. Un porcentaje alto de las especies actúa como visitantes generalistas con variación temporal y espacial, mientras otro pequeño

grupo de especies actúa como habitantes especialistas que dependen de la palma para su supervivencia. Por tener gorgojos visitantes y habitantes con diferentes historias evolutivas, coincidiendo en un espacio y compartiendo recompensas, se establece un gradiente de interacción en donde el grado de asociación gorgojos-palmas varía desde un mutualismo estricto con beneficio mutuo, hasta un fuerte antagonismo actuando como predadores o parásitos, destruyendo flores y frutos, afectando la eficiencia reproductiva .

Introducción

Los coleópteros de la familia Curculionidae, conformada por cerca de 6000 géneros y 60.000 especies descritas en todo el mundo, son uno de los grupos de insectos más diversos (Anderson 1995, Anderson 2000, Oberprieler *et al.* 2007, Footitt & Adler 2009), y se cree que aún falta un número significativo de especies por describir (Anderson 1993,1995, Grimaldi & Engel 2005). Son insectos de tamaño variado (0.5-a 90 mm), más conocidos como gorgojos y picudos, porque la mayoría de las especies presentan la región circunmolar del rostro alargada en forma de pico o trompa (Valente 2000, Marvaldi *et al.* 2002).

Todas las especies están asociados con plantas, ya sea como fitófagos (Anderson 1995, Marvaldi *et al.* 2002, Thompson 2005), predadores de frutos o semillas (Kuschel 1995), o asociados con las estructuras reproductivas y con participación directa en la polinización de las plantas que visitan (Genty *et al.* 1986, Gottsberger 1988, Silberbauer-Gottsberger 1990, Prada *et al.*1998, Henderson *et al.* 2000, Oliveira *et al.* 2003, Franz & Valente 2005).

Las familias de plantas en donde se ha demostrado una mayor participación de Curculionidae en la polinización incluyen Zamiaceae (Donaldson 1992), Magnoliaceae, Eupomatiaceae, Calycanthaceae (Ericksson 1994), Annonaceae (Küchmeister *et al.* 1998, Gottsberger 1999), Cyclantaceae (Franz 1999, 2007), Araceae (Young 1986, Gottsberger *et al.* 2001, Franz 2006), Cycadaceae y Arecaceae (Henderson 1986, Gottsberger 1990, Listhabarth 2001, Nuñez & Rojas 2008), entre otras.

La participación de diferentes especies de curculionidae en la polinización de palmas neotropicales ha sido ampliamente demostrada (Beach 1984, Henderson 1984, 1986, Búrquez 1987, Scariot *et al.* 1991, Borchsenius 1993, Listabarth 1992, Küchmeister *et al.*

1998, Prada *et al.* 1998, Knudsen *et al.* 1999, Henderson *et al.* 2000, Voeks 2002, Siefke & Bernal. 2004, Núñez *et al.* 2005, Núñez & Rojas 2008). Junto con especies de la familia Nitidulidae, se les considera los polinizadores más efectivos de la familia Arecaceae (Henderson 1986, Barfod *et al.* 2011).

Frecuentemente se registran entre una a 15 especies de gorgojos visitando inflorescencias de especies de palmas, los cuales presentan un papel diferencial en la polinización: algunos han sido considerados polinizadores altamente efectivos (Listabarth 1994, Henderson 2000, Núñez & Rojas 2008), mientras a otras especies se les ha atribuido un papel secundario en la polinización (Listabarth 1994, Henderson 1984, 2002, Núñez *et al.* 2005); también se ha sugerido que un porcentaje alto de especies no participa en la polinización de las palmas que visitan (Bernal & Ervik 1996, Consiglio *et al.* 2001, Núñez & Carreño 2013), y que, en cambio, algunos gorgojos destruyen las estructuras reproductivas o depredan las flores o frutos, por lo que tienen una relación antagonica con la palma que visitan (Ervik & Feil 1997).

A pesar de los aportes significativos en los últimos años para esclarecer la mutua dependencia de gorgojos y palmas (Henderson 1986, Listabarth 1999, Gottsberger 1990, Valente & Franz 2005, Núñez & Rojas 2008, Nuñez & Carreño 2013), aún se desconocen los factores que median tal interacción, entre los cuales se destacan el grado de especificidad, la diversidad, la variación de sus abundancias, la distribución geográfica de los coleópteros con respecto a su palma hospedera, el papel que cumplen en la polinización en especies de palmas que crecen en simpatría o en especies congenéricas. Los estudios de la interacción entre insectos altamente diversos como Curculionidae y plantas son claves para el conocimiento de la diversidad y el entendimiento de su evolución (Franz & Valente 2005), para conocer procesos ecológicos en diferentes comunidades de plantas que permiten valorar el papel funcional de cada una de las especies de insectos en temas de alta importancia como la polinización y predación de frutos y semillas (Vanin 1999), o como vectores de enfermedades de plantas cultivadas o silvestres con potencial económico (Grafton-Cardwell *et al.* 2004).

Dada la importancia del tema, con el ánimo de conocer la interacción, valorar la participación en la polinización, y conocer las especies de gorgojos que visitan las

especies de palmas más importantes en la Orinoquia colombiana, este estudio presenta información sobre la composición, la riqueza, la especificidad, la variación en las abundancias, la distribución regional, el comportamiento y el modo de aprovechamiento de los recursos florales de las especies de gorgojos (Curculionidae: Coleoptera).

Materiales y métodos

Área de estudio. Las observaciones y las colectas de los insectos se realizaron entre los años 2007 y 2012, con visitas cada 8 a 15 días, a diferentes localidades de la Orinoquia colombiana, en los municipios de Aguazul, Monterrey, Paz de Ariporo, Poré, Támara y Yopal, en el departamento de Casanare; en el municipio de Medina en el departamento de Cundinamarca; en los municipios de San Martín y Restrepo en el Departamento del Meta; y el municipio de San José del Guaviare en el departamento del Guaviare (Figura 1). Estas áreas se caracterizaron por presentar poblaciones densas de palmas, con varias de las especies creciendo entremezcladas, en relictos de bosque de galería, sabanas estacionales, bosque de piedemonte y Morichales.

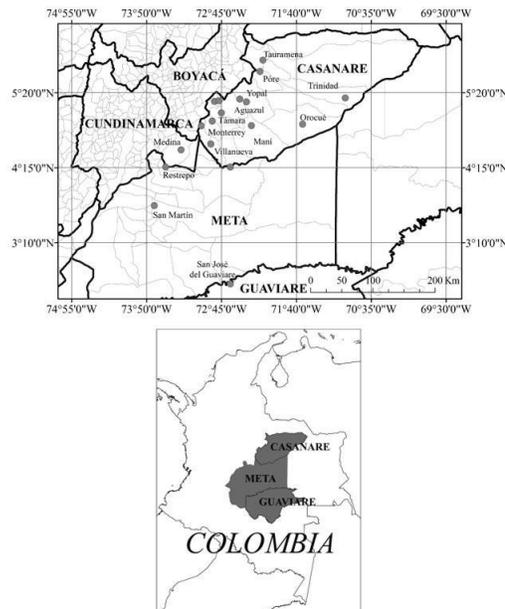


Figura 1. Ubicación de las zonas de estudio donde fueron colectadas las especies de *Gorgojos* asociados a palmas silvestres en la Orinoquia de Colombia

Las especies de palmas en las que se enfocó el estudio fueron *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart., *Aiphanes horrida* Willd., *Astrocaryum chambira* Burret, *A. jauari* Mart. *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f.) Wess. Boer, *A. insignis* (Mart.) Drude, *A. maripa*

(Aubl.) Mart., *Bactris corossilla* H. Karst., *B. gasipaes* Kunth. *B. major* Jacq., *B. maraja* Mart., *Euterpe precatoria* Mart., *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav., *Mauritia flexuosa* L.f., *Oenocarpus bataua* Mart., *O. minor* Mart., *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl., *Syagrus orinocensis* (Spruce) Burret, *S. sancona* H. Karst., *Wettinia praemorsa* (Willd.) Wess. Boer. Copias (vouchers) de estas especies se encuentran depositadas en el Herbario Nacional Colombiano.

Fase de campo. Para obtener las especies de gorgojos asociadas a las inflorescencias de las 20 especies de palmas se realizaron colectas de todos los visitantes florales en diferentes localidades de la Orinoquia colombiana (figura 1.) Para ello, se accedió de manera directa a las inflorescencias de cada palma, utilizando escaleras o equipo de ascenso según la altura de la palma. Cada inflorescencia fue embolsada y con sacudidas, golpes o movimientos fuertes se recolectaron todos los visitantes presentes en ese momento dentro de la inflorescencia; en algunos casos la inflorescencia fue cortada de la palma.

Fase de laboratorio. Se separaron las especies de gorgojos del resto de los insectos utilizando un estereoscopio Leica Zoom 2000, y a partir de rasgos morfológicos se separaron por morfotipos. Una vez definidas las morfoespecies, se almacenaron en frascos de vidrio con alcohol al 96 %, con su respectiva etiqueta y código diferenciable. Se generó una colección de referencia que se depositó en la colección de entomología del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional, Bogotá (ICN-MHN).

Composición. Cada morfoespecie se identificó al nivel taxonómico posible, utilizando las claves de Vaurie (1977), Morrone (1996), Anderson (2002), Barbosa & Valente (2003), Prena (2001, 2003, 2005), Marvaldi & Lanteri (2005), Valente & Kleverson (2005), Franz (2005), y De medeiros & Núñez (2013). Algunos de ellos se enviaron a especialistas para su identificación o confirmación.

Riqueza. Para determinar la riqueza de los gorgojos asociados con las inflorescencias de las especies de palmas, se cuantificó el número de especies encontradas por palma y las abundancias relativas respectivas, y se construyó una curva de acumulación utilizando el programas EstimateS version 8 (Colwell 2005).

Abundancia. Calculamos las abundancias relativas de cada especie de coleóptero a partir de la suma de los individuos de cada colecta y en todas las especies de palmas. De acuerdo a las abundancias relativas se clasificaron como: muy abundantes *** (>4000 individuos); abundantes ** (< 4000), raro * (10 – 50), + esporádicos (1-10) y – ausentes. Así mismo, se calculó la abundancia acumulada como la suma de todas las especies de gorgojos en cada especie de palma, con el fin de valorar el grado de acceso de la familia Curculionidae en cada especie de palma y compararlo entre las especies de la Orinoquia. Adicionalmente, para evaluar la abundancia y equidad de las especies de gorgojos asociados a las inflorescencias de cada especie de palma, se elaboraron curvas Whittaker o de rango-abundancia (Magurran 1988), en las que se usó el número de individuos por especie registrados en cada colecta. La curva se graficó como logaritmo de la abundancia, y los datos se ordenaron de mayor a menor abundancia. Se realizó una curva de rango-abundancia para cada una de las 20 especies de palmas.

Especificidad. La especificidad o preferencias de los gorgojos por cada especie de palma se evaluó a partir de un análisis de similaridad pareada, un dendograma según el índice de Bray-Curtis, un análisis de similitudes ANOSIM, (Cox & Cox 2001) y un análisis de asociación a partir de una red compleja (Guimarães *et al.* 2007). El análisis de similaridad pareada se realizó a partir de datos de presencia-ausencia de cada especie, con los cuales se generó una matriz pareada que indica el valor del índice de similaridad entre cada par de especies que se compara, donde los valores cercanos a 0 indican baja similaridad en composición de visitantes, y los cercanos a 1 dan prueba de que las palmas comparadas comparten sus visitantes florales. A partir de la matriz de presencia ausencia (1-0), se generó un dendograma de agrupamiento de las especies, para observar el grado de asociación que presentan las especies de gorgojos con su palma hospedera. Para el análisis de similitudes (ANOSIM) se construyeron matrices a partir de las abundancias relativas de cada visitante. El ANOSIM es una prueba de similitud no paramétrica de una vía que define si hay diferencias significativas de los visitantes entre las palmas, en términos de abundancia de las especies de visitantes. La prueba ANOSIM produce un estadístico R, que es una medida absoluta de distancia o similaridad entre las palmas. Los valores cercanos a 1 de R, indican baja similitud entre los visitantes por fase, mientras que los valores cercanos a 0 indican alta similitud entre los visitantes por fase entre las especies (Hammer *et al.* 2001). Como resultado se muestra el valor de R para

cada caso: para fase masculina R_m , para fase femenina R_f . La similaridad pareada, el dendograma y el ANOSIM se realizaron con el programa PAST[®] (Clarke & Gorley 2001).

El análisis a partir de una red compleja permite conocer la fuerza de la asociación con respecto al número de enlaces (Guimarães *et al.* 2007). Construimos una matriz cualitativa entre las palmas (**P**) y las especies de gorgojos que las visitaron (**G**), para la fase masculina **M**, la fase femenina **F**. La red se construyó con todas las especies de gorgojos asociadas a las 20 especies de palmas encontradas en la Orinoquia colombiana. En las matrices, la interacción se representa con 1 cuando ocurre y con 0 cuando es ausente. Para cada matriz calculamos los principales parámetros cualitativos y cuantitativos de la red (estructura de la red, ensamblaje, grado de anidamiento, conectancia, grado de asociación) que nos permiten entender la asociación. Los parámetros fueron calculados con las librerías Bipartite, Vegan y Network (Dormann *et al.* 2009) con software R (ver. 2.11.1, R Development CoreTeam 2010).

Comportamiento y patrón de asociación. Se realizaron observaciones del comportamiento de los gorgojos directamente sobre las inflorescencias, y registramos el momento de llegada (diurno, nocturno o crepuscular), el recurso aprovechado (tejido floral, polen) y la actividad reproductiva (copúla, oviposición, ciclos de vida). De acuerdo a las variables observadas y al grado de dependencia por la palma hospedera, generamos un patrón general de comportamiento para todas las especies asociadas a las inflorescencias.

El papel en la polinización. Evaluamos el papel de las especies de gorgojos en la polinización de las palmas de dos maneras. La primera, evidenciando la llegada y contacto con los estigmas receptivos en las flores en fase femenina. La segunda, estimando el número de granos de polen transportado por cada insecto. El conteo de granos de polen se realizó capturando los gorgojos de manera individual, incluyéndolos en viales y agregando una gota de alcohol; posteriormente se calculó el número de granos de polen por insecto según la técnica de Núñez (1999) modificado de Pascual & Cano (1988). Estimamos el polen vertido por cada insecto multiplicando el promedio polen encontrado en el cuerpo del insecto por las abundancias relativas de cada especie que visita las flores en fase femenina. A partir de los datos arrojados, clasificamos a las

especies de Curculionidae según su importancia en las siguientes categorías: **Polinizadores principales:** son aquellas especies que son eficientes en el transporte de polen, presentan altas abundancias, y tienen contacto con los estigmas de las flores; **Copolinizadores:** son aquellas especies que visitan ambos tipos de inflorescencia, aunque por sus abundancias son poco eficientes en el transporte de polen. **Polinizadores eventuales:** son especies ocasionales, presentan bajas abundancias y tienen contacto ocasional con los estigmas. **No polinizadores:** son especies que visitan las inflorescencias en fase masculina, pero no visitan las flores en fase femeninas.

Resultados

Composición

El grupo de gorgojos que visitaron las inflorescencias de 20 especies de palmas en la Orinoquia Colombiana estuvo conformado por 114 morfoespecies (Figura 2), 11 de las cuales fueron identificadas a nivel de especie, 92 a nivel de género y 106 a nivel de tribu y de subfamilia. Se hallaron un total de 8 subfamilias, en 18 géneros y 11 especies, siendo la sub-familias Erirrhinae (54 especies) y Baridinae (38 especies) las que presentaron un mayor número de especies, mientras las Sub-familias Cryptorhynchinae, Molytinae, Entiminae, Dryopteridae y Rhyconphorinae estuvieron representas por 1 a 4 especies (Tabla 1).

Figura 2. Principales especies de gorgojos (en vista lateral) asociados a las inflorescencias de palmas silvestres en la Orinoquia colombiana.

Figura 2. Continuación.

Figura 2. Principales especies de gorgojos (en vista lateral) asociados a las inflorescencias de palmas silvestres en la Orinoquia colombiana.

Tabla 1. Especies de gorgojos asociados a las inflorscencias de palmas silvestres en la Orinoquia Colombiana. **Abundancias:** ***Muy abundantes (> 4000), **Abundantes (<4000), *Raro (10-50), +Esporádico (1-10), -Ausente. **Distribución:** **Ar**-Arauca, **Cs**-Casanare, **Cd**-Cundinamarca, **Gv**-Guaviare, **Mt**-Meta. **Importancia en la polinización (IMP):** **Pp**-Polinizador principal, **Cp**-Copolinizador, **Pe**-Polinizador eventual, **Np**-No polinizador.

N°	Especie	Palma	Ab	Ar	C s	C d	Gv	Mt	IMP
1	<i>Phyllotrops</i> sp.1	<i>Acrocomia aculeata</i>	***						Pp
		<i>Bactris major</i>	**						Pp
		<i>Bactris gasipaes</i>	**						Pp
		<i>Bactris corossilla</i>	*						Pp
2	<i>Phyllotrops</i> sp.2	<i>Attalea butyracea</i>	+						Np
		<i>Attalea insignis</i>	+						No
		<i>Bactris major</i>	**						Cp
		<i>Syagrus orinocensis</i>	*						Np
3	<i>Phyllotrops</i> sp.3	<i>Wettinia praemorsa</i>	+					Np	
4	<i>Phyllotrops</i> sp.4	<i>Acrocomia aculeata</i>	**						Cp
		<i>Attalea butyracea</i>	**						Pe
		<i>Attalea insignis</i>	**						Pe
		<i>Attalea maripa</i>	*						Pe
		<i>Bactris corossilla</i>	*						Pp
		<i>Bactris gasipaes</i>	**						Cp
		<i>Bactris maraja</i>	**						Pp
5	<i>Celetes</i> sp.1	<i>Syagrus orinocensis</i>	+					Np	
6	<i>Celetes</i> sp.2	<i>Mauritia flexuosa</i>	**					Pe	
7	<i>Celetes</i> sp.3	<i>Mauritia flexuosa</i>	+					Np	
8	<i>Celetes</i> sp.4	<i>Acrocomia aculeata</i>	+						Np
		<i>Attalea butyracea</i>	*						Np
		<i>Attalea insignis</i>	*						Pe
		<i>Attalea maripa</i>	*						Pe
		<i>Bactris gasipaes</i>	**						Pe
9	<i>Celetes</i> sp.5	<i>Acrocomia aculeata</i>	+						Cp
		<i>Attalea butyracea</i>	*						Np
		<i>Attalea insignis</i>	+						Pe
		<i>Attalea maripa</i>	*						Np
10	<i>Celetes</i> sp.6	<i>Iriarteia deltoidea</i>	**					Pe	
11	<i>Celetes</i> sp.7	<i>Wettinia praemorsa</i>	*					Np	
12	<i>Celetes</i> sp.8	<i>Acrocomia aculeata</i>	+						Pe
		<i>Attalea butyracea</i>	*						Np
		<i>Attalea insignis</i>	*						Pe
		<i>Attalea maripa</i>	+						Pe
		<i>Bactris corossilla</i>	+						Pe

		<i>Bactris gasipaes</i>	**					Np
		<i>Bactris maraja</i>	+					Cp
13	<i>Celetes</i> sp.9	<i>Attalea maripa</i>	+					Np
14	<i>Celetes</i> sp.10	<i>Attalea maripa</i>	*					Np
15	<i>Celetes</i> sp.11	<i>Attalea maripa</i>	*					Pe
16	<i>Celetes</i> sp.12	<i>Astrocaryum chambira</i>	*					Pe
		<i>Astrocaryum jauari</i>	*					Pe
17	<i>Celetes</i> sp.13	<i>Astrocaryum chambira</i>	*					Pe
		<i>Astrocaryum jauari</i>	*					Pe
18	<i>Anchylorhynchus centrosquamatus</i>	<i>Syagrus orinocensis</i>	**					Pe
19	<i>Anchylorhynchus luteobrunneus</i>	<i>Syagrus sancona</i>	**					Pe
20	<i>Anchylorhynchus pinocchio</i>	<i>Syagrus sancona</i>	***					Pe
21	<i>Anchylorhynchus bicarinatus</i>	<i>Oenocarpus bataua</i>	***					Cp
22	<i>Anchylorhynchus tricarinatus</i>	<i>Oenocarpus minor</i>	***					Cp
23	Acalyptinae Gen.2 sp.1	<i>Oenocarpus bataua</i>	**					Pe
		<i>Oenocarpus minor</i>	*					Pe
24	<i>Derelomus</i> sp.1	<i>Syagrus orinocensis</i>	*					Np
		<i>Syagrus sancona</i>	*					Pe
25	<i>Derelomus</i> sp.2	<i>Attalea butyracea</i>	*					Np
		<i>Syagrus sancona</i>	***					Pe
26	<i>Derelomus</i> sp.3	<i>Iriarteia deltoidea</i>	*					Pe
		<i>Oenocarpus bataua</i>	***					Pp
		<i>Oenocarpus minor</i>	**					Pp
27	<i>Derelomus</i> sp.4	<i>Euterpe precatoria</i>	*					Cp
28	<i>Derelomus</i> sp.5	<i>Euterpe precatoria</i>	***					Cp
29	<i>Derelomus</i> sp.6	<i>Oenocarpus bataua</i>	**					Pe
30	<i>Derelomus</i> sp.7	<i>Euterpe precatoria</i>	*					Pp
31	<i>Derelomus</i> sp.8	<i>Iriarteia deltoidea</i>	**					Pe
32	<i>Derelomus</i> sp.9	<i>Aiphanes horrida</i>	+					Pp
33	<i>Derelomus</i> sp.10	<i>Acrocomia aculeata</i>	+					Cp
		<i>Aiphanes horrida</i>	*					Pe
		<i>Attalea butyracea</i>	***					Np
		<i>Attalea insignis</i>	***					Pe
		<i>Attalea maripa</i>	**					Pe
34	<i>Derelomus</i> sp.11	<i>Attalea maripa</i>	***					Pe

35	<i>Derelomus</i> sp.12	<i>Astrocaryum chambira</i>	*							Pp	
36	<i>Derelomus</i> sp.13	<i>Iriartea deltoidea</i>	**							Pe	
37	Baridinae Gen.4 sp.1	<i>Oenocarpus bataua</i>	***							Np	
		<i>Oenocarpus minor</i>	+							Np	
38	Baridinae Gen.4 sp.2	<i>Oenocarpus bataua</i>	***							Pp	
39	Baridinae Gen.4 sp.3	<i>Astrocaryum chambira</i>	*							Np	
40	<i>Andranthobius</i> sp.1	<i>Acrocomia aculeata</i>	*							Pp	
		<i>Astrocaryum jauari</i>	*							Pe	
		<i>Aiphanes horrida</i>	***								Cp
		<i>Astrocaryum chambira</i>	*								Pe
		<i>Attalea butyracea</i>	*								Pe
		<i>Attalea insignis</i>	*								No
		<i>Attalea maripa</i>	**								Np
		<i>Bactris major</i>	**								Cp
		<i>Bactris gasipaes</i>	*								Pe
		<i>Bactris corossilla</i>	**								Cp
		<i>Bactris maraja</i>	*								Pe
		<i>Iriartea deltoidea</i>	*								Pe
		<i>Euterpe precatória</i>	***								Pe
		<i>Oenocarpus bataua</i>	*								Np
<i>Oenocarpus minor</i>	*								Pp		
<i>Socratea exorrhiza</i>	*								Pe		
41	<i>Andranthobius</i> sp.2	<i>Mauritia flexuosa</i>	**							Pe	
42	<i>Andranthobius</i> sp.3	<i>Acrocomia aculeata</i>	*							Pe	
43	<i>Andranthobius</i> sp.4	<i>Acrocomia aculeata</i>	*							Cp	
		<i>Attalea butyracea</i>	+							Np	
		<i>Attalea insignis</i>	*							No	
		<i>Attalea maripa</i>	*							Np	
		<i>Bactris gasipaes</i>	*							Np	
		<i>Bactris corossilla</i>	+							Cp	
		<i>Bactris maraja</i>	*							Pe	
44	Acalyptinae Gen.3 sp.2	<i>Attalea butyracea</i>	*							Np	
		<i>Attalea insignis</i>	**							No	
45	Acalyptinae Gen.3 sp.3	<i>Attalea butyracea</i>	+							Np	
		<i>Attalea maripa</i>	*							Np	
46	<i>Palmocentrinus</i> sp.1	<i>Attalea butyracea</i>	+							Np	
		<i>Oenocarpus minor</i>	*							Np	

47	<i>Palmocentrinus</i> sp.2	<i>Oenocarpus bataua</i>	*							Np
48	<i>Palmocentrinus</i> sp.3	<i>Bactris major</i>	**							Np
		<i>Mauritia flexuosa</i>	*							Np
49	<i>Palmocentrinus</i> sp.4	<i>Bactris major</i>	+							Np
50	<i>Palmocentrinus</i> sp.5	<i>Iriartea deltoidea</i>	+							Np
51	<i>Palmocentrinus</i> sp.6	<i>Aiphanes horrida</i>	+							Np
52	<i>Parisoschoenus</i> sp.1	<i>Acrocomia aculeata</i>	+							Np
		<i>Syagrus orinocensis</i>	**							Np
		<i>Syagrus orinocensis</i>	*							Np
53	<i>Parisoschoenus</i> sp.2	<i>Euterpe precatoria</i>	*							Np
54	<i>Parisoschoenus</i> sp.3	<i>Mauritia flexuosa</i>	*							Np
55	<i>Parisoschoenus</i> sp.4	<i>Euterpe precatoria</i>	***							Np
56	<i>Parisoschoenus</i> sp.5	<i>Bactris gasipaes</i>	+							Np
		<i>Bactris corossilla</i>	*							Np
		<i>Bactris maraja</i>	+							Pe
		<i>Euterpe precatoria</i>	+							Np
57	<i>Bondariella</i> sp.5	<i>Euterpe precatoria</i>	***							Np
58	<i>Parisoschoenus</i> sp.6	<i>Attalea butyracea</i>	+							Np
		<i>Attalea insignis</i>	+							Pe
		<i>Attalea maripa</i>	***							Np
		<i>Syagrus orinocensis</i>	+							Np
		<i>Syagrus sancona</i>	**							Np
59	<i>Parisoschoenus</i> sp.7	<i>Attalea maripa</i>	+							Np
60	<i>Parisoschoenus</i> sp.8	<i>Attalea maripa</i>	+							Pe
61	<i>Parisoschoenus</i> sp.9	<i>Euterpe precatoria</i>	+							Np
62	<i>Bondariella</i> sp.1	<i>Syagrus orinocensis</i>	*							Np
63	<i>Bondariella</i> sp.2	<i>Syagrus sancona</i>	***							Pp
64	<i>Bondariella</i> sp.3	<i>Euterpe precatoria</i>	*							Np
		<i>Oenocarpus bataua</i>	*							Pe
65	<i>Bondariella</i> sp.4	<i>Euterpe precatoria</i>	*							Np
66	<i>Andranthobius</i> sp.5	<i>Attalea butyracea</i>	+							Np
		<i>Attalea insignis</i>	*							No
		<i>Attalea maripa</i>	*							Np
		<i>Syagrus orinocensis</i>	*							Pe
67	<i>Andranthobius</i> sp.6	<i>Bactris major</i>	**							Pe
		<i>Oenocarpus bataua</i>	*							Np
		<i>Oenocarpus minor</i>	*							Pe

68	<i>Andranthobius</i> sp.7	<i>Iriartea deltoidea</i>	*						Np
69	<i>Andranthobius</i> sp.8	<i>Socratea exorrhiza</i>	+						Pe
70	<i>Microstates</i> sp.1	<i>Syagrus orinocensis</i>	**						Np
71	<i>Microstates</i> sp.2	<i>Euterpe precatória</i>	***						Np
72	Baridinae Gen.5 sp.1	<i>Syagrus sancona</i>	*						Np
73	Baridinae Gen.6 sp.1	<i>Attalea maripa</i>	+						Np
74	<i>Phytotribus</i> sp.1	<i>Attalea maripa</i>	*						Np
		<i>Syagrus sancona</i>	*						Np
75	<i>Phytotribus</i> sp.2	<i>Oenocarpus bataua</i>	**						Np
		<i>Oenocarpus minor</i>	*						Np
76	<i>Phytotribus</i> sp.3	<i>Attalea butyracea</i>	**						Pe
		<i>Attalea insignis</i>	*						No
		<i>Attalea maripa</i>	*						Np
		<i>Bactris major</i>	*						Np
		<i>Bactris gasipaes</i>	+						Np
		<i>Bactris corossilla</i>	*						Pe
		<i>Euterpe precatória</i>	*						Np
		<i>Mauritia flexuosa</i>	*						Pe
		<i>Oenocarpus bataua</i>	+					Np	
77	<i>Phytotribus</i> sp.4	<i>Mauritia flexuosa</i>	**						Pe
78	<i>Phytotribus</i> sp.5	<i>Bactris major</i>	*						Np
		<i>Mauritia flexuosa</i>	*						Np
79	<i>Phytotribus</i> sp.6	<i>Attalea maripa</i>	*						Np
80	<i>Phytotribus</i> sp.7	<i>Astrocaryum chambira</i>	*						Pe
		<i>Astrocaryum jauari</i>	*						Pe
81	<i>Hustachea</i> sp.1	<i>Mauritia flexuosa</i>	*						Np
82	<i>Hustachea</i> sp.2	<i>Attalea butyracea</i>	+						Np
		<i>Attalea insignis</i>	+						Np
		<i>Oenocarpus bataua</i>	*						Np
		<i>Oenocarpus minor</i>	+						Np
		<i>Syagrus sancona</i>	*						Np
83	<i>Hustachea</i> sp.3	<i>Socratea exorrhiza</i>	+						Np
84	<i>Hustachea</i> sp.4	<i>Aiphanes horrida</i>	*						Np
		<i>Bactris corossilla</i>	+						Np
		<i>Bactris gasipaes</i>	*						Np
		<i>Bactris major</i>	+						Np
		<i>Bactris maraja</i>	*						Np

85	<i>Palmelampus heinrichi</i>	<i>Aiphanes horrida</i>	*						Np
		<i>Bactris gasipaes</i>	+						Np
		<i>Bactris major</i>	*						Np
		<i>Bactris corossilla</i>	*						Np
86	<i>Hustachea</i> sp.6	<i>Bactris major</i>	+						Np
		<i>Mauritia flexuosa</i>	+						Np
87	<i>Hustachea</i> sp.7	<i>Attalea maripa</i>	*						Np
88	Sin identificar	<i>Syagrus sancona</i>	***						Np
89	Sin identificar	<i>Syagrus sancona</i>	**						Np
90	Sin identificar	<i>Attalea butyracea</i>	+						Np
		<i>Attalea insignis</i>	+						No
91	Sin identificar	<i>Astrocaryum chambira</i>	+						Np
92	Sin identificar	<i>Attalea butyracea</i>	+						Np
		<i>Attalea insignis</i>	*						No
		<i>Attalea maripa</i>	*						Np
		<i>Bactris corossilla</i>	+						Np
		<i>Bactris gasipaes</i>	+						Np
		<i>Bactris major</i>	+						Np
		<i>Bactris maraja</i>	*						Np
		<i>Syagrus sancona</i>	**						Pe
93	<i>Odontoderes</i> sp.1	<i>Aiphanes horrida</i>	*						Np
		<i>Attalea butyracea</i>	+						Np
		<i>Attalea insignis</i>	+						No
		<i>Oenocarpus bataua</i>	*						Np
		<i>Oenocarpus minor</i>	+						Np
		<i>Syagrus sancona</i>	+						Np
94	<i>Odontoderes</i> sp.2	<i>Syagrus sancona</i>	+						Np
95	Cholinae Gen.3 sp.1	<i>Syagrus sancona</i>	*						Np
96	<i>Metamasius hemipterus</i>	<i>Attalea butyracea</i>	+						Np
		<i>Attalea insignis</i>	+						No
		<i>Attalea maripa</i>	+						Np
		<i>Triarteia deltoidea</i>	+						Np
		<i>Mauritia flexuosa</i>	+						Np
		<i>Oenocarpus bataua</i>	+						Np
		<i>Syagrus sancona</i>	*						Np
97	Dryopteridae Gen.2 sp.1	<i>Wettinia praemorsa</i>	*						Np
98	<i>Mauritinus seferi</i>	<i>Mauritia flexuosa</i>	+						Np

99	<i>Centrinus</i> sp.1	<i>Euterpe precatória</i>	+							Np	
100	<i>Centrinus</i> sp.2	<i>Euterpe precatória</i>	+							Np	
101	Cryptorhynchinae Gen.1 sp.1	<i>Mauritia flexuosa</i>	+							Np	
102	Cryptorhynchinae Gen.2 sp.1	<i>Euterpe precatória</i>	+							Np	
103	Cryptorhynchinae Gen.3 sp.2	<i>Mauritia flexuosa</i>	*							Np	
104	<i>Cholus canachensis</i>	<i>Euterpe precatória</i>	+							Np	
105	Baridinae Gen. 14 sp.1	<i>Euterpe precatória</i>	+							Np	
106	<i>Derelomus</i> sp.14	<i>Euterpe precatória</i>	*							Pe	
107	<i>Homalinotus dorsalis</i>	<i>Attalea butyracea</i>	+							Np	
		<i>Attalea insignis</i>	+							No	
		<i>Bactris corossilla</i>	+								Np
		<i>Bactris gasipaes</i>	+								Np
		<i>Bactris major</i>	+								Np
		<i>Bactris maraja</i>	+								Np
108	<i>Homalinotus</i> sp.2	<i>Aiphanes horrida</i>	+							Np	
		<i>Attalea butyracea</i>	+							Np	
		<i>Attalea insignis</i>	+								No
		<i>Bactris major</i>	+								Np
		<i>Bactris corossilla</i>	+								Np
		<i>Bactris gasipaes</i>	+								Np
		<i>Bactris maraja</i>	+								Np
109	<i>Anphastrus</i> sp.2	<i>Bactris major</i>	+							Np	
110	Sin identificar	<i>Wettinia praemorsa</i>	*							Np	
111	Sin identificar	<i>Attalea maripa</i>	+							Np	
112	<i>Belopoeus caudatus</i>	<i>Attalea maripa</i>	***							Cp	
113	<i>Belopoeus carmelitus</i>	<i>Attalea maripa</i>	***							Cp	
114	Sin identificar	<i>Astrocaryum chambira</i>	*							Np	
		<i>Astrocaryum jauari</i>	*							Pe	

Riqueza. La curvas de acumulación de especies y sus estimadores generados a partir de los datos en cada colecta de palmas mostraron que la curva no logró la asíntota, lo que significa que el número de especies de gorgojos asociadas a inflorescencias de palmas es mayor al encontrado, en consecuencia, se espera que cada vez que se realice una colecta, nuevas especies de gorgojos aparecerán y que cada nueva especie de palma muestreada tendrá especies no registradas de gorgojos (Figura 3).

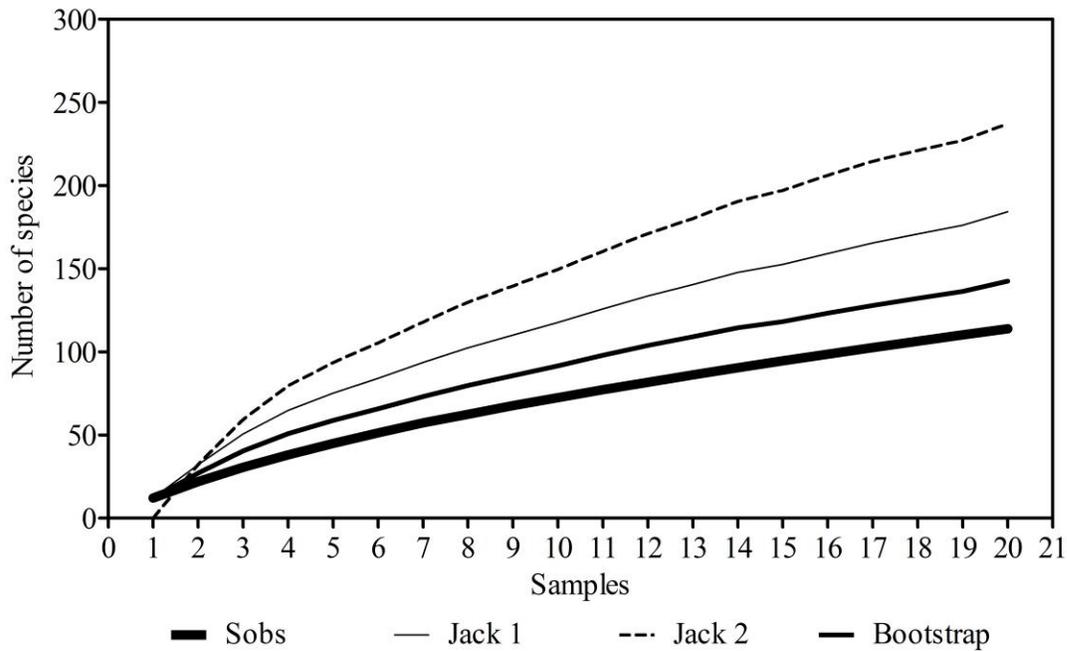


Figura 3. Curva de acumulación de especies de gorgojos (Curculionidae) asociadas a palmas en la Orinoquia Colombiana.

El promedio de especies de gorgojos asociados a las inflorescencias fue de 12. Se encontró que especies de palmas como *Attalea maripa* (26 especies), *Attalea butyracea* con (20 especies), *Euterpe precatoria* (19 especies) presentaron la mayor riqueza de especies de gorgojos asociadas a las inflorescencias

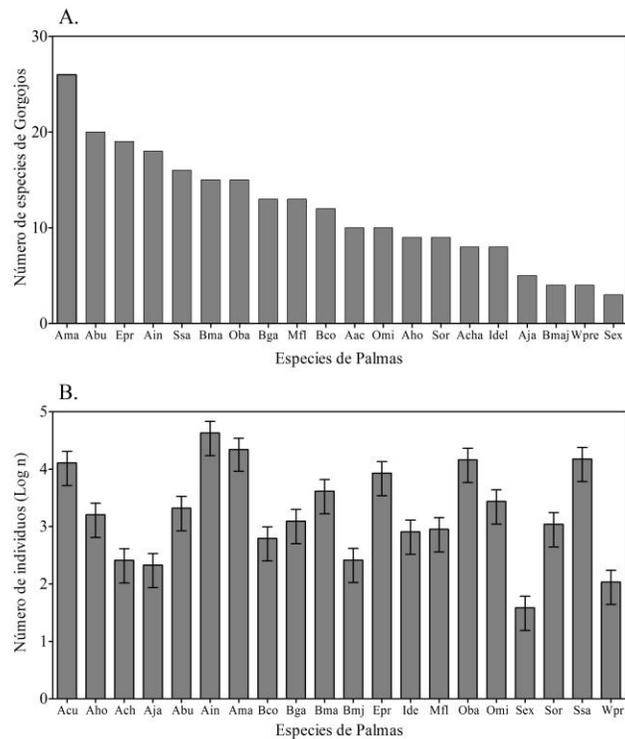


Figura. 4. Riqueza y abundancia total de los gorgojos asociados a las palmas de la Orinoquia Colombiana. A. Número de especies de gorgojos, B. Abundancia acumulada de especies de gorgojos visitantes de inflorescencias de palmas en la Orinoquia colombiana.

Abundancias. Todas las especies de palmas muestreadas presentaron gorgojos entre sus visitantes, con diferencias en la abundancia acumulada de cada especie dentro de cada inflorescencia (Figura 4B). Las abundancias relativas de cada especie de gorgojo variaron ampliamente tanto a nivel intra como interespecífico. Las especies de palmas que presentaron una mayor tasa de visita fueron las especies *Attalea insignis* y *Attalea maripa*, mientras *Socratea exorrhiza* y *Wettinia praemorsa* presentaron una menor tasa de visita (Figura 5).

Las abundancias de los visitantes florales en cada una de las especies de palma se caracterizaron por tener, tanto en inflorescencias masculinas como en inflorescencias femeninas, pocas especies muy abundantes y la gran mayoría de las especies con pocos

individuos, patrón que se se observó en todas las especies de gorgojos incluidas en este estudio (Figura 5).

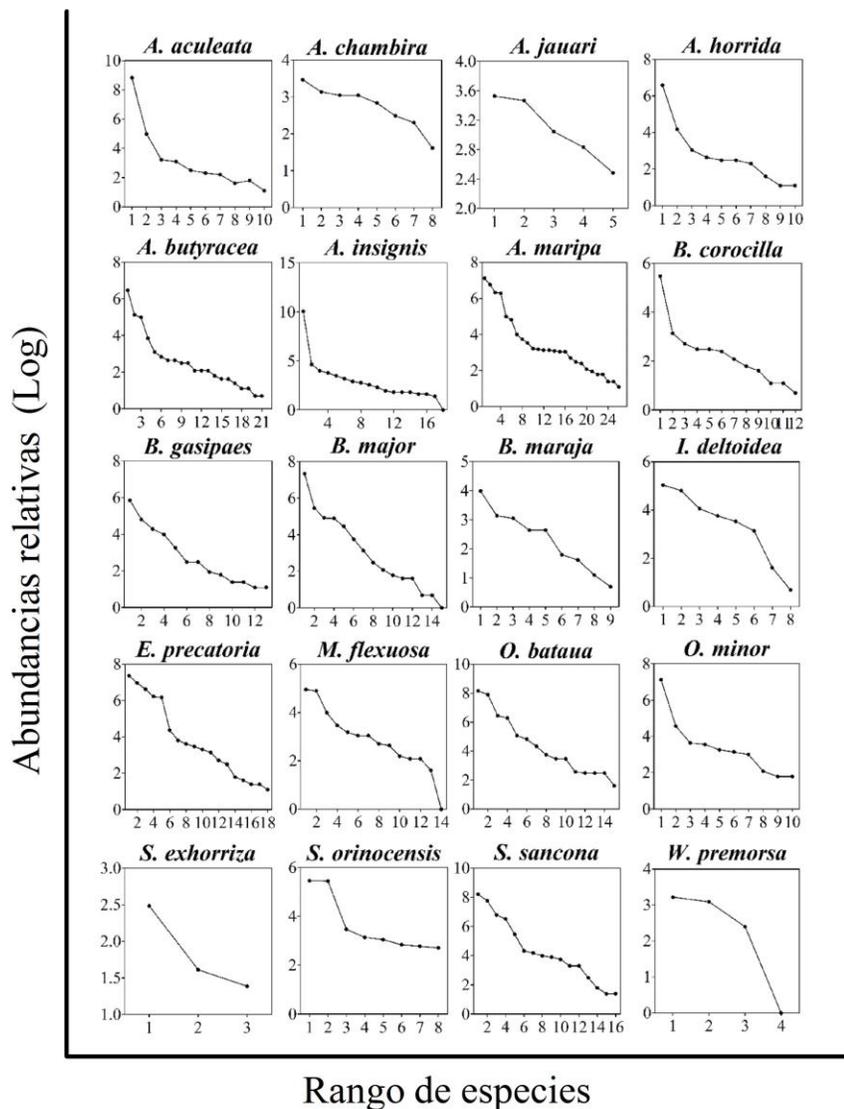


Figura 5. Rango-abundancia de las especies de gorgojos en veinte especies de palmas silvestres en la Orinoquia Colombiana.

Especificidad. Los gorgojos registrados son altamente específicos; es decir, existe preferencia de cada insecto por una palma hospedera particular (Figura 6). Solamente el 16% de los gorgojos visitan más de una especie de palmas mientras que un 85% son específicas para cada palma. Las especies de gorgojos que visitan más de una especie

de palma, lo hacen principalmente en especies de palmas congénéricas de *Astrocaryum*, *Attalea*, *Bactris*, *Syagrus* y *Oenocarpus* (Figura 6).

Al comparar el espectro de visitantes en las diferentes fases reproductivas de las especies de palmas (fase masculina y fase femenina), los índices de similaridad-Bray Curtis, indican valores muy bajos. Los valores arrojados por el índice de similitud en la fase masculina indican que algunas especies de palmas como *Attalea*, *Bactris* y *Oenocarpus* llegan a compartir más del 60 % de los gorgojos entre especies de un mismo género (Tabla 2). En algunas especies de palmas como *A. butyracea*-*A. insignis*, *B. corosilla*-*B. gasipaes*, y *B. gasipaes* -*B. major*, llegan a compartir 80-90 % del total de las especies de gorgojos.

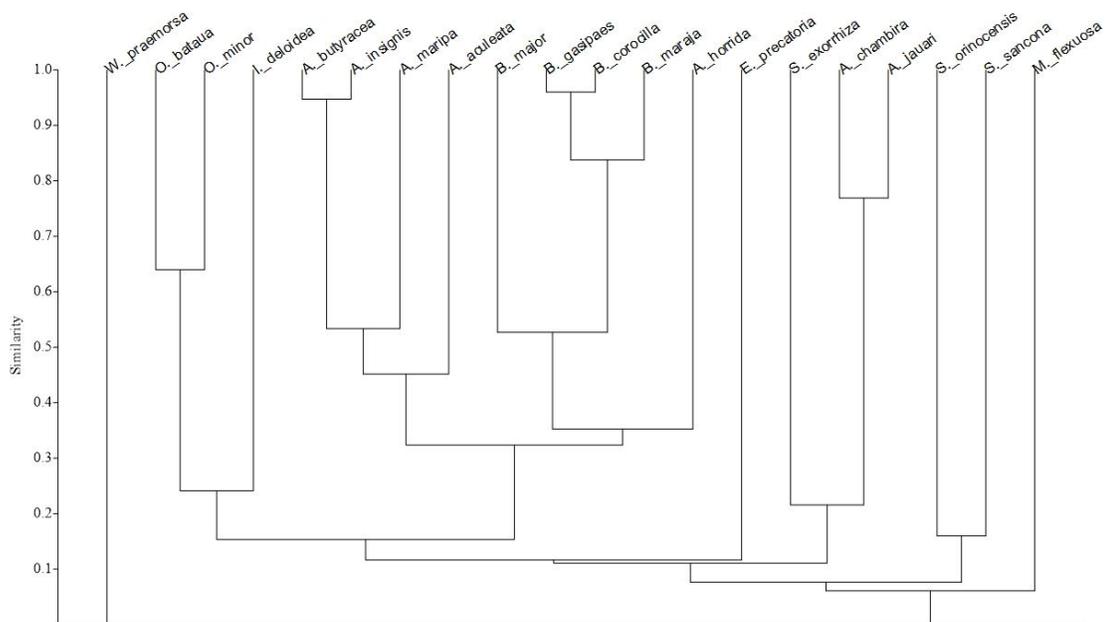


Figura 6. Dendrograma de análisis de agrupamiento jerárquico para similaridad de Bray-Curtis de especies de gorgojos colectados en las zonas de estudios visitados.

De igual manera, se encontró que varias especies de palmas no compartieron ninguna especie de gorgojo. En el dendrograma de agrupamiento, especies de palmas como *E. precatória*, *M. flexuosa* y *W. praemorsa*, presentan una mayor distancia que las demás especies, lo que indica que los gorgojos de estas palmas son altamente específicos. Esta

alta especificidad se confirma por la red compleja que forman las especies encontradas y las palmas evaluadas (Figura 7).

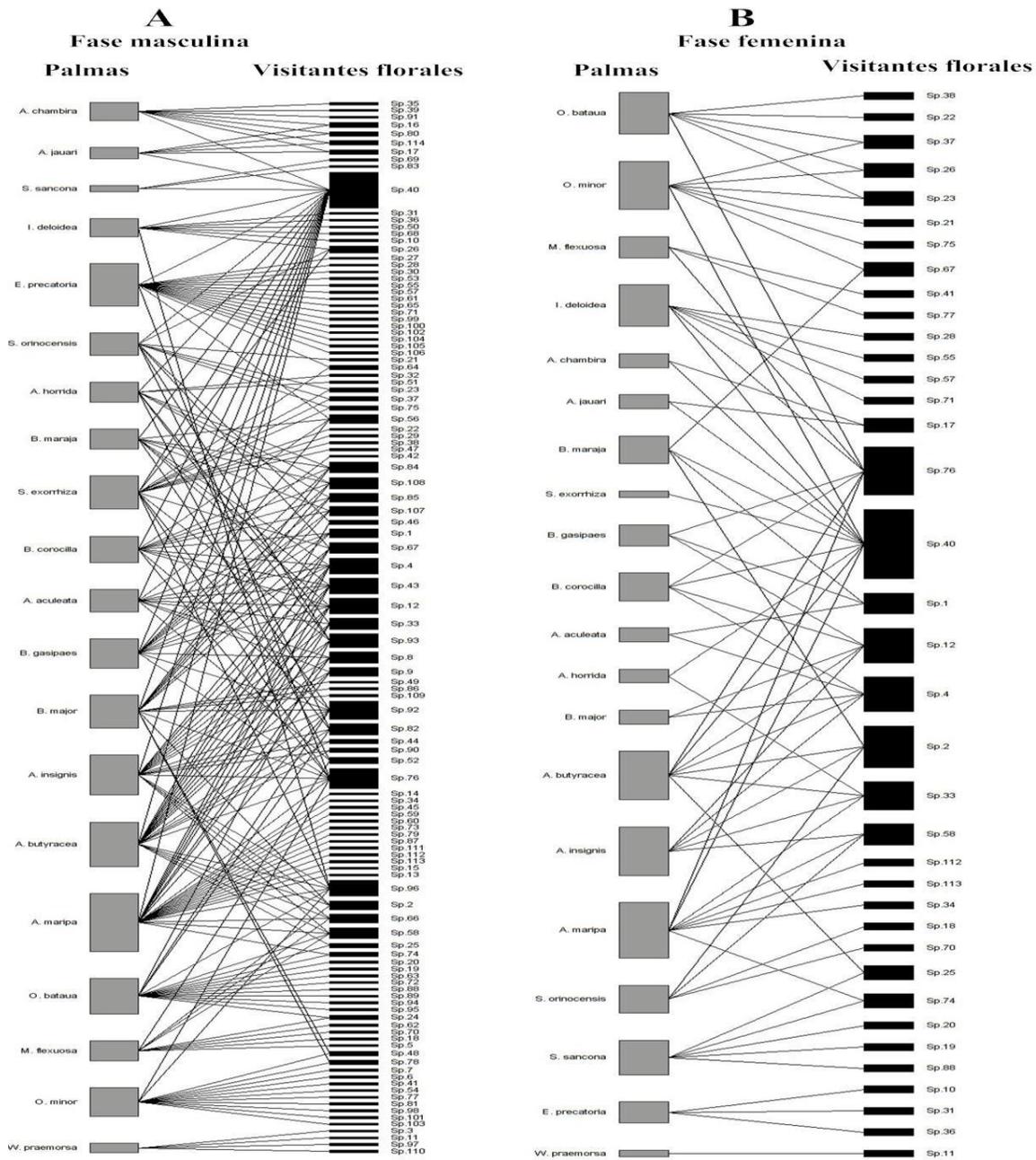


Figura 7. Red bipartita para 20 especies de palmas silvestres en la Orinoquia colombiana. Las especies de palmas e insectos se representan por rectángulos y la interacción se representa por una línea que las conecta. A. Red de interacción en fase masculina, B. Red de interacción en fase femenina.

De acuerdo a la topología de la red es diferente entre las fases masculina y femenina: la mayor diversidad, el mayor número de enlaces y número medio de interacciones por inflorescencia se presenta en las inflorescencias masculinas y disminuye en la fase femenina (Figura 7). Las inflorescencias en fase masculina fueron visitadas por 114 especies de insectos (Figura 7A), y en la fase femenina las palmas fueron visitadas por 37 especies (Figura 7B). En general, son muy pocas las especies de gorgojos que se comparten entre las especies de palmas, lo que se evidencia porque de las 114 especies de gorgojos registrados y una matriz (PxC) máxima posible de 2280 enlaces, se registraron tan sólo 735 enlaces en fase masculina (G_m) y 79 en fase femenina (G_f) (Tabla 3). Esto indica que los gorgojos tienen preferencias por una palma en particular, que tienen rangos de distribución restringida y que pocas veces acceden a varias palmas simpátricas, por lo cual los enlaces posibles no se completan. La preferencia de cada insecto por una palma en particular se confirma con el bajo valor en el número medio de interacciones por especies de gorgojo, que fue de tan sólo 0.26 en fase masculina y de 0.22 en fase femenina. En síntesis, la relación palmas-gorgojo es una altamente específica ya que el valor de especialización de la red (H2) para inflorescencias masculinas fue de 0.88 y el de las inflorescencias femeninas fue de 0.92 (tabla 3).

Tabla 3. Índices de la red bipartita de gorgojos (Curculionidae) asociadas a inflorescencias de palmas en la Orinoquia colombiana.

Principales atributos de la red	Fase Masculina	Fase Femenina
Número de especies de Gorgojos (I)	114	37
Número de especies de palmas (P)	20	20
Riqueza de especies	134	57
Tamaño de la Matriz (I*P)	2280	740
Número total de interacciones registradas	735	79
INDICES CUALITATIVOS (Presencia / Ausencia de interacciones)		
Número medio de interacciones por inflorescencia	2.226	0.584
Número medio de interacciones por Gorgojo	0.264	0.228
Conectancia	0.107	0.104
C-score Gorgojo	0.831	0.84
C-score Palmas	0.7	0.724
Grado de anidamiento	18.472	15.561
Peso de Anidamiento	0.145	0.16

INDICES CUANTITATIVOS		
Índice de diversidad interacciones (Shannon)	2.93	2.325
Índice de equitatividad interacciones (Shannon)	0.378	0.352
Índice de equitatividad interacciones (Atatalo)	0.309	0.365
H2 (nivel de la especialización de la red)	0.887	0.925
Fuerza de interacción asimétrica	0.371	0.216

Los análisis de similitudes (ANOSIM) con los que se evaluó la similaridad a partir de la abundancia, confirman la preferencia y, por lo tanto, la especificidad de los visitantes por cada palma. Aunque algunas de las especies se comparten, en cada fase la abundancia de los visitantes en cada palma determina el grado de asociación y por lo tanto de preferencia. La prueba ANOSIM indicó diferencias estadísticas significativas en la similaridad de visitantes en fase masculina y fase femenina $R_m=0,9572$ ($p = 0.005$), $R_f=0,9552$ ($p = 0.005$).

Comportamiento. El comportamiento de los gorgojos en las inflorescencias de las palmas las podemos resumir en siete actividades bien diferenciadas (Figura 8):

- 1. Llegada de los gorgojos antes de la apertura de la bráctea peduncular.** Algunas especies de gorgojos llegan antes de la antesis o durante la formación de la estructura floral (Figura 8 A-C).
- 2. Llegada de gorgojos a los botones florales** cuando están cerrados. Luego de que la bráctea abre, los gorgojos llegan a las inflorescencias atraídos por el fuerte olor que estas expelen; la hora de llegada de los gorgojos es crepuscular; los gorgojos se posan sobre los botones florales, recorren la inflorescencia y abren con sus picos los botones florales para obtener el polen que liberan los estambres (Figura 8 D-E)
- 3. Consumo de polen.** En el momento en que los botones florales entran en antesis, las flores exponen el polen de las anteras, lo que permite una mayor atracción de los visitantes, dando como resultado una mayor actividad de los insectos sobre las inflorescencias (Figura 8 D-E).
- 4. Cópulas y Reproducción.** Después de haberse alimentado, los gorgojos van en búsqueda de pareja. Estos atraen a las hembras por medio de cortejos o con intentos de montura sobre ellas (Figura 8 F-G). Se presenta peleas de machos por hembras. Algunos machos pueden llegar a copular con más de una hembra. Los lugares escogidos para realizar las copulas pueden ser sobre las raquillas, entre los botones florales o sobre las brácteas (Figura 8 H-I)
- 5. Búsqueda de sitios para oviposición** Luego de la cópula los insectos se dirigen hacia diferentes

lugares dentro de la inflorescencia para realizar la oviposición; estos lugares pueden ser los estambres, la base de las raquillas, la superficie de la bráctea, o el pedúnculo floral (Figura 8 J-K). A medida que pasa los días, la inflorescencia con función estaminada pierde las flores de las raquillas, disminuyendo el recurso alimenticio para los visitantes, entonces, los gorgojos migran en busca de una nueva inflorescencia donde nuevamente se alimentan, buscan pareja, copulan y ovipositan. Este mecanismo es importante para incrementar flujo de polen desde las fases masculinas a las femeninas en las especies de palmas. **6. Llegada de los gorgojos en fase femenina.** Las inflorescencias con función pistilada expelen un aroma similar al expuesto por las flores estaminadas para la atracción de los insectos; las especies que responden a esta atracción son generalmente las más abundantes en la fase estaminada. Los gorgojos utilizan los estigmas de las flores pistiladas como “pista de aterrizaje”, vertiendo parte del polen que llevan adherido a su cuerpo; inmediatamente después recorren la inflorescencia en búsqueda de recurso floral y tienen contacto directo con los estigmas, descargando el polen que aún permanece en sus cuerpos (Figura 8 L-N); como las flores pistiladas no ofrecen recompensa a los gorgojos salen y buscan otra flor.

Figura 8. Registro de actividades de gorgojos en flores de palmas de la Orinoquia colombiana.

Papel de los gorgojos (Curculionidae) en la polinización de las palmas. De las 114 especies de gorgojos que visitaron las inflorescencias de las palmas, solamente 25 especies de curculionidos participan en el proceso de polinización de las palmas (Tabla 3). Dentro del grupo de vectores de polen se puede encontrar representantes de todas las categorías que definimos, polinizadores principales, (2) Coopolinizador, (3) Polinizadores eventuales y (4) No polinizadores (Tabla 3)

A la categoría de principales polinizadores pertenecen las especies más abundantes tanto en fase estaminada como pistilada; estos generalmente llevan su ciclo de vida dentro de la inflorescencia y son siempre las especies específicas para el consumo de polen; entre ellos tenemos a *Phyllotrox* sp.1 polinizador principal de *A. aculeata*; *Derelomus* sp.9, polinizador principal de *A.horrida*; y *Derelomus* sp.3, polinizador principal de *O. bataua*, entre otros (Tabla 3)

Algunas especies actúan como copolinizadores, pues aunque no cumplen un papel principal transportan polen en sus cuerpos, ocasionalmente visitan las flores en fase femenina y presentan baja abundancia. La copolinización se puede presentar entre diferentes grupos taxonómicos, ya que puede existir un polinizador principal de otra familia muy importante de coleópteros como son los Nitidulidae. El ejemplo más claro lo encontramos en las especies de *Attalea* que tienen como polinizadores principales a varias especies de *Mystrops* y tienen como copolinizadores a varias especies de Curculionidae.

Tabla 3. Valores de la capacidad de transporte de polen (ECP) de gorgojos en palmas de la Orinoquia colombiana. Los valores fueron calculados a partir de las abundancias relativas (AB), y granos de polen transportados en fase pisitlada de cada palma (Gp). Categorizamos como (1) Polinizadores principales, (2) Coopolinizador, (3) Polinizadores eventuales (4) No polinizadores.

Palma	Especie de gorgojo	AB	GP	ECP	CP
<i>Acrocomia aculeata</i>	<i>Phyllotrox</i> sp.1	5689	65	318584	1
<i>Aiphanes horrida</i>	<i>Derelomus</i> sp.9	16651	56	932456	1
<i>Attalea butyracea</i>	<i>Phyllotrox</i> sp.4	1734	200	346800	2
	<i>Phyllotrox</i> sp.3	166	145	24070	3
	<i>Andranthobius</i> sp.1	26	840	21840	3
<i>Attalea insignis</i>	<i>Derelomus</i> sp.10	37877	525	19885425	2
	<i>Phyllotrox</i> sp.4	111	100	1110	3
<i>Attalea maripa</i>	<i>Derelomus</i> sp.11	1427	165	235455	2
	<i>Belopoeus carelitus</i>	491	215	105565	2
	<i>Belopoeus caudatus</i>	207	245	50715	2
<i>Basctris gasipaes</i>	<i>Phyllotrox</i> sp.4	171	75	12825	1
<i>Mauritia flexuosa</i>	<i>Celetes</i> sp.2	2338	75	175350	4
	<i>Andranthobius</i> sp.2	3210	56	321056	4
	<i>Phytotribus</i> sp.4	1406	43	60458	4
<i>Euterpe precatoria</i>	<i>Derelomus</i> sp.7	1380	67	92460	1
	<i>Derelomus</i> sp.4	237	89	21093	2
	<i>Derelomus</i> sp.5	1599	45	71955	3
	<i>Andranthobius</i> sp.1	84	70	5880	3
<i>Oenocarpus bataua</i>	<i>Derelomus</i> sp.3	3526	49	172774	1

	<i>Anchylorhynchus bicarinatus</i>	1500	85	129000	2
	Acalyptinae Gen.2 sp.1	3330	46	153180	2
	Baridinae Gen.4 sp.1	586	236	138296	2
<i>Oenocarpus minor</i>	<i>Derelomus</i> sp.3	102	69	7038	1
	<i>Andranthobius</i> sp.1	123	123	15129	2
	<i>Anchylorhynchus tricarinatus</i>	36	45	1620	3
<i>Syagrus sancona</i>	<i>Anchylorhynchus luteobrunneus</i>	1426	124	176824	1

Discusión

La familia Curculionidae se considera como uno de los grupos de insectos (e incluso de organismos vivos) más diversos del planeta (Danforth *et al.* 1999). La alta diversidad y el éxito evolutivo alcanzado por este grupo de insectos, suele explicarse por adaptaciones importantes como la utilización del rostro para oviposición y por el desarrollo endofítico de las larvas (Danforth *et al.* 1999), por su larga historia evolutiva, ya que hace parte del grupo de insectos más antiguos aspecto que les ha permitido interactuar con un alto número de especies de plantas, principalmente angiospermas (Danforth *et al.* 1999, Franz & Valente 2005) generando con algunas de ellas asociaciones de alta especialización (Valente 2005, Franz & Valente 200), sugeridas por algunos como coevolución (Valente 2005, Franz & Valente, 2005).

Las especies de gorgojos constituyen el grupo de insectos más diverso y uno de los más abundantes dentro de todos los insectos que visitan las inflorescencias de palmas (Henderson 1986, Barfod *et al.* 2011). Los resultados de este estudio mostraron que entre los gorgojos y las flores de palmas se presenta una fuerte asociación, reflejada en la alta diversidad y riqueza de especies, alta abundancia en gran parte de las especies, alto grado de especificidad o preferencia por palmas determinadas, la evidencia de distribución de acuerdo a su palma y la participación directa en la reproducción y éxito

reproductivo de las palmas que visitan, ya sea actuando como polinizadores efectivos o como depredadores de flores y frutos.

Los resultados indican que la diversidad y riqueza de los gorgojos asociados a las inflorescencias de las especies de palmas fue alta: 114 especies de estos coleópteros asociadas a 20 especies de palmas, y cada especie de palma con 5 a 26 especies de gorgojos dentro de sus visitantes florales (Figura 5). Estos resultados de riqueza concuerdan con el patrón de asociación encontrado en otros estudios enfocados en el inventario gorgojos asociados a palmas (Valente 2000, Valente & Vanin 2002, Valente & Santos 2005, Valente 2009). Por ejemplo, Valente *et al.* (2007) encontraron 120 especies de gorgojos asociadas a 17 especies de palmas; Valente & Santos (2005) registraron 49 especies de gorgojos asociadas a siete especies de palmas; y Valente (2009) encontró 85 especies de gorgojos asociados a 12 especies de palmas. La alta diversidad y riqueza de gorgojos asociados a las inflorescencias de palmas neotropicales al parecer es un fenómeno común y debe ser considerado uno de los patrones de asociación, altamente diversificado e importante entre una familia de plantas y sus visitantes florales.

Así mismo, nuestros resultados indican que, aunque existe preferencia de algunos de los coleópteros por linajes particulares de palmas, las especies de gorgojos se han diversificado y se asocian a la mayoría de los grupos dentro de Arecaceae. En este estudio se estableció la preferencia de determinadas especies de gorgojos con especies de géneros como *Acrocomia*, *Aiphanes*, *Astrocaryum*, *Attalea*, *Bactris*, *Euterpe*, *Iriartea*, *Mauritia*, *Oenocarpus*, *Socratea*, *Syagrus* y *Wettinia*. En otros estudios, se han encontrado especies de gorgojos asociados a especies de palmas en géneros como *Amandra* (Ervik 1995), *Ceroxylon* (Carreño 2013), *Desmoncus* (Listhabarth 2001), *Elaeis* (Henderson 1986), *Geonoma* (Borchsenius 1999), *Mauritiella* (Valente 2000), *Phytelephas* (Bernal & Ervik 1996), *Prestoea* (Ervik & Feil 1997), y *Aiphanes*, *Chamaedorea*, *Chryosophila*, *Iriartella*, *Lepidocaryum*, *Manicaria*, *Roystonea*, *Sabal* y *Welfia* (Núñez 2014). Todos estos estudios son una evidencia de la asociación de gorgojos en todos los linajes de la familia Arecaceae.

De las 35 subfamilias que conforman la familia Curculionidae, se han reportado especies de Molytinae, Petalochilinae, Dryophtorinae e, inclusive Baridinae (Anderson, 1993;

Valente & Vanin, 2002). Sin embargo, existe una preferencia o mayor asociación de los gorgojos de la Tribu Acalyptinae con las inflorescencias de palmas neotropicales. En la tribu Acalyptini (antes Derelomini) todas las especies de los géneros *Adranthobius*, *Anchylorhynchus*, *Celetes*, *Phyllotrops* y *Phyllotribus* presentan asociación, dependencia y participación en la polinización, por lo que la asociación con estos grupos de gorgojos se considera altamente especializada (Franz & Valente 2005). Tal especialización ha llevado a sugerir la existencia de procesos coevolutivos entre estos grupos de gorgojos con especies de palmas neotropicales (Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberger 1990, Henderson 2002, Franz & Valente 2005, Franz 2006, Núñez *et al.* 2005).

Debido a su diversidad, las especies de gorgojos están asociados a las estructuras reproductivas de un sinnúmero de plantas, sin embargo, no se han reportado valores de riqueza y asociación como los que presentan con las especies de palmas. Por ejemplo, se han registrado especies de gorgojos visitando especies de las familias Araceae (Young 1986, Franz 2006), Anonaceae (Rosado & Lima 2002), Lauraceae (Vanin & Gaiger 2005), Eupomatiaceae (Hamilton 1987, Hotchkiss 1958, Armstrong & Irvine 1990), Myristicaceae (Armstrong & Irvine 1989) Rosaceae, Bignonaceae (Anderson 1993) Zamiaceae (Downie *et al.* 2008); sin embargo, solo de una a cuatro especies de gorgojos se registraron accediendo a las inflorescencias.

Con relación a las abundancias, los resultados mostraron que en todas las especies de palmas la abundancia acumulada de gorgojos fue alta (Figura 4B), con diferencias entre especies de palmas (Figura 4B) y entre las especies de gorgojos (Figura 5). La abundancia es un fuerte indicio del grado de asociación y especialización de los gorgojos por su planta hospedera (Anderson 1997, Franz 2004, Valente & Vanin 2002); de igual manera, en palmas la abundancia es un factor fundamental para valorar el grado de asociación de sus visitantes y es usada con frecuencia para valorar el papel de los visitantes como posibles polinizadores (Nuñez & Rojas 2008).

La variación de las abundancias de las especies de gorgojos plantea un patrón de asociación en donde pocas especies de coleópteros son dominantes y acceden a las inflorescencias con abundancias entre 1000 a 22000 individuos (como en *Acrocomia aculeata*, *Attalea butyracea* *Attalea insignis* y *Syagrus sancona*, Figura 5), mientras que la mayoría de las especies presentan pocos individuos (1 a 10 individuos) (Figura 5). En

correspondencia con este patrón encontrado, se presenten dos grupos de gorgojos muy diferentes: un primer grupo con aquellos gorgojos que presentaron alta abundancia y por lo tanto alta dependencia por las inflorescencias para su supervivencia (denominados habitantes); y un segundo grupo de especies de gorgojos poco o nada dependientes de las estructuras reproductivas, los cuales acceden de manera esporádica (denominados visitantes), en busca de recursos florales, principalmente alimento, pero cuya supervivencia no depende de las estructuras reproductivas como en el primer grupo. La alta dependencia que presentaron las especies de gorgojos más abundantes y que habitan en las inflorescencias puede generar alta especificidad y por lo tanto alta preferencia por una especie de palma o grupo particular de palmas, mientras que las especies de gorgojos poco dependientes (denominadas visitantes) son especies generalistas y acceden a las inflorescencias de manera ocasional.

En cuanto a la especificidad, los resultados son concluyentes ya que las pruebas de similaridad (Figura 6) y el análisis de redes complejas (Figura 7) así lo demuestran: muy pocas especies son compartidas entre las diferentes especies que conforman la comunidad de palmas en la Orinoquia colombiana. La especificidad de gorgojos asociadas a inflorescencias de palmas ha sido ampliamente demostrada (Nuñez *et al.* 2005, Valente *et al.* 2007, Nuñez & Rojas 2008).

La evidencia de dos grupos de gorgojos (habitantes y visitantes) en las estructuras de palmas, establece que la dinámica de la visita y la asociación sea ecológica, evolutiva y funcionalmente compleja, debido a que en una misma estructura reproductiva pueden coincidir dos estados diferenciables de asociación, visitantes o especies de gorgojos generalistas y habitantes o gorgojos especialistas. En la relación entre las plantas y sus polinizadores se han planteado dos hipótesis: la primera asume que la relación es altamente especializada, es decir, cada especie vegetal es visitada por sólo unos cuantos polinizadores relacionados filogenéticamente como fruto de la selección impuesta por ellos. La segunda hipótesis establece que los sistemas de polinización son generalistas, en la cual muchas especies vegetales son polinizadas por conjuntos numerosos y taxonómicamente diversos de polinizadores (Armbruster *et al.* 2000). Aunque las dos hipótesis no son excluyentes, hasta ahora se han recopilado pocas evidencias de que los

dos tipos de interacción se presenten en un mismo grupo de plantas, como al parecer sucede con las especies de gorgojos asociadas a palmas silvestres neotropicales.

La posibilidad de tener dos grupos de visitantes (visitantes y habitantes) y por lo tanto de la asociación (generalistas y especialistas), se puede explicar por el hecho de que las inflorescencias de las palmas funcionan como un microecosistema abierto que permite el acceso libre y proporciona condiciones ideales para que un amplio espectro de insectos (generalistas) accedan a ellas y aprovechan ocasionalmente las recompensas que estas ofrecen; los insectos de este grupo presentaron las condiciones de variación temporal y espacial típicas de los insectos generalistas (Herrera 1996, Waser 1996, Gómez 2004); pero también, las inflorescencias de las palmas han desarrollado asociaciones especializadas con grupos particulares de insectos que se mantienen espacial y temporalmente, que dependen de las inflorescencias y que, en la mayoría de los casos, son sus principales polinizadores (Núñez & Rojas 2008). Por lo tanto, las inflorescencias de las palmas, por su tamaño y su producción constante de flores a lo largo del año, generan condiciones ideales para que todos sus visitantes (generalistas y especialistas) obtengan recompensas florales como la gran cantidad de polen, el aumento de la temperatura interna, los sitios para apareamiento, cópula, oviposición, protección de estadios inmaduros. Los anteriores aspectos son estrategias que han desarrollado las palmas para atraer y mantener sus visitantes (generalistas) y sus polinizadores (especialistas) (Henderson 1984, 1988, 1986; Burquéz 1987, Gostberger 1990, Listabarth 1994, 2001, Ervik & Feil 1997, Ervik *et al.* 1999, Henderson *et al.* 2000, Núñez *et al.* 2005, Núñez & Rojas 2008).

El hecho de tener visitantes y habitantes con diferentes historias evolutivas, coincidiendo en un mismo espacio y compartiendo un mismo recurso, favorece el que se genere un gradiente de interacción en donde el grado de asociación entre gorgojos y palmas puede variar ampliamente desde un mutualismo cerrado con beneficio mutuo, hasta un fuerte parasitismo en donde los insectos actúan como predadores o parásitos. Teniendo en cuenta el grado de asociación, la cantidad de linajes que intervienen y la dependencia por el polen, principal recompensa que reciben los visitantes de palmas, proponemos cuatro categorías en la que se pueden clasificar los gorgojos asociados a inflorescencias de palmas neotropicales, y que dan una visión general del grado de especificidad de los gorgojos:

1. Monófagos: son especies de gorgojos que visitan una sola especie de palma. Se caracterizan por alimentarse del polen de su palma hospedera, presentan alta especificidad y en algunos casos, desarrollan sus ciclos de vida o parte de él dentro de la inflorescencia. Los individuos adultos se caracterizan por presentar altas abundancias en flores masculinas y también en flores femeninas, siendo polinizadores principales; e.g., *Anchylorhynchus* sp.4 en *Syagrus sancona*, *Phyllotrox* sp. 2 en *Acrocomia aculeata*, y *Phyllotrox* sp.4 en *Aiphanes horrida* (Tabla 2).

2. Estenófagos: son especies de gorgojos que visitan varias especies de palmas de un mismo género; e.g. *Celestes* sp.2, *Derelomini* Gen, 4 sp.2, *Lissorboptus* sp.1, visitantes de especies de palmas del género *Attalea*; y *Bondariella* sp.2, *Derelomini* Gen, 1 sp.1, *Derelomini* Gen, 2 sp.1, y *Phyllotrox* sp.37, quienes visitan especies del genero *Oenocarpus* (Tabla 2).

3. Olófagos: son aquellas especies de curculiónidos que visitan todas las palmas de una misma tribu. Dentro de las especies que cumplen esta característica se presentan *Derelomus* sp.4, *Phyllotrox* sp.2, *Celestes* sp.3, *Celestes* sp.4, *Parisoschoenus* sp.5, y *Phyllotrox* sp.36, quienes visitan todas las especies que pertenecen a la tribu Cocoeae.

4. Polífago: son especies de curculiónidos que visitan varias especies de palmas sin ningún patrón aparente; son especies generalistas, esporádicas, con pocas abundancias, no visitan en fase femenina y no participan en el flujo de polen. En este grupo encontramos a *Baridinae* Gen, 10 sp.1 visitando a *Mauritia flexuosa* y a *Euterpe precatoria*.

La alta especificidad de los gorgojos ha sido reconocida ya por Valente (2000) quien registró un total de 112 especies de gorgojos en 16 especies de palmas en las que solamente una especie de gorgojo se encontró en dos especies de palmas. Otros autores han registrado también alta especificidad en otras familias de plantas, e.g., en Araceae (Franz 2006), Zamiaceae (Downie *et al.* 2008), Ciclantaceae (Franz 1999; Franz & Valente 2005), Eupomatacea (Armstrong & Irvine 1990), Myristicaceae (Armstrong &

Irvine 1989), Rosaceae (Anderson 1993), Malpigiaceae (Anderson 1993) y Asteraceae (Anderson 1993).

De las 128 especies de Curculionidae halladas tan solo 25 especies participan en flujo de polen (Tabla 4), pero es importante resaltar que en 11 de las 13 especies de palmas estudiadas hay participación de por lo menos un gorgojo en el flujo de polen. Núñez & Rojas (2008) plantearon que las flores de palmas presentan restricciones a los visitantes para categorizarlos como polinizadores; entre otras mencionan que los polinizadores deben: 1. visitar las flores en fase estaminada y pistilada, 2. transportar polen, 3. presentar altas abundancias y tener contacto con los estigmas en fase pistilada, aspectos que fueron observados en varias de las especies de Curculionidae de nuestro estudio.

Por otra parte Pellmyr (2002) sugiere que un polinizador debe cumplir con atributos como constancia, fidelidad y eficiencia es por esto y teniendo en cuenta las restricciones, atributos y los resultados de nuestro estudio se puede indicar que los gorgojos que visitan las flores de palmas puede participar de manera directa como polinizadores, de manera indirecta como copolinizadores o polinizadores eventuales. Pero es importante notar que un gran número de ellos no participa en el flujo de polen actuando como parásitos ya que consumen polen, dañan flores o posteriormente predan frutos y semillas, a este grupo pertenecen especies de las subfamilias Baridinae, Cholinae, Rhynchophorinae, Molylinae y Cryptorhynchinae.

Especialización Acaliptiniy-Palmas neotropicales. La tribu acalyptini, antes Derelomini, presenta una amplia diversificación y fuerte asociación con palmas neotropicales; esto se evidencia con las 18 especies de Acaliptini encontradas por Núñez (2007) en tres especies de palmas; 55 especies pertenecientes a la tribu Acaliptini visitando las inflorescencias de 16 especies de palmas (Valente 2000), 8 especies de Acaliptini visitando dos especies de palmas (Mesa & Romero 2008), 6 especies de Acaliptini visitando una especie de palma y se refuerza con las 54 especies de Acaliptini registradas en 20 especies de palmas en este estudio.

Aunque especies de gorgojos pertenecientes a esta tribu se les pudo encontrar visitando diferentes géneros de palmas neotropicales, existe una fuerte asociación de géneros de palmas y géneros de gorgojos. Las especies de gorgojos de los géneros *Phyllotrox*,

Anchylorhynchus, *Celestes*, *Phytotribus* y *Derelomus* son las que presentan mayor asociación con palmas neotropicales y en algunos casos, con alto grado de especialización. Varias evidencias permiten sugerir el fuerte proceso de especialización que ha ocurrido entre la tribu Acaliptini y las palmas neotropicales:

1. Presencia de caracteres que involucran variaciones fisiológicas y comportamentales asociados a la biología floral de la palma hospedera; e.g, ciclos de vida corto, dependencia por polen específico para madurar oocitos.
2. La alta especificidad: de las 54 especies que visitaron las inflorescencias de las palmas de este estudio, solo 9 visitaron más de una palma, y únicamente dos lo hicieron en altas abundancias. La alta especificidad de los gorgojos de la tribu Acaliptini ha sido registrada por otros autores en varias especies de palmas (Valente 2000; Franz 1999, 2004, Franz & Valente 2005, Núñez 1999, 2007, Núñez & Rojas 2008).
3. El comportamiento característico de reconocimiento de la inflorescencia, búsqueda de polen y alimentación, la búsqueda de pareja, la cópula, la oviposición en sitios específicos dentro de la inflorescencia (en flores, raquillas, pedúnculo y bráctea peduncular) y la adaptación del desarrollo de sus ciclos de vida sincronizados con la duración de los períodos florales de las palmas, así como los diferentes horarios de visita dadas las diferentes horas de apertura de las inflorescencias, son adaptaciones de cada gorgojo a la palma hospedera. Estas adaptaciones han sido observadas también por Valente (2000,) Núñez *et al.* (2005), Franz & Valente (2005), Valente & Santos (2005), Valente *et al.* (2007), como una característica determinante de la especialización que han sufrido los insectos asociados a las inflorescencias de palmas neotropicales.
4. Polinizadores eficientes. Especies de los géneros *Phyllotrox*, *Anchylorhynchus* y *Derelomus* participan activamente en el flujo de polen, y según la estimación de las cargas polínicas, el transporte de polen que llevan a cabo algunas de las especies puede alcanzar desde 1110 hasta 19 885 425 granos de polen por especie, ubicándolos entre los insectos más importantes en el flujo de polen. El papel de los gorgojos de la tribu Derelomini en la polinización de las palmas ha sido reportado también en otros estudios (Henderson 1986, Listabarth 1993, 1994, Bernal & Ervik 1996, Ervik *et al.* 1999, Henderson *et al.* 2000, Listabarth 2001, Núñez & Rojas 2008).

5. Distribución. La fuerte asociación de los insectos con las inflorescencias de las palmas se hace más evidente cuando se analiza la distribución de los gorgojos que visitan las inflorescencias a nivel local, regional y en otros países, puesto que los gorgojos que polinizan las palmas se encuentran a lo largo de las zonas donde se distribuye su palma hospedera (Tabla 2)

Este es el primer estudio en el que se evalúa, de manera multiespecífica para una región en Colombia, la relación de los gorgojos con las palmas. Los resultados muestran patrones claros de interacción que involucran algunos procesos complejos de coevolución. Sin embargo, es necesario validar los patrones de asociación encontrados entre las palmas de la Orinoquia colombiana y los gorgojos, con otros estudios similares en regiones ecológicas diferentes, como la Andina o el Chocó biogeográfico, donde la diversidad de palmas (y posiblemente de gorgojos) es mayor.

Literatura citada

Anderson, R. 2002. The Dryophthoridae of Costa Rica and Panama: checklist with key, new synonymy and description of new species of *Cactophagus*, *Mesocordylus* and *Rhodoaenus* (Coleoptera; Curculionoidea). *Zootaxa*, 80: 1-94.

Anderson, R. 2002. Curculionidae. En, Arnett, R. H., Thomas, M. C. Skelley. P. E. & Franks J. H. Volumen 2: American Beetles –Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Crc Press.

Anderson, R. S. 1995. An evolutionary perspective on diversity in Curculionidae. *Mem Entomology Society of Canada*. Wash. 14, 103 -114.

Anderson, R. S. 1993. Weevils and plants: Phylogenetic versus ecological mediation of evolution of host plant association in Curculioninae (Coleoptera: Curculionidae). *Entomology Society of Canada*, 165: 197 -114.

Armstrong, J. E. & A. K. Irvine. 1989. Function of staminodia in the Beetle-pollinated flowers of *Eupomatia laurina*. *Biotrópica*, 22: 429 -431.

Armstrong, J. E. & A. K. Irvine. 1989. Floral biology of *Myristica insipida* (Myristicaceae), a distinctive beetle pollination syndrome. *American Journal of Botany*, 76 (1): 86 -94.

Armbruster, W. S., C. B. Fenster, & M. R. Dudash. 2000. Pollination “principles” revisited: specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers., *Ny Serie* 39: 179–200.

Barbosa, M. & Valente 2003. *Mauritinus seferi* Bondar, 1960: Bionomy, description of immature stages and redescription of adult (Coleoptera, Curculionidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 4: 81-88.

Barfod, A., M. Hagen & F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in

understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*. 108: 1503-1516

Beach, J. 1984. The reproductive biology of the peach or "Pejibaye" Palm (*Bactris gasipaes*) and wild congener (*B. porshiana*) in the Atlantic Lowland of Costa Rica. *Príncipes*, 28: 107-119.

Bernal, R., & F. Ervik. 1996. Floral Biology and Pollination of the Dioecious Palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An Adaptation to Sthaphylinid beetles. *Biotropica*, 28: 682 -696.

Borchsenius, F. 1997. Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. *sodiroi* Arecaceae. *Plant Systematic and Evolution*, 208: 187-196.

Borchsenius, F. 1993. Flowering biology and insect visitation of three ecuadorean *Aiphanes* species. *Príncipes*, 37 (3): 139-150

Búrquez, A., J. Sarukhan, A. L. Pedroza 1987. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 94: 407 -419.

Clarke K, Gorley R 2001. PRIMER v5: User Manual Tutorial, Primer-e, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.

COLWELL, R. K. 1994-2005. Estimate S: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Ver. 7.0. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Consiglio, T. & G. Bournet. 2001. Pollination and breeding system of a neotropical palm *Astrocaryum vulgare* in Guayana; a test of the predictability of syndromes. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 577 -592.

Danforth, B.N.; Ascher, J.; Anderson, R.S.; Farrell, B.D. 1999. Flowers and insect evolution. Technical comments. *Science* 283, 143a.

Donaldson, J. S. 1992. Adaptation for oviposition into concealed cycad ovules in the cycad weevils *Antliarhinus zamiae* and *A. signatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 47: 23 -35.

Dormann C. J Frund, N. Blutgeb & B. Gruber 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open ecology Journal* 2: 7-24.

Downie, D. A., J. S. Donaldson, R.G. Oberprieler 2008. Molecular systematic and evolution in an African cycad -weevil interaction: Amorphocerini (Coleoptera: Curculionidae: Molytinae) weevils on *Encephalartos*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47: 102 -116.

Eriksson, R. 1994. The remarkable weevil pollination of the neotropical *Carludovicoideae* (Cyclanthaceae). *Plant Systematic and Evolution*, 189: 75 -81.

- Ervik, F., L. Tollsten & J. Knudsen. 1999. Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palm (Arecaceae). In Ervik F. Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. Tesis doctoral. University of Aarhus, Dinamarca.
- Ervik, F. & Feil, J. 1997. Biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. *Bioropica*, 29: 309-317.
- Ervik, F. 1995. Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. PhD. Thesis University of Aarhus Denmark.
- Footitt, R.G & Adler, P.H. 2009. *Insect Biodiversity*. West Sussex. Wiley-Blackwell. 642pp
- Franz, N. M. 2006. Pollination of *Anthurium* (Araceae) by Derelomini flowers weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Revista de Biología Tropical*, Vol. 55 (1): 269 -277.
- Franz, N. 2005. Towards a phylogenetic system of Derelomine flowers weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Systematic Entomology*, Pp. 1-68.
- Franz, N. M & F. Valente 2005. Evolutionary trends in Derelomine flowers weevils (Coleoptera: Curculionidae): from association to homology. *Invertebrate Systematic*.19: 499 -530.
- Franz, N. 2004. Analyzing the history of the derelomine flower weevils in *Carludovica* association (Coleoptera: Curculionidae; Cyclanthaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 81: 483 -517.
- Franz, N. M.1999. Biología reproductiva de algunas Ciclantáceas (Cyclanthaceae) y de los picudos Asociados (Coleoptera: Curculionidae). Tesis de Maestría. Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio" Costa Rica. Universidad de Costa Rica.
- Genty, P., A. Garzón, F. Lucchini y G. Delvare.1986. Polinización entomófila de la palma africana en América Tropical. *Oléagineux* 41: 99-112.
- Grafton-Cardwell, E.E.; Godfrey, K.E.; Peña, J.E.; McCoy, C.W.; LUCK, R.F. 2004. Diaprepes root weevil. *Agriculture and Natural Resources*. ANR 8131. 1-8
- Grimaldi, D., & Engel, M. E 2005. *Evolution of the insects*. University of Cambridge. Pg: 395 -399.
- Gottsberger, G. 1988. The reproductive biology of the primitive Angiospermes. *Taxon* 37: 630-643.
- Gottsberger, I. S., A.C. Webber, H. Kuchmeister & G. Gottsberger 2001. Convergence in Beetle-pollinated Central Amazonian Annonaceae, Araceae, Arecaceae, y Cyclanthaceae. *Dissertationes Botanicae*, 346: 165 -183.
- Gottsberger, G. 1999. Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. *Plant Species Biology*, 14: 143 -152.

Gottsberger, G. 1990. Flowers and Beetles in the South American Tropics. *Botanic Acta*, 103: 360 -365.

Grimaldi, D. & Engel, M. E. 2005. Evolution of the insects. University of Cambridge. Pp: 395 399.

Guimarães, P.R., JR. Rico-Gray, V. Oliveira, P.S. Izzo, T.J. Reis & J. N. Thompson. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology*, 17:1-7

Hammer O., D. Harper, & P. Ryan. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4(1):1-9.

Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden press.

Henderson, A., Pardini, J. Rebello, S. Vanin, D. Almeida. 2000. Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. *Brittonia*, 52: 160 -171.

Henderson, A. 1986. A Review of pollination studies in the Palmae. *Botanic Review*, 52: 221 259.

Henderson, A. 1984. Observation on pollination of *Cryosophila albida*. *Principes*, 28 (3): 120 -126.

Herrera, C. 1996. Floral traits and plant adaptation to insects pollinator: A devil's Advocated approach. In Lloyd, D., Barrett, S., eds. *Floral biology*. New York U.S.A: Chapman y Hall, 65-87.

Hotchkiss, A. T. 1958. Pollen and Pollination in the Eupomatiaceae. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society*, 83: 86 -91

Knudsen, J. T., S. Anderson & P. Bergman 1999. Floral scent attraction in *Geonoma macrostachys*, and understory palm of the Amazonia rain forest. *Oikos*, 85: 409 - 418.

Küchmeister, H., G. Gottsberger & I. S. Gottsberger 1998. A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazonia central. *Acta Amazonica*, 28(3): 217 -245.

Kuschel, G. 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. *Memoirs of the Entomological Society of Washinton* 14: 5 -33.

Listhbarth, Ch. 2001. Palm pollination by bee, beetles and flies: why pollinator taxonomy does not matter. The case of *Hyospathe elegans* (Arecaceae, Arecoidea, Araceae, Euterpeinae). *Plant Species Biology*, 16: 165 -181.

Listhbarth C. 1999 Pollination studies of palm populations: a step toward the application of a

biological species concept. En: Henderson A., Borchsenius F. (eds.) Evolution, variation, and classification of palms. Mem. New York Bot. Gard. 83: 81–93.

Listhavarth, Ch. 1996. Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implication of the palm breeding beetles on pollination and the community level. Biotrópica, 28:69-81.

Listhavarth, Ch. 1994. Pollination and Pollinators Breeding in *Desmoncus*. Principes, 38(1): 13-23.

Listavarth, C. 1992. A survey of pollination strategies in the Bactridinae (Palmae). Bulletin l'Institut Français d'Etudes Andines. 21(2): 699 -714.

Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, London, UK.

Marvaldi, A. E & A. A. Lanteri. 2005. Key to higher of South American weevils based on adult characters (Coleoptera, Curculionidea). Revista Chilena de Historia Natural 78: 65 - 87.

Marvaldi, A.E.; Sequeira, A.S.; O'brien, C.W. and Farrell, B.D. 2002. Molecular and Morphological Phylogenetics of Weevils (Coleoptera, Curculionoidea): Do Niche Shifts Accompany Diversification? Systematic Biology. 51(5): 761-785.

Medeiros B. & L. A. Nuñez. 2013. Three New Species of *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 from Colombia. Zootaxa. 3636 (2): 394–400

Mesa, S., & L. Romero. 2008. Biología reproductiva y polinización en *Attalea butyracea* y *Attalea insignis* en Casanare Colombia. Tesis de pregrado. Fundación Universitaria Internacional del Trópico Americano Unitropico.

Morroe, J. 2000. Mexican weevils (Coleoptera: Curculionidae): A preliminary key to families and subfamilies. Acta Zoológica Mexicana, 80: 131 -141

Morroe, J. 1996. Clave ilustrada para la identificación de las familias sudamericanas de gorgojos (Coleoptera: Curculionoidea). Revista Chilena de Entomología, 23: 59 -63

Nuñez, L. A. & J. Carreño. 2013. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. Pp.450. En: VII: Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela). Lasso, C. A., A. Rial y V. González (Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.

Núñez, L. A. & R. Rojas 2008. Biología reproductiva y ecología de La polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. Caldasia, 30(1):101- 125.

Núñez, L. A. 2007. Evaluación del aislamiento reproductivo entre tres especies simpáticas *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus mapora* y *Euterpe precatoria* (Palmae:

Arecoideae) en un Bosque de los Andes en Colombia. Tesis de maestría. Universidad nacional de Colombia, Facultad de ciencias. Departamento de Biología.

Núñez, L. A., R. Bernal & J.T. Knudsen 2005. Diurnal palm by Mystropine beetles: is it weather –related? *Plant Systematic and Evolution*. 254: 149 -171.

Núñez, L A, 1999. Estudio de biología reproductiva y polinización de *Attalea allenii* y *Wettinia quinaria* (Palmae) en la Costa Pacífica Colombiana. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.

Núñez, L. A. & R. Bernal. Palmas y polinizadores. Un ejemplo de especialización, manuscrito 1. Sin publicar

Núñez, L. A. & J. Carreño. Biología de la Polinización de *Mauritia flexuosa* en un bosque de Galería en Casanare Colombia. Manuscrito 2 –Sin publicar

Oberprieler, R.G.; Marvaldi, A.E. & Anderson, R. 2007. Weevils, weevils, weevils everywhere. *Zootaxa*1668: 491-520.

Oliveira, M.S.P.; Couturier, G. & Bezerra, P. 2003. Biología da polinização da palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 17(3): 343-353.

Pascual, M. & J. M. Cano 1988. Estimación de la carga polínica en Escarabaeidos anfófilos (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Elitrón*, 2: 25 -29

Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. En: Herrera, C. M. Pellmyr, O. eds. *Plant-animal interaction and evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Sciences Publishing, 157-184

Prada, M., D. Molina, D. Villaroel, R. Barrios & A. Díaz 1998. Efectividad de dos especies del género *Elaeidobius* (Coleoptera: Curculionidae) como polinizadores en Palma de Aceite. *Bioagro*, 10(1): 3-10.

Prena, J. 2005. The Middle American species of *Embates Chevrolat* (Coleoptera: Curculionidae: Baridinae). *Zootaxa*, 1100: 1-151.

Prena, J. 2003. The *Pardisomus* species from Costa Rica, with description of four new species and one larva (Coleoptera: Curculionidae: Baridinae). *Beitrag zur Entomologie* 53: 199 -216.

Prena, J. 2001. A Revision of the Neotropical Weevils Genus *Pantoteles* Schönherr (Coleoptera, Curculionidae, Baridinae). *American Entomological Society* 127(3): 305 - 358.

Rosado, G. & I. de Maura Lima 2002. *Odontopus brevisrostris* (Hustache, 1936) (Coleoptera, Curculionidae) associated with new host plants belonging to *Annona* (Annonaceae). *Revista Brasileira de Entomologia*. 46 (3): 431-432.

Scariot, A., E. Lleras & J. Hay. 1991. Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*. 2:12-22.

Siefke, R. & R. Bernal, 2004. Floral Biology and Insect visitors of the Understory Palm *Synechanthus warscewiczianus* at the Pacific Coast of Colombia. *Palms*. 48(1): 33 - 41.

Silberbauer-Gottsberger I. 1990. Pollination and evolution in palm. *Phyton*, 30: 213-233.

Thompson, J. N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.

Valente, R.M. & Vanin, S.A. 2002. Curculionidae (Coleoptera) em inflorescências de *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (Areaceae). In: Lisboa, L. P.B. (org.) *Caxiuanã: meio físico e diversidade biológica*. Museu Paraense Emílio Goeldi, pp. 483-501, il.

Valente, R. M & Santos, E.M. 2005. Diagnóstico da entomofauna da área do Níquel do Vermelho, Município de Canaã dos Carajás, Estado Pará, Brasil. In: *Relatório de Impacto Ambiental sobre Meio Ambiente, projeto Níquel Vermelho, Companhia Vale do Rio Doce, em Canaã dos Carajás, Pará*. 1100pp

Valente, R.M.; Fernandes, J. M.; Fáveri, S.B. 2007. Protocolo de Insetos de Palmeiras na grade Caxiuanã. In: *I Seminário Científico do PPBio. Resumos do I Seminário Científico do PPBio*. Belém. Valente, R.M. 2009. Relatório final de campo de besouros gorgulhos (Família Curculionidae) de flores de palmeiras na área do Projeto Belo Monte.

Valente, R. M.; D. F. Kleversson de Lima; N. C de Barros 2005. The Cholini (Curculionidae: Coleoptera) in the Museu Goeldi Collection. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, Belém. 1: (1) 237-241.

Valente, R.M. & S. S Almeida 2001. As palmeiras (Arecaceae). Adições e atualizações e atualizações taxonômicas. In: Lisboa, P.L.B. (org), *Caxiuanã: populações tradicionais, meio físico e diversidade biológica*. Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi (no prelo).

Valente, R. 2000. *Os Insetos e os Gorgulhos das Palmeiras de Caxiuanã, Manual para professores*. 1ª Ed. Belém – Para- Brazil.

Vanin, S.A. 1999. Curculionidae. In: Brandão C. R. F. & E. Cancellato (eds), *Invertebrados terrestres*. Vol. V. *Biodiversidade no estado de São Paulo: síntese do conhecimento ao final do século XX* (Joly, C. A. & Bicudo, C. E. M. orgs.). FAPESP, São Paulo. pp. 133-140.

Vanin, S. & F. Gaiger 2005. A new spermophagous species of *Heilipus* Germar from the Amazonian Region (Coleoptera, Curculionidae, Molytinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 49(2): 240-244.

Vaurie, P. 1978. Revision of *Cholus* (*Aphyoramphus*) Part 2. New species of *Breviscapus* Group (Coleoptera, Curculionidae, Cholinae) *The American Museum of Natural History*, Number 2657, pp. 1-4 New York.

Vaurie, P. 1977. Revision of *Cholus* (*Aphyoramphus*) Par 1. Species Groups *basalis*, *breviscapus*, and *undulatus* (Coleoptera, Curculionidae, Cholinae). The American Museum of Natural History, Number 2623, pp. 1-15 New York.

Voeks, R. A. 2002. Reproductive ecology of the piassava palm (*Attalea funifera*) of Bahia, Brazil. *Journal Tropical and Ecology*, 18: 121 -136.

Waser, N., L. Chittka, M. Price, N. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:1043–1060.

Young, H. 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany*, Vol. 73: 6. pp. 931 -944.

7. Tres nuevas especies de *Anchylorhynchus* (Curculionidae: Coleoptera) de Colombia

Publicado como: Medeiros B. & L. A. Nuñez. 2013. Three New Species of *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 from Colombia. Zootaxa. 3636 (2): 394–400

Three New Species of *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 from Colombia (Coleoptera: Curculionidae; Curculioninae; Acalyptini)

ABSTRACT

Three new species of the genus *Anchylorhynchus* from Colombia, are described: *Anchylorhynchus pinocchio* sp. nov., *A. centrosquamatus* sp. nov. and *A. luteobrunneus* sp. nov.. A morphological description, including the male genitalia, is provided for each species as well as a comparison with similar species within the genus. All three species are found in inflorescences of species of *Syagrus* Mart. (Arecaceae). The adults are pollinators and the larvae develop inside fruits and feed on the endosperm, interrupting seed formation and causing fruit abortion.

Key words: palm, inflorescence, Arecaceae, Derelomina, biodiversity

INTRODUCTION

Anchylorhynchus Schoenherr, 1836 is a Neotropical genus distributed from Panamá to Argentina. Among its 19 recognized species (O'Brien & Wibmer, 1982; Wibmer & O'Brien, 1986; Vanin, 1995), only four are found in the Amazon region (*Anchylorhynchus amazonicus* Voss, 1943; *A. bicarinatus* O'Brien, 1981; *A.*

gottsbergerorum Vanin, 1995 and *A. tricarinatus* Vaurie, 1954), two of them (*A. tricarinatus* and *A. bicarinatus*) recorded from Colombia. They are classified within the subtribe Derelomina Lacordaire, 1865 (Franz, 2006), currently placed within the tribe Acalyptini, subfamily Curculioninae (Bourchard et al., 2011). Following a general trend among the genera in the tribe (Franz, 2006; Franz & Valente, 2005), these weevils are pollinators specializing on palm flowers (Nuñez-Avellaneda & Rojas-Robles, 2008), feeding and ovipositing in species of *Butia* (Becc.) Becc., *Cocos* L., *Oenocarpus* Mart. and *Syagrus* Mart. (Vaurie, 1954). The adults are pollinators and the larvae develop inside pistillate flowers. They consume the endosperm, causing fruit abortion and thus affecting the reproductive success of each palm. Species of *Anchylorhynchus* consume seeds which are suited for human consumption, and also reduce the reproductive potential of palms (Núñez et al., unpublished data).

We have been conducting complementary research projects on the genus *Anchylorhynchus*. BASM is working on the taxonomic revision of the entire genus and LANA on the biology of these weevils and their role in palm pollination in Colombia. After getting in contact with each other, we exchanged material and recognized among the samples three new species from that country. Since there is a need for making the names available for an ongoing study of palm pollination, we consider that they deserve prompt description before the revisionary work is concluded. Herein we describe three new species of *Anchylorhynchus* from Colombia, and provide information on their biology and host plant species.

MATERIALS AND METHODS

All specimens examined were collected by L. A. Núñez-Avellaneda, and deposited in the entomological collections of the Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional, Bogotá (ICN) and the Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo (MZSP). Paratypes of *Anchylorhynchus centrosquamatus* sp. nov. and *A. luteobrunneus* sp. nov. will also be deposited in the following institutions: The Natural History Museum, London, England (BMNH), American Museum of Natural History, New York, U.S.A. (AMNH), the Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canada (CMNC) and the Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, U.S.A. (MCZC). The weevils were collected from three localities in Orinoquia region, Colombia (Casanare, Meta and Guaviare). Insects visiting inflorescences of 20 palm

species were collected by wrapping inflorescences with a plastic bag at the beginning of anthesis and were fixed in 76% ethanol.

Specimens identified as *Anchylorhynchus* were compared with specimens from other species of the genus currently under study by BASM (including types). The external morphology was analyzed under a stereo microscope, and pictures were taken under a Leica M125 Automontage. For dissections, male specimens were first softened for some minutes in hot water. Afterwards, the abdomens were dissected and the genitalia placed for some minutes in a hot KOH 10% solution for removing soft tissues. The genitalia were illustrated using a *camera lucida* attached to an optical microscope. These drawings were later digitalized following the “digital inking” method of Coleman (2003).

The ongoing revision of the genus will probably result in several new synonyms, as well as additional new species, so the current keys will require a thorough reformulation. Therefore, a simple modification to include these new species would soon become outdated, and we will not provide a key in this contribution. The descriptions and figures provided should easily separate the three new species from each other and from the two other species known to occur in Colombia.

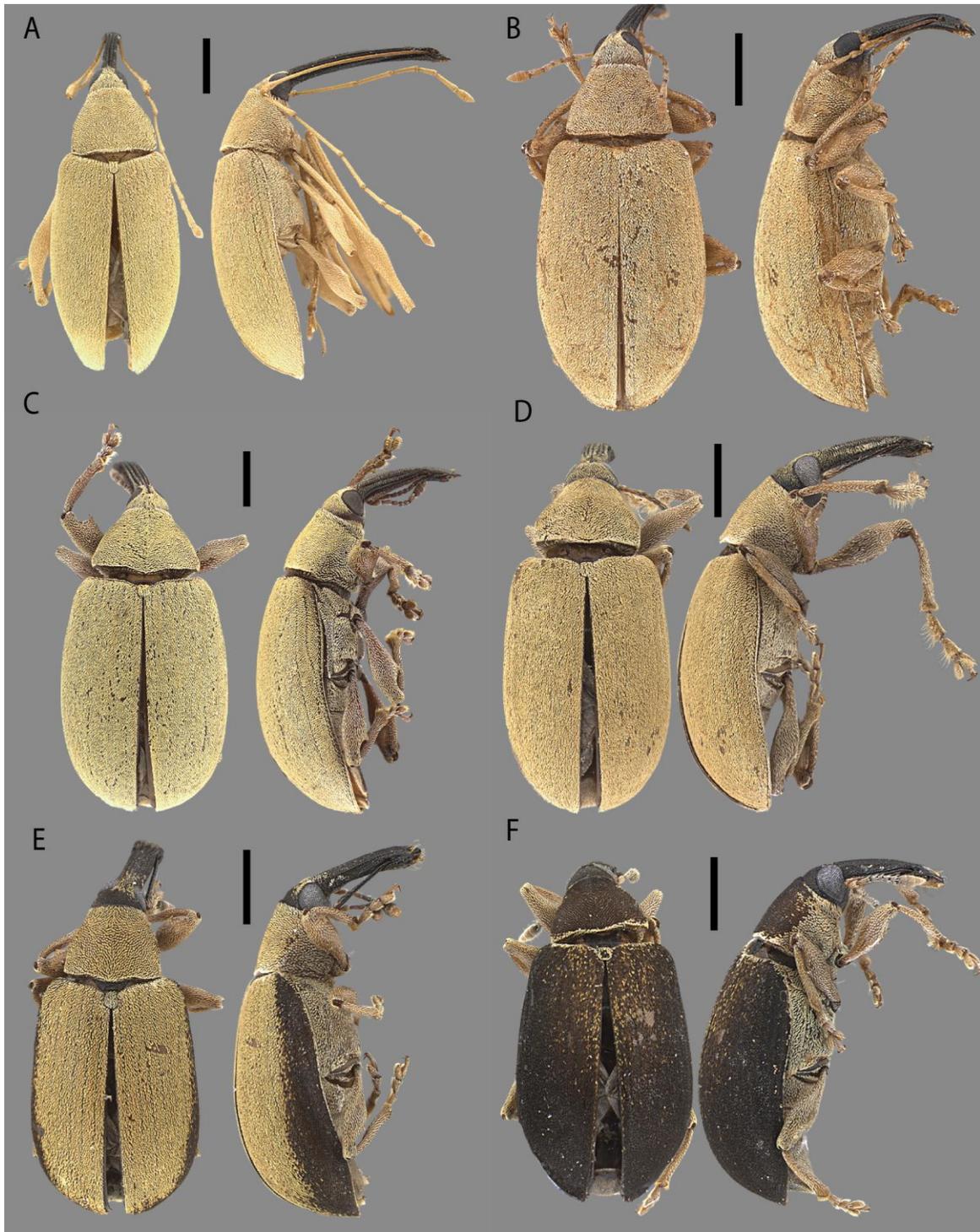


Fig 1 Dorsal and lateral view of the species of *Anchylorhynchus*. The scale bar corresponds to 1 mm. **A-B** *A. gracilis*. **C** *A. centrisquameus*. **D-F** *A. luteobrunneus*.

DESCRIPTIONS

Anchylorhynchus pinocchio sp. n. Figs. 1A, 1B, 2A, 3A

Holotype: Male. Colombia, Casanare, Yopal, Corregimiento Morichal, 30/IX/2010, L. Núñez & J. Carreño col. In inflorescence of *Syagrus sancona*. Deposited in ICN.

Paratypes: Colombia, Casanare, Sabanalarga, Vereda Piñal, 20/VII/2010, L. A. Nuñez col. (5#m 2#f MZSP); Colombia, Casanare, Yopal, Corregimiento Morichal, 11/VI/2008, L. A. Nuñez col. (1#f MZSP), 30/IX/2010, L. Núñez & J. Carreño col. (5#m 5#f ICN), 15/X/2010, L. Núñez & J. Carreño col. (10#m 10#f ICN).

Description

Length of pronotum + elytra: 4.8–5.7 mm (#m) or 4.5–5.1 mm (#f).

Rostrum 2.1–2.7 (#m) or 1.6–1.7 (#f) times as long as pronotum; 1.1–1.3 (#m) or 1.0 (#f) times wider at apex than at base; black; with seven longitudinal carinae, four outermost irregular near base. **Head** with yellowish-brown integument, distinctly lighter-colored than rostrum. **Antennae** with curved (#m) or straight (#f) scape, greatly (#m) or slightly (#f) extending beyond anterior margin of eye; with second antennomere of funicle longer than first and 1.5 times as long as third; with club shorter and just slightly wider than last antennomere of funicle. **Pronotum** 1.4–1.5 (#m) or 1.5–1.6 (#f) times wider than long, with lateral margins parallel from base to the median region, there with inflexion towards the apex (#m), or lateral margins convergent from base to apex, with a slight inflexion in the middle (#f); with yellowish brown integument entirely covered by yellow scales; with scales of the median basal area directed toward base. **Prolegs** distinctly longer than meso- and metalegs (#m) or similar in length to meso- and metalegs (#f); with protarsomere I more than three times as long as protarsomere III (#m) or slightly longer than protarsomere III (#f); with protarsomeres I and II longer than wide. **Elytra** 1.3–1.5 (#m) or 1.4–1.6 (#f) times as wide as pronotum and 3.4–3.6 (#m) or 3.7–4.0 (#f) times as long as pronotum; 1.6–1.9 (#m) or 1.6–1.7 (#f) times longer than wide; evenly covered by yellow scales; with lateral margins slightly more separated in the middle. **Aedeagus** 2.3 times longer than wide; parallel-sided; with constricted and rounded apex. **Apodemes** approximately 2.5 times as long as aedeagus.

Etymology

Named after the popular fictional character Pinocchio, because of the extremely elongate rostrum as compared to other species of the genus.

Remarks

The black seven-carinate rostrum with irregular carinae at base is shared with *Anchylorhynchus albidus* Bondar, 1943 and distinguishes *A. pinocchio* from other Colombian species (*A. tricarinatus* and *A. bicarinatus* have at most three carinae on the rostrum). *Anchylorhynchus pinocchio*, however, has an inflexion in the middle of the lateral pronotal margins, and scales of the median basal region are oriented backward, while *Anchylorhynchus albidus* has evenly curved pronotal margins, with scales directed forward or centrally. Males are further distinguished from this and other species of *Anchylorhynchus* by their extremely long rostrum, antennae and prolegs. Females can be distinguished by the rostrum not wider at apex than at base and by the antennal scape extending beyond the anterior margin of the eye.

This is the only species of *Anchylorhynchus* with a distinctly sexually dimorphic rostrum.

Biological information

Between 1-5 individuals of *A. pinocchio* were seen to visit staminate and pistillate flowers, consuming pollen and copulating among the flowers. Females lay their eggs on the pistillate flowers only.

Known host species

Syagrus sancona H. Karst. (Arecaceae).

Type locality

Colombia, Casanare, Municipio Yopal, Corregimiento Morichal

Geographical distribution

This species has been found in lowland rainforest and gallery forests of Colombia (Casanare), in elevations ranging from 150 to 500 m above sea level.

Anchylorhynchus centrosquamatus sp. n.

Figs. 1C, 2B, 3B, 4

Holotype: Male. Colombia, Casanare, Monterrey, Vereda la Tigrana, 07/VIII/2009, L. Núñez & J. Carreño col. In inflorescence of *Syagrus orinocensis*. Deposited in ICN.

Paratypes: Colombia, Casanare, Monterrey, Vereda la Tigrana, 15/VII/2008, L. A. Nuñez col. (6#m 5#f MZSP), 07/VIII/2009, L. Núñez & J. Carreño col. (7#m 25#f ICN)

Description

Length of pronotum + elytra: 5.3–5.9 mm (#m) or 4.7–5.7 mm (#f).

Rostrum 1.5–1.6 (#m) or 1.6–1.7 (#f) times as long as pronotum; 1.3–1.4 (#m) or 1.2–1.4 (#f) times wider at apex than at base; brown to black; with seven longitudinal carinae, all well-defined at base. **Head** with brown integument, similar or slightly lighter-colored than rostrum. **Antennae** with straight scape, not reaching the anterior margin of eye; with second antennomere of funicle longer than first and 1.5 times as long as third; club approximately as long as last three funicular antennomeres and roughly as wide as last antennomere of funicle. **Pronotum** 1.7 (#m) or 1.7–1.8 (#f) times wider than long, with lateral margins evenly curved and convergent from base to apex; with brown integument entirely covered by yellow scales; with scales of the median basal area directed either to the center or obliquely to center-base. **Prolegs** similar in length to meso- and metalegs; with protarsomere I roughly as long as protarsomere III; with protarsomeres I and II slightly wider than long (#m) or as wide as long (#f). **Elytra** 1.4–1.5 (#m) or 1.5–1.6 (#f) times as wide as pronotum and 3.5–3.6 (#m) or 3.8–3.9 (#f) times as long as pronotum; 1.4–1.5 (#m) or 1.4 (#f) times longer than wide; evenly covered by yellow scales; with lateral margins clearly more separated in the middle. **Aedeagus** 1.9 times longer than wide; slightly wider at opening; with constricted and rounded apex. **Apodemes** approximately 4 times as long as aedeagus.

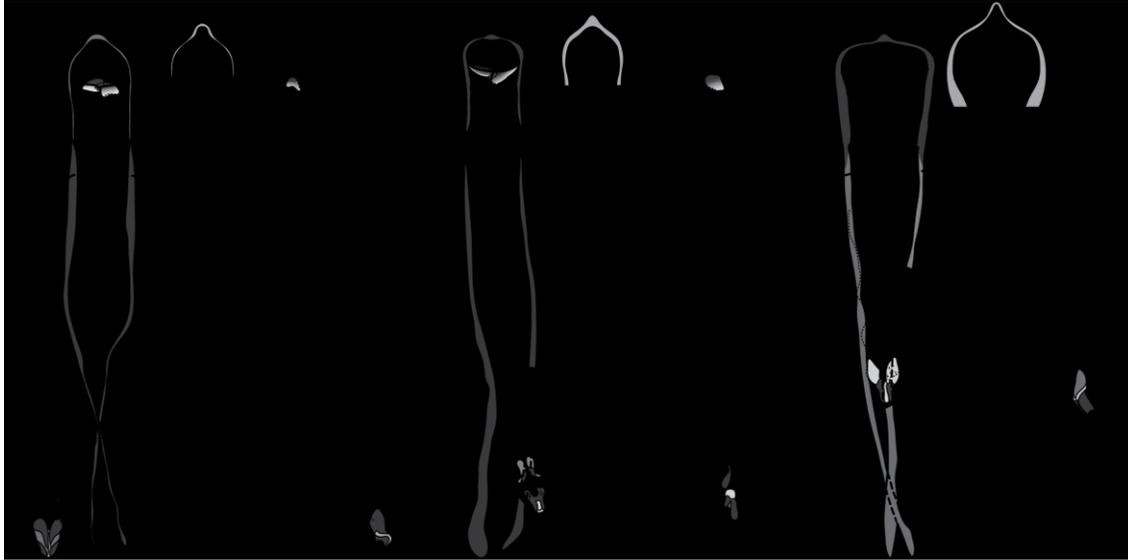


Fig. 2. Dorsal, frontal and lateral view of male genitalia of the species of *Anchylorhynchus*. In dorsal view, dark colors correspond to sclerotized areas. Dashed and dotted lines indicate the upper membranous surface of the median lobe. Apodemes were drawn in thick dashed lines where they impede the view of the sclerites of internal sac. Thin lines correspond to the internal sac, with membranous structures dashed. The scale bar corresponds to 500 μm **A** *A. gracilis*. **B** *A. centrisquameus*. **C** *A. luteobrunneus*.

Etymology

Named after one of the main diagnostic characters of the species: the pronotal scales directed centrally.

Remarks

This species is very similar in general appearance to *Anchylorhynchus amazonicus* Voss, 1943. Nonetheless, it can be distinguished by the median basal scales of pronotum obliquely directed toward center-base. In *A. amazonicus*, these scales are clearly directed backward.

It can also be mistaken for *Anchylorhynchus trapezicollis* Hustache, 1940 by the elytra distinctly wider at middle and the trapezoidal pronotum. In the latter species, however, the third antennomere of the funicle is about as long as the second, and the pronotal scales are directed forward. Finally, it can be separated from species currently known to occur in

Colombia by the seven-carinate rostrum. *A. tricarinatus* and *A. bicarinatus* have at most three carinae.

Biological information.

Between 5-30 individuals of *A. centrosquamatus* were seen to visit staminate and pistillate flowers of *Syagrus orinocensis* (Spruce) Burret (Fig. 4). They enter into the flowers, where they eat pollen and copulate. Females lay their eggs on the staminate and pistillate flowers, at the beginning of anthesis.

Known host species

Syagrus orinocensis (Spruce) Burret.

Type locality

Colombia, Casanare, Municipio Monterrey, Vereda Tigrana baja

Geographical distribution

Known only from the Orinoquia region of Colombia (Casanare, Meta & Guainía), in lowland rain forest or gallery forest in elevations ranging from 150 to 500 m.

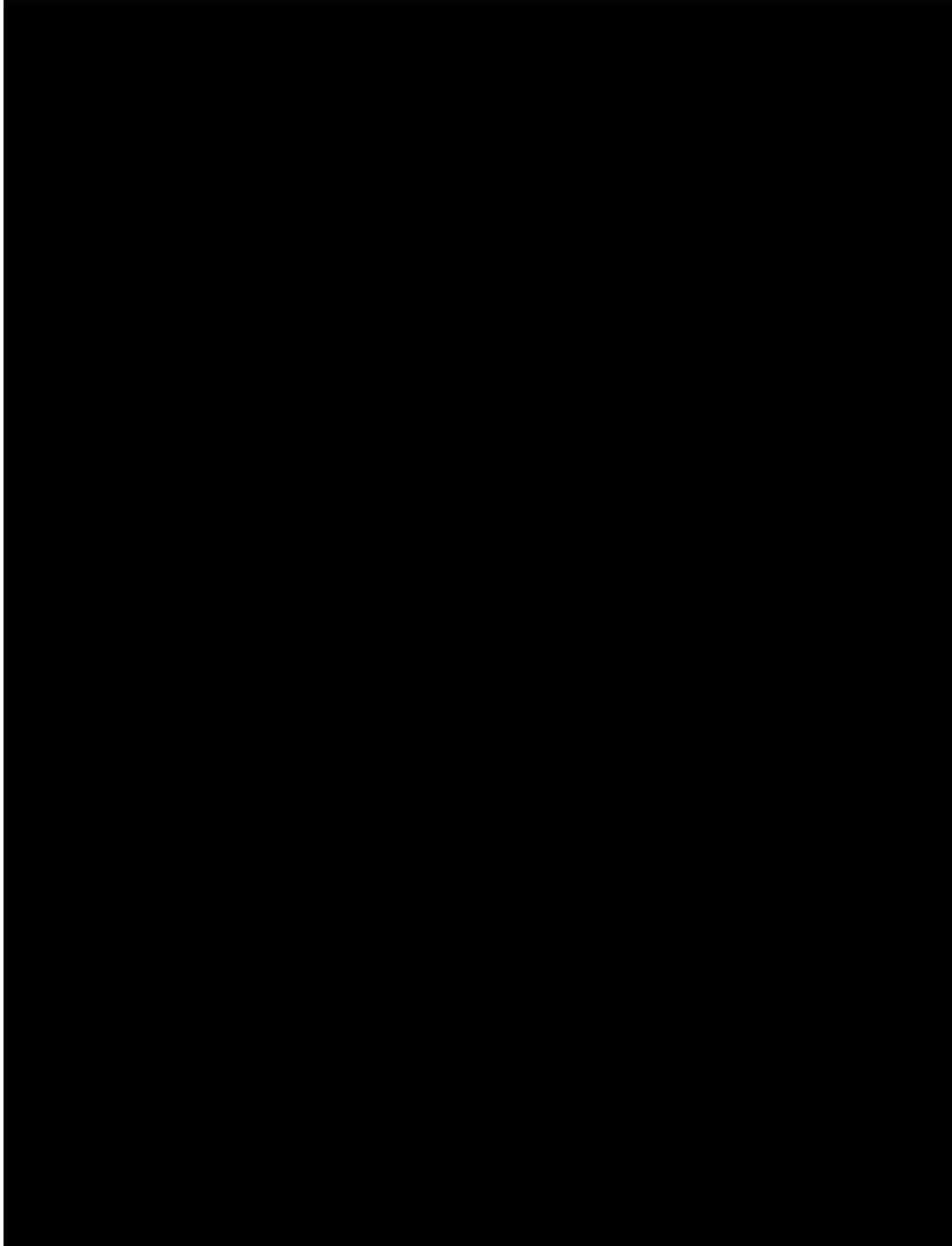


Fig. 3 Pronota of the species of *Anchylorhynchus*, with males at left and females at right. Arrows indicate the direction of the scales. The scale bar corresponds to 500 μm **A** *A. gracilis*. **B** *A. centrisquameus*. **C** *A. luteobrunneus*.

Anchylorhynchus luteobrunneus sp. n.

Figs. 1D, 1E, 1F, 2C, 3C

Holotype: Male, Colombia, Casanare, Yopal, Corregimiento Morichal, 30/IX/2010, L.

Núñez & J. Carreño col. In flowers of *Syagrus sancona*. Deposited in the ICN.

Paratypes: Colombia, Casanare, Sabanalarga, Vereda Piñal, 15/VII/2008. L. A. Nuñez col. (1#m MZSP); 19/X/2009 (2#m 6#f MZSP); 10/VII/2010 (4#m 8#f MZSP). Colombia, Casanare, Yopal, Corregimiento Morichal, 11/VI/2008, L. A. Nuñez col. (11#m 5#f MZSP); 17/VII/2010 (5#m 1#f MZSP), 30/IX/2010, L. Núñez & J. Carreño col. (5#m 5#f ICN), 15/X/2010, L. Núñez & J. Carreño col. (10#m 10#f ICN).

Description

Length of pronotum + elytra: 3.9–4.7 mm (#m) or 4.3–4.8 mm (#f).

Rostrum 1.4–1.6 times as long as pronotum; 1.2–1.3 times wider at apex than at base; brown to black; with seven longitudinal carinae, the two outermost indistinct near base.

Head with brown to black integument, similar to the rostrum. **Antennae** with straight scape, reaching the anterior margin of the eye; with second antennomere of funicle longer than first and two times as long as third; with club approximately as long as the last four funicular antennomeres and wider than the last antennomere of funicle. **Pronotum** 1.4–1.5 times wider than long, with lateral margins parallel at base to the median region, there with inflexion towards the apex (#m) or parallel at base and evenly curved to the apex (#f); with brown integument entirely covered yellow or dark brown scales; with scales of the median basal area directed toward base. **Prolegs** similar in length to meso- and metalegs; with protarsomere I longer than protarsomere III; with protarsomeres I and II longer than wide. **Elytra** 1.4–1.6 (#m) or 1.5–1.6 (#f) times as wide as pronotum and 3.5–3.6 (#m) or 3.4–3.6 (#f) times as long as pronotum; 1.4–1.6 times longer than wide; evenly covered by scales, either entirely yellow, or yellow on the disc and dark brown on apical and lateral margins, or entirely dark brown with occasional yellowish scales; with lateral margins parallel, elytra not wider in the middle. **Aedeagus** 2.0 times longer than wide; slightly wider at opening; with constricted and pointed apex. **Apodemes** approximately 2.5 times as long as aedeagus.

Etymology

Named after two colors found in dorsal scales: yellow and brown

Remarks

When dark brown scales are present, this species can be distinguished from other congeneric species by the unique color pattern. The combination of wide (1.4-1.6 times longer than wide) elytra with parallel margins, median basal pronotal scales directed backward, seven rostral carinae (with those along the scrobe indistinct near base) and pronotal margins parallel at base may further distinguish the yellow-colored morphs from any other species of *Anchylorhynchus*. The sympatric *A. tricarinatus* and *A. bicarinatus* have at most three longitudinal carinae in the rostrum.



Fig. 4 *Anchylorhynchus centrosquamatus* among flowers of *Syagrus orinocensis*. Colombia, Casanare, Monterrey, Vereda la Tigrana. L. Núñez & J. Carreño col. In inflorescence of *Syagrus orinocensis*

Biological information

Between 10-55 individuals of *A. luteobrunneus* were seen to visit staminate and pistillate flowers of *Syagrus sancona*. They enter into the flowers, where they eat pollen and copulate. Females lay their eggs on the staminate and pistillate flowers just at the beginning of anthesis. First instar larvae are exophytic and consume petals of staminate

flowers. The larvae then enter the pistillate flowers, where they consume the endosperm as this is formed. The entire life cycle can take between 3-5 months. This species is one of the main pollinators of the host palm *Syagrus sancona*.

Known host species

Syagrus sancona H. Karst. (Palmae).

Type locality

Colombia, Casanare, Municipio Sabanalarga, Vereda El Piñal

Geographical distribution

Lowland rainforests, gallery forest and piedmont forests in Colombia (Casanare, Meta and Guaviare), in elevations ranging from 100 to 1000 m.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Sergio A. Vanin, Charles W. O'Brien and an anonymous reviewer for reviewing an earlier version of the manuscript. We also thank Ricardo Pinto da Rocha for allowing access to his Automontage equipment, Kara Feilich for suggesting the name of *A. pinocchio*, and German Amat and J. Carreño for the help with the specimens at ICN-COL. The first author received a Masters Fellowship from FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo; 2008/55916-1).

REFERENCES

- Bondar, G. (1943). Notas Entomológicas da Bahia. XIII. Revista de Entomologia, 14(3), 337–388.
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A. E., Alonso-Zarazaga, M. A., Lawrence, J. F., Lyal, C. H. C., Newton, A. F., et al. (2011). Family-group names in Coleoptera (Insecta). ZooKeys, 972(88), 1-972. doi:10.3897/zookeys.88.807
- Coleman, C. O. (2003). "Digital inking": how to make perfect line drawings on computers. Organisms Diversity & Evolution, 3(4), 303-304. doi:10.1078/1439-6092-00081
- Franz, N. M. (2006). Towards a phylogenetic system of derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). Systematic Entomology, 31(2), 220-287. doi:10.1111/j.1365-3113.2005.00308.x
- Franz, N. M. & Valente, R. M. (2005). Evolutionary trends in derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae): from associations to homology. Invertebrate Systematics, 19(6), 499. doi:10.1071/IS05026.

Hustache, A. (1940). Curculionides nouveaux du Brèsil. *Revista de Entomologia*, 11, 690–713.

Nuñez-Avellaneda, L. A. & Rojas-Robles, R. (2008). Biología Reproductiva y Ecología de la Polinización de la Palma Milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes Colombianos. *Caldasia*, 30(1), 101–125.

O'Brien, C. W. (1981). A New *Anchylorhynchus* from Panama (Petalochilinae: Curculionidae: Coleoptera). *Annals of Entomological Society of America*, 74(5), 501–503.

O'Brien, C. W. & Wibmer, G. J. (1982). Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of North America, Central America, and the West Indies (Coleoptera: Curculionoidea). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 34, x + 1-382.

Schoenherr, C. J. (1836). *Genera et species curculionidum*. vol. 3. Paris: Librairie Encyclopedique de Roret.

Vanin, S. A. (1995). Three new species of palm weevils from the Amazonian region (Coleoptera, Curculionidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 39(4), 871–881.

Vaurie, P. (1954). Revision of the genera *Anchylorhynchus* and *Petalochilus* of the Petalochilinae (Coleoptera, Curculionidae). *American Museum Novitates*, 1651, 1–58.

Voss, E. (1943). Ein Überblick über die bisher bekannt gewordenen Arten der Gattung *Ancylorrhynchus* aus der Unterfamilie Petalochilinae (Col., Curc.). *Entomologische Blätter*, 39, 60–64.

Wibmer, G. J. & O'Brien, C. W. (1986). Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of South America (Coleoptera: Curculionoidea). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 39, xvi + 1-563.

8. Polinización por abejas en *Syagrus orinocensis* (Arecaceae) en la Orinoquía de Colombia

Autores: L. A Núñez, J. Carreño & G. Galeano

Preparado para: Plant biology

Resumen

La biología reproductiva y la ecología de la polinización de la palma monoica *Syagrus orinocensis* fue estudiada durante tres períodos reproductivos durante tres años en un bosque de piedemonte en Casanare, Orinoquia colombiana. *S. orinocensis* crece hasta 10 m de alto, produce de una a cuatro inflorescencias bisexuales y ocasionalmente inflorescencias unisexuales. Las Inflorescencias bisexuales tienen flores estaminadas y pistiladas agrupadas en tríadas, y las inflorescencias unisexuales llevan solo flores estaminadas agrupadas en díadas. Las inflorescencias abren en el día, y permanecen activas durante 26 días; la fase masculina se extiende durante los primeros 15 días, seguida de 8 días de una fase inactiva, y finalmente, la fase pistilada se extiende hasta por tres días. Las inflorescencias fueron visitadas por 43 especies de insectos de Coleoptera, Hymenoptera y Diptera. Los insectos visitan las inflorescencias principalmente en fase masculina, donde buscan polen y lugares para reproducirse, mientras que en la fase femenina buscan néctar. Los polinizadores más efectivos fueron las abejas (Apidae: Meliponinae), que transfirieron el 80% del polen. La presencia, constancia y eficiencia durante los tres períodos reproductivos son una fuerte evidencia de un caso de melitofilia en palmas, y con base en estos resultados, se sugieren criterios complementarios para definir la melitofilia en palmas neotropicales.

Palabras claves: Biología reproductiva, Constancia floral, Orinoquia, síndrome de polinización.

Introducción

La polinización de las palmas tropicales es realizada principalmente por insectos (Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberger 1990, Barfod *et al.* 2011), los cuales son atraídos en gran número y diversidad a las inflorescencias en busca de alimento, principalmente polen, encuentro con parejas, sitios para ovipositar y desarrollar su ciclo de vida en diferentes partes de las estructuras reproductivas (Bernal & Ervik 1996, Núñez & Rojas 2008).

La alta diversidad de visitantes florales en palmas ha generado varias posibilidades en cuanto a los tipos de polinización, pero los tres tipos considerados más importantes son: polinización por coleópteros o cantarófila; por abejas o melitófila; y polinización por moscas o miófila (Henderson 1986). En la revisión más reciente sobre polinización en palmas, Barfod *et al.* (2011) registraron que 29% de las especies estudiadas son polinizadas por coleópteros, 26% por abejas y 8% por moscas. Henderson (1986), quien revisó la literatura sobre polinización en palmas hasta ese entonces, fue quien propuso los tres síndromes de polinización, y determinó los caracteres morfológicos, ecológicos y evolutivos de las especies de palmas asociados a cada tipo de polinizador; estos caracteres han sido usados desde entonces como base para predecir y clasificar el tipo de polinización que presenta cada especie de palma.

La aceptación de un síndrome de polinización determina la aceptación de la existencia de especialización entre las plantas y sus polinizadores (Pellmyr 2002), y para que la especialización sea un hecho se requiere que tal asociación se mantenga en el tiempo y en el espacio (Gómez & Zamora 2005). Por esto, sólo a partir de la comprobación de la permanencia del polinizador en varios períodos reproductivos, se podrá generar un marco conceptual que nos permita validar la relación evolutiva entre la planta y el polinizador, y de esta manera confirmar un síndrome particular de polinización.

Actualmente el tema de los síndromes de polinización en plantas es de amplio debate (Waser *et al.* 1996) y, al igual que en otras familias, la aplicación de los síndromes de polinización en palmas no es del todo clara, principalmente porque las inflorescencias presentan alta variabilidad en cuanto al tipo de polinizador: se presentan casos en los cuáles hay grupos de insectos de diferentes linajes que participan como polinizadores de una misma especie o de diferentes especies congénicas (Listabarth 2001,

Consiglio & Bourne 2001), pero también se registran otros casos en los que la polinización es realizada de manera exclusiva por un grupo particular de insectos, ya sea por coleópteros (Núñez & Rojas 2008), por abejas (Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013) o por moscas (Borchsenius 1993), y con ellos se soporta la idea de la existencia de los síndromes de polinización en la familia Arecaceae.

Esta variación en los mecanismos de polinización convierte a las palmas en excelentes modelos para la evaluación, el seguimiento y la comprobación de los síndromes de polinización, al igual que de sus variantes, pero sobre todo de los factores ecológicos y evolutivos que los determinan. Sin embargo, la comprobación de los síndromes de polinización en palmas, principalmente los relacionados con la participación eficiente de especies de abejas y moscas, es una tarea pendiente por realizar.

El género *Syagrus* pertenece a la subfamilia Arecoideae (Palmae), comprende cerca de 40 especies de palmas monoicas, dicogámicas, en su mayoría de importancia económica y ecológica (Noblick & Lorenzi 2010, Coimbra & Jorge 2011). Su distribución es exclusivamente neotropical: desde México hasta el sur de Suramérica (Henderson *et al.* 1995), aunque la mayor diversidad se presenta en Brasil donde crecen cerca de 30 especies (Noblick & Lorenzi 2010). En Colombia se encuentran *S. orinocensis*, *S. smithii* y *S. sancona*, distribuidas principalmente en las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas (Galeano & Bernal 2010).

Syagrus orinocensis es una palma endémica de la cuenca del Orinoco en Colombia y Venezuela (Henderson *et al.* 1995); se encuentra tanto en grandes y densas poblaciones, como en poblaciones de individuos aislados en bosques de galería, afloramientos rocosos y bosques de piedemonte (Galeano & Bernal 2010). No existe información sobre aspectos de su biología reproductiva y ecología de la polinización, por lo que este trabajo constituye el primer aporte para la especie, t una contribución también para conocer las estrategias de reproducción en el género.

Por su tamaño, la producción continua de inflorescencias y la densidad de la población estudiada, *Syagrus orinocensis* se convierte en una especie ideal para hacer seguimiento temporal de polinizadores, y por lo tanto para valorar y discutir los

síndromes de polinización en la familia Arecaceae. El presente trabajo tuvo como objetivo registrar los principales aspectos de la biología reproductiva y ecología de la polinización y evaluar, en tres períodos reproductivos, la participación de los diferentes visitantes florales en la polinización de esta especie. Se presenta información sobre la fenología reproductiva, la biología floral, el sistema reproductivo, la eficiencia de los visitantes florales en la polinización, y a partir de dichos resultados, se evalúan los criterios usados para definir y caracterizar las especies de palmas con síndrome de polinización por abejas o melitófila.

Materiales y métodos

Área de estudio. La investigación se llevó a cabo en un bosque de Piedemonte en el Departamento de Casanare, Orinoquia de Colombia (Figura 1). Se seleccionó una población de 130 individuos reunidos en un área de 4 hectáreas en la vereda Tigrana baja, del municipio de Monterrey (4°52'N-70°55'W), a 155 m de altitud. La zona presenta una temperatura media anual de 27 °C y una precipitación promedio anual de 1850 mm (1990-2012), con una estación seca entre diciembre a marzo y una estación húmeda entre marzo a noviembre, y una leve disminución de la precipitación entre junio y agosto; la humedad relativa promedio mensual fluctúa entre 75 y 86 %, con el período más seco entre enero y marzo y el más húmedo entre abril y mayo (IDEAM). Según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (1978), el área corresponde a la Zona de Vida de Bosque de piedemonte

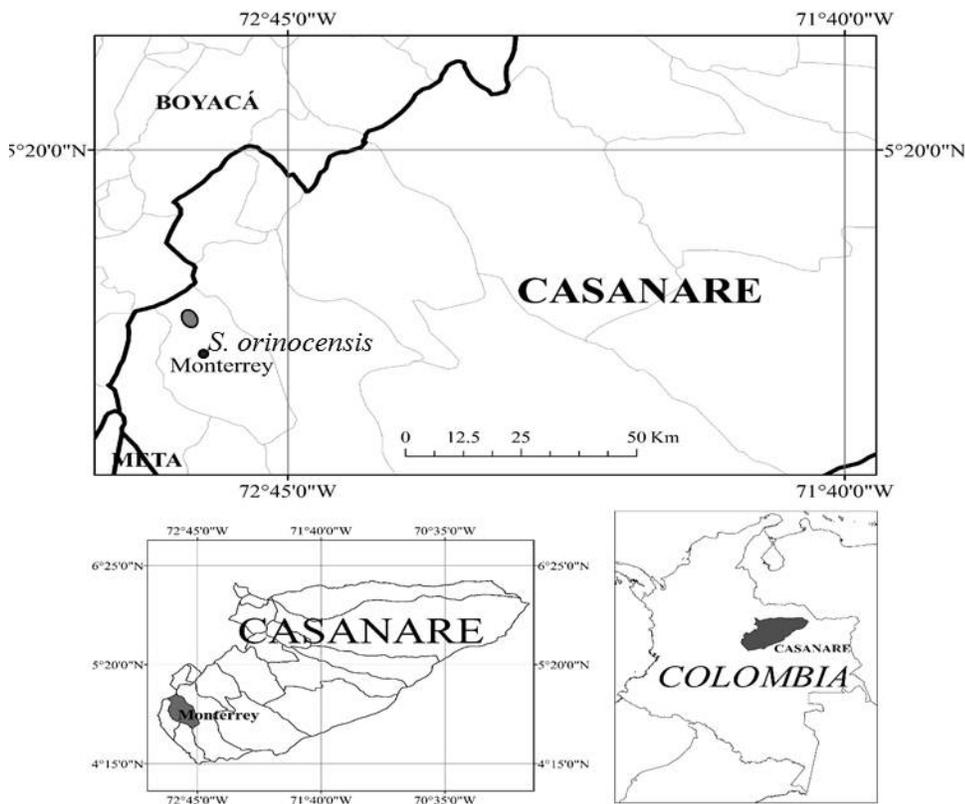


Figura 1- Ubicación del área de estudio.

Especie de estudio.

Syagrus orinocensis (Spruce) Burret, conocida en Colombia como churrubay y en Venezuela como coquito, sarisaré o coroba (Wilbert 1976), es una palma de tallo solitario de hasta 10 m de alto. Se distribuye principalmente en la cuenca del Orinoco; en Colombia se encuentra en los bosques de galería de los llanos Orientales, en afloramientos rocosos de la Guayana, desde Vichada hasta Guainía, Meta, Guaviare y el norte de Amazonas (Galeano & Bernal 2010), y en Venezuela en los estados de Amazonas y Anzoátegui, Apure, Bolívar, Carabobo, Falcón, Miranda, Yaracuy (Wilbert 1976). Las hojas se usan ocasionalmente para techar casas, y los tallos para construcción; presenta gran potencial como planta ornamental (Galeano & Bernal 2010). Los frutos son fuente importante de alimento para aves y mamíferos en el área de estudio (Obs. Personal).

Morfología de la inflorescencia, fenología y biología floral. Se realizó la descripción morfológica en 56 inflorescencias, en las cuales se registró: altura a la que se exponen,

número de raquillas por inflorescencias, número de flores por raquilla y número total de flores por inflorescencia. Con ayuda de un calibrador se midieron botones florales, flores masculinas, femeninas, y los frutos formados en cada inflorescencia.

La fenología reproductiva se evaluó en 130 palmas adultas, haciendo observaciones y seguimiento a todos los individuos, con dos visitas cada mes y por tres años (36 meses) consecutivos (2009-2011). Se contaron todas las inflorescencias producidas en la población y se determinó la producción mensual de inflorescencias en la población. En 44 palmas se siguió el desarrollo de las inflorescencias y se describieron todas las fases morfológicas por las que atraviesa una inflorescencia desde el momento de la apertura de la bráctea que la recubre, hasta que los frutos maduraron. En cada inflorescencia se registró la hora de apertura de la yema, la duración total de la floración, la dirección, y el ritmo diario de antesis de los botones florales. Para ello, realizamos observaciones directas de los botones florales y de las flores abiertas cada 8 horas y durante la ocurrencia de la fase masculina y la femenina.

Biología floral. A nivel de la flor se registró: la hora de antesis, la longevidad floral, el patrón de floración en cada raquilla, la duración de la receptividad estigmática, la presentación y longevidad del polen. La receptividad estigmática la evaluamos de tres maneras. 1. Observación directa de la emergencia de estigmas. 2. Cambios de coloración y presencia de exudados, 3. Indicación de presencia de peroxidasa mediante pruebas con peróxido de hidrógeno (Kearns & Inouye 1993) y test de colorimetría con PerexTest de Merck (Dafni 1992) los cuales se aplicaron cada 12 horas y durante toda la fase femenina. La viabilidad del polen fue evaluada tomando polen de 10 inflorescencias aisladas, el cual se puso a germinar en una solución de sacarosa al 20%, cada 24 horas, después de la dehiscencia de las anteras y hasta terminada la fase masculina. La concentración ideal de sacarosa fue determinada sometiendo previamente los granos de polen a varias concentraciones (0%, 10% 20% 30% 40% y 50%), siguiendo el método descrito por Núñez *et al.* (2005). Realizamos tres réplicas por inflorescencia, y consideramos un grano viable a aquel que presentó tubos polínicos más grandes que dos veces su diámetro. Evaluamos la presencia de néctar en las flores utilizando papel testigo de glucosa ClinistixTM (Bayer AG, Leverkusen, Germany), y la cantidad de néctar se evaluó mediante Refractómetro Leica Oe2000 M 7528L. Siguiendo a Dafni (1992), estimamos el número de granos de polen por antera, contando en tres anteras por flor y

en tres individuos (n=9), utilizando un hemacitómetro; y a partir de esa estimación calculamos el número de granos por flor y por cada inflorescencia.

Sistema reproductivo. Realizamos polinizaciones controladas en cuatro tratamientos: 1. Apomixis, sin polinización. 2. Alogamia, polinizando con polen de diferentes fuentes. 3. Geitonogamia, polinizando con polen de flores masculinas de otra inflorescencia del mismo individuo. 4. Polinización abierta, la ocurrida en forma natural sin intervención. Para cada uno de los tratamientos se aislaron con malla sintética y luego se polinizaron 1000 flores por tratamiento, 20 flores por raquila en 5 raquilas por inflorescencia en 10 individuos distintos de *S. orinocensis*. En todos los casos las flores permanecieron aisladas con malla sintética, al menos por 30 días y posterior a cada una de las pruebas, se verificó la formación de frutos y se calculó el porcentaje de frutos formados.

Visitantes florales y polinizadores. Registramos la composición de visitantes florales de *S. orinocensis* en 72 inflorescencias, realizando observaciones y colectas cada mes y por tres años consecutivos. Las colectas se realizaron embolsando y agitando la inflorescencia para lograr que los insectos cayeran dentro de la bolsa. Las abejas (Apidae) se contaban antes de embolsar. Para cada uno de los visitantes evaluamos frecuencia, abundancia y eficiencia. **Abundancias.** Las abundancias relativas las calculamos como la suma de las abundancias parciales de cada colecta. Categorizamos cada una de las especies de visitantes como **muy abundantes** ***, cuando su número sobrepasaba los 200 individuos; **Abundantes****, cuando las especies presentaban abundancias entre 100 y 200 individuos; **raras***, cuando las especies presentaban entre 5 y 10 individuos; **Esporádicos** +, cuando las especies presentaban 1-4 individuos; **Ausentes** -, cuando no se registraron visitantes en alguna de las dos fases. **Frecuencia.** La frecuencia expresada en porcentaje, se calculó dividiendo el número de palmas en el que cada especie de visitante fue observado sobre el número total de plantas estudiadas (n= 72). De acuerdo a lo anterior, se clasificó a los visitantes florales en cuatro categorías: especies muy frecuentes (FR), presentes en más del 75% de las colectas; especies accesorias (AC), presentes entre el 55 y 65% de las colectas; especies ocasionales (OC), presentes entre el 35 y 45% ;y especies esporádicas (ES), presentes en menos del 25 % de las colectas. **Eficiencia.** El papel de los visitantes como polinizadores lo evaluamos calculando y comparando la importancia relativa de cada

insecto en el flujo de polen que realiza en cada palma; para ello calculamos el índice de valor de importancia de los polinizadores (IVIP) asociados a palmas, el cual evalúa la capacidad de transporte de polen, la eficiencia y la fidelidad de cada insecto (ver detalle de la metodología en Núñez & Rojas 2008). Para el cálculo del índice tuvimos en cuenta: las abundancias relativas de insectos en fase femenina (AB), las cuales se calcularon como la suma de la abundancias de cada insecto en las diferentes colectas y la capacidad de transporte de polen de los insectos presentes en fase femenina (CPF). Para calcular el CPF colectamos insectos de todas las especies que visitaron las inflorescencias andróginas, y cada uno de ellos se incluyó en un vial con una gota de alcohol; luego se llevaron al laboratorio para el análisis de cargas polínicas, según la metodología de Núñez (1999) modificada de Pascal & Cano (1988). Se calculó el índice de importancia como polinizador $IVIP=AB*CTP$ (Modificado de Núñez & Rojas 2008), en donde **AB**=Abundancia de visitantes en fase femenina, y **CPF**= Número de granos de polen transportado por insectos en fase femenina. A partir del (IVIP) se calculó la importancia relativa de cada polinizador (IRP), como el porcentaje del índice de valor de importancia de ese polinizador sobre la sumatoria de todos los visitantes, así: $IRP=IVIP/\sum IVIP*100$. Con base en los datos arrojados por el IRP, agrupamos los insectos de la siguiente forma: polinizadores principales (POP), aquellos insectos cuya participación individual fue superior al 10 %; copolinizadores (COP), aquellos que tuvieron una participación entre 5 a 9.9 %; polinizadores eventuales (PEV), aquellos insectos que tuvieron una participación entre 1 a 4.9 %; y (-), sin participación alguna en la polinización.

Con todos los visitantes colectados se generó una colección de referencia que fue depositada en la colección entomológica del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional, Bogotá [ICN-MHN]. Para facilitar los análisis de los visitantes y la definición del síndrome de polinización de *S.orinocensis* en los tres períodos reproductivos, reunimos todas las especies de visitantes en tres grupos: coleópteros, abejas, y otros que incluyó el resto de los visitantes que llegaron a la fase femenina.

Resultados

Morfología floral. La población estudiada de *S. orinocensis* tenía tallos con alturas de 5 a 7 metros ($n = 44$) y diámetro promedio de 14 cm ($\pm 1.1SD$, $n = 44$); cada palma tenía, en promedio, 17 hojas ($\pm 3 SD$, $n = 44$), las cuales permanecen colgantes como

necromasa en pie cuando envejecen (Figura 2A). Es una palma monoica, con inflorescencias interfoliarias, péndulas en fruto (Figura 2A), que se exponen a 5 m del piso (± 1.3 SD, $n = 56$); son de color crema y están cubiertas por una bráctea peduncular ligeramente leñosa de 87.2 cm de largo (± 15 SD, $n = 56$), de coloración marrón y que permanece adherida a la inflorescencia incluso después de la formación de los frutos. La inflorescencia está constituida por un pedúnculo de 77.5 cm de longitud (± 15 SD, $n = 56$), un raquis de 25 cm de longitud (± 10 SD, $n = 56$), y 33 raquillas simples (± 6 SD, $n = 56$) (Figura 2B-D).

Los individuos de *S. orinocensis* en estado reproductivo produjeron entre 1 y 4 inflorescencias ($n=95$) que abrieron consecutivamente y fueron de dos tipos: inflorescencias unisexuales estaminadas (poco frecuentes, sólo 10%) (Figura 2B-C) e inflorescencias andróginas o bisexuales, las cuales llevan flores unisexuales, de dos tipos, estaminadas y pistiladas reunidas en tríadas en la zona proximal y en díadas en la parte terminal de cada raquilla (Figura 2D-E). La tríada está conformada por dos flores masculinas ubicadas en los extremos y una pistilada ubicada en el centro (Figura 2E); las díadas por su parte, están conformadas por dos flores estaminadas. En las inflorescencias bisexuales una raquilla contenía, en promedio, 254 flores masculinas (± 68 SD, $n = 103$) y 48 flores femeninas (± 27 SD, $n = 103$). Así, en promedio, cada inflorescencia tenía 8350 flores masculinas (± 10600 SD, $n = 28$) y 1580 flores femeninas (± 664 SD, $n = 28$). Las flores masculinas midieron en promedio 0.7 cm de longitud (± 0.4 SD, $n = 16$) y cada una llevaba 6 anteras, mientras las flores femeninas midieron 0.8 cm de longitud (± 0.4 , $n = 16$), y estaban coronadas por tres estigmas sobre un estilo corto.

Fenología y biología floral. La población presentó floración continua, con producción de inflorescencias durante todo el año y durante los tres períodos reproductivos registrados (Figura 3). Durante los 36 meses de seguimiento a la población se encontraron yemas florales, inflorescencias y frutos en diferentes estados de desarrollo. Sin embargo, se presentaron dos períodos marcadamente diferenciables en intensidad en su floración (Figura 3): un primer período de alta producción de inflorescencias que se extendió la mayor parte del año; el pico de máxima floración ocurrió entre mayo y septiembre el primer año, mayo y noviembre el segundo año, y mayo y septiembre el tercer año; durante estos meses cerca del 70 % de los individuos de la población

florecieron sincrónicamente, lo que coincidió con los meses de mayor precipitación (Figura 3). En el segundo período, entre noviembre y abril de cada año, se presentó la más baja producción mensual de inflorescencias, lo que coincidió con la época seca del año. La intensidad en la floración de *S. orinocensis* fue constante en los tres períodos reproductivos ya que el 70 %, 74 % y 72 % de los individuos florecieron en los años 2009, 2010 y 2011, respectivamente; en total, el 75 % de los individuos floreció en los tres años del estudio. En 2010 se presentó un incremento en el número de inflorescencias producidas (Figura 3), pero sin diferencias significativas durante los tres períodos del estudio (Mann-Whitney test): $U= 0.19$ entre 2009-2010 y $U= 0.795$ entre 2010 y 2011, $p < 0.001$.

Cada palma floreció de forma alterna, por lo que algunas permanecieron florecidas cerca de cuatro meses consecutivos o más, cuando hubo separación temporal de la floración. Fue frecuente encontrar dos inflorescencias floreciendo de manera simultánea en una misma palma, por lo que geitonogamia es posible que ocurra.

La bráctea peduncular que envolvía las inflorescencias de *S. orinocensis* abrió de día, y las inflorescencias permanecieron funcionales, en promedio, durante 26 días ($n = 36$). En las inflorescencias bisexuales se presentaron tres fases diferenciables: la primera inició con una fase masculina que duró 8 a 16 días ($n = 44$); continuó con una fase intermedia inactiva que tuvo una duración de 8 días ($n = 44$); y finalizó con una fase femenina que duró de 2 a 3 días ($n = 44$). En las inflorescencias estaminadas la funcionalidad duró lo que demoraron las flores en abrir y caer, que fue generalmente entre 8 a 15 días ($n = 44$).

El orden en la floración en las inflorescencias bisexuales (primero las flores masculinas) determinó que *S. orinocensis* sea una palma dicogámica tipo protandra; y dado que la separación de fases es de 8 días, la dicogamia fue muy marcada. Las flores masculinas y femeninas entraron en antesis a lo largo del día. No fue evidente un aumento de la temperatura interna de la inflorescencia; las flores liberaron un suave aroma, poco perceptible pero constante durante todo el período en que las flores estuvieron abiertas. Las flores de las inflorescencias masculinas produjeron grandes cantidades de polen. Se estimó la cantidad promedio de granos de polen en 12946 granos por antera ($n=9$), 129 464 por flor ($n = 3$), y 9.440.514.880 por inflorescencia ($n=3$). En las flores femeninas se

encontraron pequeñas cantidades de néctar, que oscilaron entre $0.12 \pm 0.05 \mu\text{l}$ ($n=30$) por flor.



Figura 2. *Syagrus orinocensis*. A. Hábito de crecimiento, B. Inflorescencia estaminada, C, Raquilla con flores masculinas. E. Raquilla con flores estaminadas y botones de las flores femeninas. F. infrutescencia.

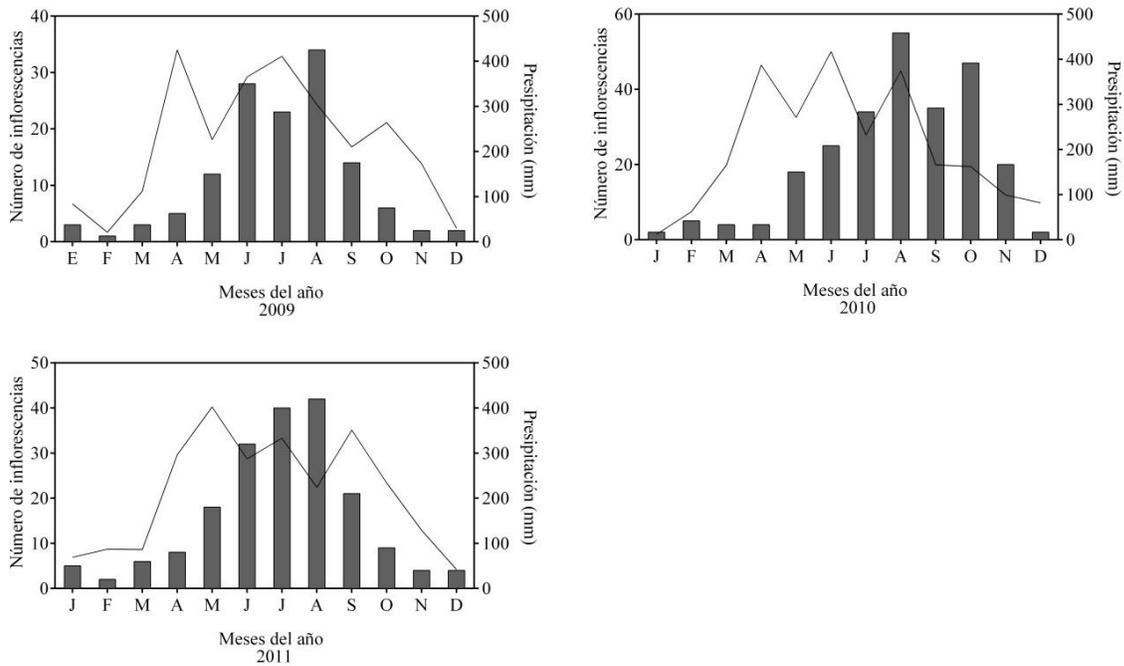


Figura 3. Producción de inflorescencias en *Syagrus orinocensis* durante tres años consecutivos, y su relación con la precipitación.

Desde la apertura de la bráctea peduncular hasta la formación de frutos, se observaron seis fases de desarrollo en cada inflorescencia bisexual (Figura 4): la primera fase inició cuando abrió la bráctea y dejó libres los botones florales, con las tríadas y díadas de cada raquila (Figura 4A). En la segunda fase, ocurrió la antesis de las flores masculinas; esta en ocasiones inicia desde el momento mismo de la apertura de la bráctea o cuando abren los botones durante el primer día, y se extendió hasta por 16 días (Figura 4B). Las flores masculinas fueron funcionales durante 8-18 horas, luego entraron en senescencia y cayeron de la inflorescencia. Cada día abrieron nuevas flores en la raquila sin ningún orden aparente. El polen presentó un porcentaje de viabilidad de 80-85 %, sin diferencias significativas a lo largo de la fase masculina, por lo que la oferta de polen viable se mantiene durante toda la fase masculina. En la tercera fase, han caído todas las flores masculinas y quedan únicamente los botones de las flores femeninas (Figura 4C); en esta fase la inflorescencia pasa por un período de inactividad. La cuarta fase inició con la exposición de los estigmas, que según las pruebas, pueden durar receptivos durante tres días o hasta que ocurre la polinización. Las flores femeninas pasaron por una fase de preantesis, en donde emergieron lentamente los estigmas, hasta estar totalmente

expuestos y receptivos (que se evidencia por la presencia de una sustancia hialina en la superficie de cada estigma). La antesis de las flores femeninas fue sincrónica, por lo que la mayoría de las flores entran en antesis al mismo tiempo, aunque algunas de los botones fueron abortados o no se formaron completamente los estigmas (Figura 4D). La quinta etapa correspondió a la senescencia de los estigmas, los cuales tomaron una tonalidad café oscura; esto coincidió con la terminación de su receptividad y el inicio de la formación de frutos. La sexta etapa correspondió al desarrollo de frutos que luego de siete a nueve meses maduraron, tomaron una coloración naranja, e iniciaron la caída de la infrutescencia (Figura 4C).

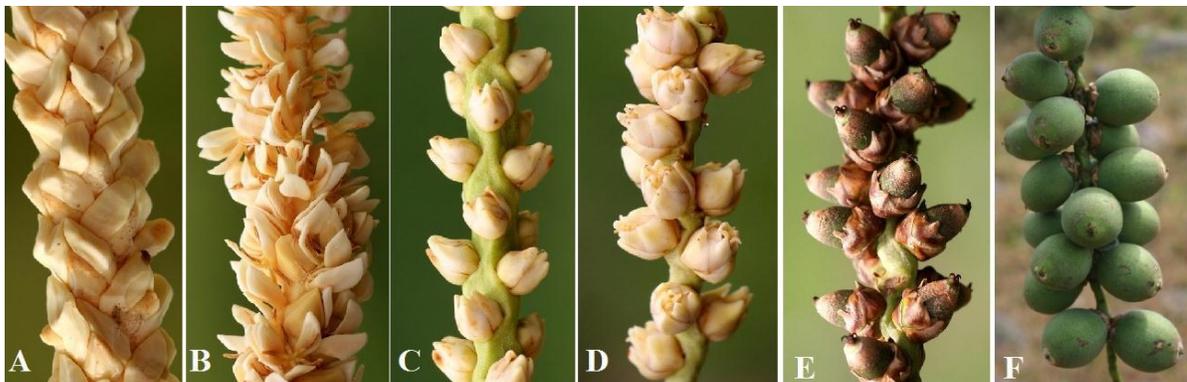


Figura 4. Descripción de fases por las que atraviesa una inflorescencia de *Syagrus orinocensis* desde antesis hasta la formación de frutos.

Sistema reproductivo. Los ensayos con polinizaciones controladas indicaron que *S. orinocensis* es una palma estrictamente xenogámica, debido a que la proporción de frutos formados por alogamia fue de 66 % sin diferencias significativas $H= 3,22$ $p= 0.18$ con $P= <0.05$ con las pruebas de polinización abierta 72% (Tabla 1). No se presentó agamosperma debido a que no hubo formación de frutos por apomixis; la autopolinización fue improbable dada la dicogamia marcada tipo protandra que se presentó y aunque pudo ocurrir geitonogamia, el bajo porcentaje de frutos en este tratamiento dieron prueba de la autoincompatibilidad.

Tabla 1. Porcentaje de frutos formados luego de la polinización controlada para evaluar el sistema reproductivo en *S. orinocensis* en la Orinoquia Colombiana.

Tratamiento	N° palmas / N° flores	N° frutos / % frutos formados
Apomixis	10/1000	0/0,0***
Alogamia	10/1000	660/66*
Polinización abierta	10/1000	725/72
Geitonogamia	10/1000	2/0.002***

Visitantes florales. Las inflorescencias de *S. orinocensis* en fase masculina fueron visitadas por 43 especies de insectos (Tabla 2), 20 de los cuales visitaron también las inflorescencias en fase femenina. La comunidad de visitantes perteneció a tres órdenes: Coleoptera, Hymenoptera y Diptera (Figura 5). La mayor diversidad la presentaron coleópteros de la familia Curculionidae y abejas de la familia Apidae, tribu Meliponini (Tabla 2)

Figura 5. Principales visitantes florales de *Syagrus orinocensis*. A. *Trigona williana*. B. *Scaptotrigona* sp. C. *Trigona williana*. D *Anchylorhynchus centrisquameus*, E. *Celetes* sp. nov.1. F. *Omohopita* sp.1. G, H. *Eristalis* sp.1. I. *Eristalis* sp.2. (Syrphidae).

Tabla 2. Visitantes de las inflorescencias de *Syagrus orinocensis*. NP= No presencia de polen en el cuerpo del insecto; 0 = indica ausencia de visita del insecto. M= Fase masculina, F= Fase femenina. Polinizadores principales (POP); copolinizadores (COP); polinizadores eventuales (PEV); y (-) sin participación.

	Abundancia		Frecuencia		Eficiencia
	M	F	M	F	
ORDEN /FAMILIA/Género/especies					
COLEOPTERA					
ANTHICIDAE					
sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
BRUCHIDAE					
<i>Pachymerus cardo</i>	+	-	ES	(-)	(-)
<i>Acanthoscelides obtectus</i>	+	-	ES	(-)	(-)

CARABIDAE						
	<i>Lebiini</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
CURCULIONIDAE						
Acalyptini						
	<i>Adranthobius</i> sp. 1	*	*	OC	ES	
	<i>Anchylorhynchus centrosquamatus</i>	**	*	FR	AC	COP
	<i>Celetes</i> sp. nov.1	**	*	FR	AC	COP
	<i>Phyllotrops</i> sp.2	**	*	FR	AC	PEV
	<i>Derelomus</i> sp.7	**	*	AC	ES	PEV
	<i>Derelomus</i> sp.8	*	-	AC	ES	(-)
Baridinae						
	<i>Bondariella</i> cf. <i>mimica</i>	**	-	FR	AC	(-)
	Baridinae Gen. 5 sp.1	**	-	FR	AC	COP
	<i>Microstates</i> sp.2	**	*	AC	ES	COP
	<i>Parisochoenus</i> sp.3	**	*	AC	ES	(-)
NITIDULIDAE						
	<i>Mystrops debilis</i>	**	**	FR	FR	COP
	<i>Coleopterus</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
STAPHYLINIDAE						
Aleocharinae						
	<i>Aleochara</i> sp.1	+	-	OC	(-)	(-)
Staphylininae						
	<i>Atheta brunnea</i>	+	-	ES	(-)	(-)
Tachyporinae						
	<i>Coproporus</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
CHRYSOMELIDAE						
Alticinae						
	<i>Cephaloleia</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
Galerucinae						
	<i>Omohopita</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
	<i>Omophoita</i> sp.2	+	-	ES	(-)	(-)
PHALACRIDAE						
	sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
HYMENOPTERA						
Meliponinae						
	<i>Nannotrigona melanocera</i>	**	**	FR	FR	POP
	<i>Scaura latitarsis</i>	**	**	FR	FR	COP
	<i>Partamona peckolti</i>	**	**	FR	FR	POP
	<i>Partamona</i> sp.1	*	*	AC	AC	COP
	<i>Trigona (Trigona) amalthea</i>	**	**	AC	AC	COP
	<i>Trigona (Tetragonisca) angostula</i>	**	**	AC	AC	POP
	<i>Trigona spinipes</i>	**	**	AC	AC	POP
	<i>Trigona</i> sp.1	*	*	AC	AC	COP
	<i>Trigonisca</i> cf. <i>dobzhanskyi</i>	**	**	AC	AC	COP
	<i>Trigonisca</i> sp.1	**	**	AC	AC	COP
	<i>Scaptotrigona</i> sp.1	**	**	AC	AC	COP
	<i>Scaptotrigona</i> sp.2	**	**	AC	AC	PEV
HALICTIDAE						

	<i>Pseudagochlora</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
VESPIDAE						
	<i>Polybia</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
DIPTERA						
DROSOPHILIDAE						
	<i>Drosophila melanogaster</i>	+	-	ES	(-)	(-)
MUSCIDAE						
	<i>Neomyia</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
PHORIDAE						
	<i>Pericyclopera</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
	<i>Phora</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
SYRPHIDAE						
	<i>Eristalis</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)
	<i>Eristalis</i> sp.2	+	-	ES	(-)	(-)

Una inflorescencia en fase masculina fue visitada hasta por 1900 insectos con un promedio de visita de 500 insectos (\pm SD =125, n = 72), los cuales fueron atraídos por abundante polen y lugar para copulas y ovoposición. Las especies de coleópteros *Anchylorhynchus centrosquamatus*, *Bondariella* sp.1, *Celetes* sp. nov1., *Phytotribus* sp.2, *Microstates* sp.1, *Derelomus* sp.5. y *Mystrops* sp.1 desarrollaron su ciclo de vida dentro de las flores, o en lugares específicos de la inflorescencia y de la bráctea peduncular. El número de insectos que visitaron las inflorescencias en fase femenina durante los tres períodos reproductivos fue mucho menor; se presentó el mismo patrón de dominancia con especies de abejas y algunas especies de coleópteros (Curculionidae) como los visitantes frecuentes y más abundantes de la fase femenina. Una inflorescencia en fase femenina fue visitada hasta por 560 insectos, con un promedio de visita de 200 insectos (\pm SD =53, n= 72). La única recompensa en la fase femenina fue una pequeña cantidad de néctar, aprovechada de manera exclusiva por las abejas, ya que fueron los únicos insectos vistos sobre las flores en búsqueda de néctar.

Las abundancias de los visitantes estuvieron relacionadas directamente con el tamaño de la inflorescencia y la oferta de polen. Hubo diferencias de las abundancias de los coleópteros entre los períodos reproductivos y entre las fases masculina y femenina. Durante el año 2010 la abundancia de los coleópteros fue la más baja en la fase masculina: solo accedieron en promedio 154 insectos, y ocurrió una disminución progresiva de las abundancias de los coleópteros en la fase femenina (Figura 5A). Las abundancias de las abejas, en cambio, se mantuvieron constantes en los tres períodos reproductivos y en las dos fases florales (Figura 6B).

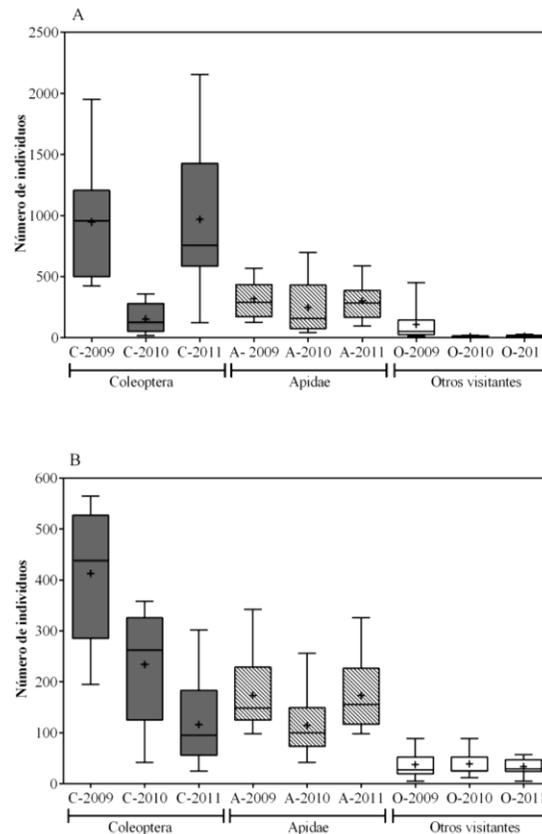


Figura 6. Box plot de la variación en la abundancia de grupos de visitantes. A. fase masculina, B. fase femenina, para tres períodos reproductivos de *Syagrus orinocensis* en la Orinoquia colombiana. (C= coleópteros, A= Abejas, O= otros visitantes).

La hora de llegada de los visitantes a la fase masculina y a la femenina fue diurna; desde las 06:30 hasta las 17:00 horas, y coincidió con la presentación del polen y la receptividad de los estigmas. A medida que las flores entraban en antesis, pequeños grupos de visitantes de los tres grupos taxonómicos accedían a las inflorescencias. Una vez llegaban a la inflorescencia, los insectos se posaban en la bráctea peduncular o en las flores; si las flores estaban en antesis consumían polen, buscaban parejas, luego copulaban; posteriormente se dirigían a los sitios donde ovopositaban. Tal comportamiento se repetía día tras día a lo largo de toda cada fase, y en cada inflorescencia. La gran mayoría de visitantes que accedieron y permanecieron en las flores interactuaron con ellas de manera particular: algunos permanecieron en las flores, otros en la bráctea, otros en las axilas de las raquillas, donde se observaban ovopositando. Dependiendo del tipo y cantidad de recompensas que las inflorescencias

ofrecían, los insectos permanecían o la abandonaban. En la fase inactiva la mayoría de los visitantes abandonaron la inflorescencia; tan sólo se observaron en los botones florales o en la bráctea peduncular pocos individuos de *Anchylorhynchus centrosquamatus*, *Bondariella* sp. 1, *Celetes* sp. Nov. 1.

Las abejas sin aguijón fueron los insectos más conspicuos y en la mayoría de los casos, los más numerosos; llegaban a la inflorescencia cuando ya había flores en antesis, la sobrevolaban y se posaban sobre las flores, donde iniciaban la colecta de polen, el cual almacenaban en las patas traseras (Figura 5 A-C).

De los tres ordenes que visitaron las inflorescencias solo los coleópteros e himenópteros visitaron las flores en fase femenina. La importancia relativa de cada visitante como polinizador (IRP) muestra que de las 43 especies de insectos que visitaron las inflorescencias de *S. orinocensis*, tan sólo las especies *Nannotrigona melanocera*, *Scaptotrigona* sp.1, *Tetragonisca angustula*, *Trigona (Trigona) amalthea*, *Scaura latitarsis*, *Tetragona handlirschii*, *Trigona spinipes*, *Trigonisca* cf. *dobzhanskyi*, *Partamona* sp.1, *Anchylorhynchus centrosquamatus*, Baridinae Gen. 5 sp.1, *Celetes* sp. nov1., *Phytotribus* sp.2, *Microstates* sp.1, *Derelomus* sp.5. y *Mystrops debilis* visitaron las flores en fase femenina cargados con polen, o en abundancias significativas para que pudieran ser considerados como polinizadores (Tabla 2), de ellos, *Nannotrigona melanocera*, *Scaptotrigona* sp.1, *Tetragonisca angustula*, *Trigona spinipes*, *Scaura latitarsis*, *Tetragona handlirschii*, *Trigona (Trigona) amalthea*, *Trigonisca* cf. *dobzhanskyi*, y *Partamona* sp. 1, fueron los polinizadores más eficientes. Un segundo grupo de especies, todos coleópteros, entre los que se incluyen *Mystrops debilis*, *Anchylorhynchus centrosquamatus*, Baridinae Gen. 5 sp.1 y *Celetes* sp. nov1., participaron con menor eficiencia en la polinización de la palma.

La participación de los dos grupos de polinizadores, abejas y coleópteros, se mantuvo durante los tres años; sin embargo, la participación de las abejas presentó un aumento progresivo, con 76 % en el 2009, 83 % en el 2010 y 91 % en el 2011; el grupo de coleópteros, en cambio, presentó una disminución progresiva de su participación, con 23 % en el 2009, 17 % en el 2010 y 8 % en el 2011 (Figura 7). La participación de otros visitantes, principalmente moscas, fue mínima, ya que poco visitaron las inflorescencias

en fase femenina, y cuando lo hacían llegaban en muy bajo número o sin polen en sus cuerpos.

Tabla 3. Principales visitantes en fase femenina y participación porcentual en la polinización de *S. orinocensis*. AB= abundancias en fase femenina, CPF= capacidad de transporte de polen en fase femenina, IVIP= índice de valor de importancia como polinizador, y IRP= importancia relativa como polinizador (valores calculados para el 2011).

Insectos visitantes	A B	CPF	IVIP	IRP (%)
<i>Anchylorhynchus centrosquamatus</i>	7	50	350	1.03
Baridinae Gen.5 sp.1.	7	43	301	1.12
<i>Celetes</i> sp. nov1	6	120	720	2.7
<i>Microstrastes</i> sp.	5	21	105	0.39
<i>Mystrops debilis</i>	9	98	882	3.3
<i>Nannotrigona melanocera</i>	1 5	359	5385	20.2
<i>Partamona peckolti</i>	1 3	258	3354	12.5
<i>Trigona spinipes</i>	1 2	569	6828	25.6
<i>Tetragonisca angustula</i>	1 9	358	6802	25.5
<i>Trigona (Trigona) amalthea</i>	5	258	640	2.4
<i>Scaura latitarsis</i>	5	200	500	1.8
<i>Trigonisca</i> cf. <i>dobzhanskyi</i>	4	100	400	1.5
<i>Scaptrotigona</i> sp.1	3	125	375	1.4

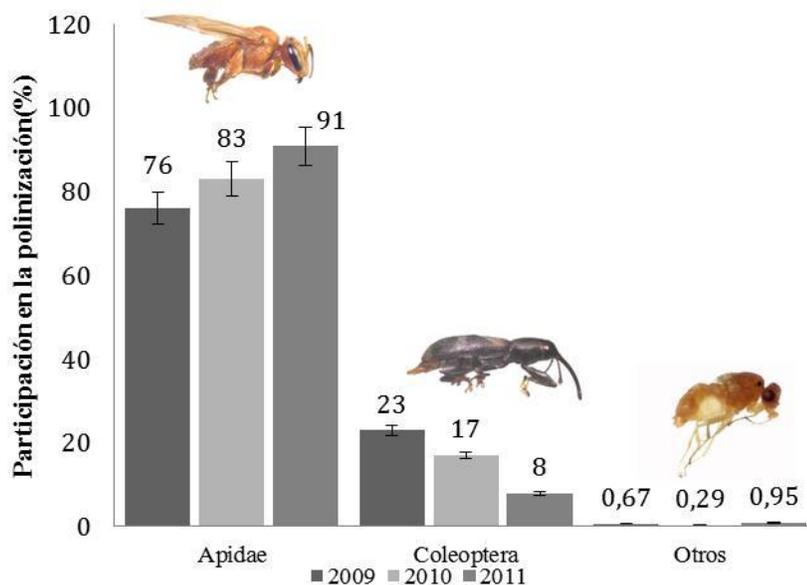


Figura 7. Participación porcentual de los grupos de visitantes en la polinización de *Syagrus orinocensis* durante tres períodos reproductivos.

Discusión

Fenología. El patrón de floración continua y sincrónica observado en *S. orinocensis* (Figura 3), parece corresponder a un patrón de floración común en el género *Syagrus*, ya que también ha sido registrado en *Syagrus petrea* (Quevedo 2007), *S. sancona* (Núñez & Carreño 2008), *Syagrus flexuosa*, *S. pseudococos* y *S. romanzoffiana* (Genini *et al.* 2009, Freire *et al.* 2013); solo se ha registrado estacionalidad en *Syagrus flexuosa* (De Araujo 2008). La floración continua es un fenómeno común en palmas (Henderson *et al.* 2000, Genini *et al.* 2009, Aliaga-Rossel 2011), y ha sido registrada principalmente en especies de palmas que crecen formando poblaciones densas (Adler & Lambert 2008, Rojas & Stiles 2009, Núñez & Carreño 2013, Olivares & Galeno 2013). En contraste, la floración estacional, que también ocurre en muchas otras especies de palmas (Martínez-Ramos *et al.* 1998, Cabrera & Wallace 2007), se ha relacionado con poblaciones en bajas densidades o poblaciones aisladas (Henderson 2002, Hornaza 2012, Núñez & Carreño 2013). Núñez & Carreño (2013) plantean que, en ocasiones, la estacionalidad sugerida también podría deberse, más que a un patrón real, a problemas de la metodología usada para evaluar la fenología reproductiva, la cual involucra el seguimiento a un número reducido de individuos dentro de la población.

El patrón de floración continuo encontrado en *S. orinocensis* y común para otras especies de palmas, parece ser una estrategia reproductiva importante para un número significativo de especies de la familia Arecaceae. Para una especie con polinización xenogámica, la floración continua aumenta la coincidencia temporal y espacial de las fases masculina y femenina en las especies de palmas monoicas dicogámicas y entre los sexos de las palmas dioicas (Nuñez & Carreño 2013), y mantiene también las recompensas florales, con lo cual asegura la constancia y fidelidad de los polinizadores.

En el caso de *S. orinocensis*, la floración continua es un factor fundamental para asegurar el éxito reproductivo, debido a la dependencia que tienen de un grupo de coleópteros, los cuales se reproducen dentro de las inflorescencias, pero especialmente debido a que se produce el polen y néctar necesarios para mantener la constancia floral de las especies de abejas, sus principales polinizadores. Por su carácter generalista, la visita y la participación de las abejas en la polinización está supeditada a la presencia y a la variación temporal de las recompensas florales (Ramalho 2004). El efecto de la producción continua de inflorescencias se evidenció en la presencia constante de las diferentes especies de abejas durante los tres períodos reproductivos (Figura 6), y en la eficiente participación en la polinización (Figura 7), la cual fue progresiva en los tres períodos reproductivos (con 76, 83 y 91 % del polen depositado en los tres años), y se derivó en eficiencia reproductiva, ya que el 66 % de las flores se convirtieron en frutos (Tabla 1).

Morfología y biología floral. Los resultados indican que las estructuras reproductivas de *S. orinocensis* son semejantes a las registradas en otras especies del género como *S. sancona* (Nuñez & Carreño 2008), *S. coronata* (Raimundo 2009) y *S. petrea* (Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013), en donde las inflorescencias bisexuales llevan flores unisexuales dispuestas en tríadas y díadas; sin embargo, en *S. orinocensis* se presentaron también inflorescencias unisexuales, con flores agrupadas en díadas y de función exclusivamente masculina. La presencia de los dos tipos de inflorescencia ha sido encontrado también en *S. sancona* (Nuñez & Carreño 2008) y en *S. inajai* (Genovese-Moarcomini *et al.* 2013), por lo que no se descarta que sea un patrón morfológico común para el género. La presencia de los dos tipos de inflorescencias

también lo presentan otras especies monoicas de los géneros *Oenocarpus* (Núñez 2007), *Euterpe* (Núñez 2007) y *Manicaria* (Copete *et al.* 2011), *Attalea* (Voeks 2002) y *Wettinia* (Núñez *et al.* 2005). El origen ontogénico y causal de la ocurrencia de inflorescencias unisexuales con arreglo de flores en diadas es un tema que debe ser abordado con mayor profundidad. Aunque el porcentaje de ocurrencia de las inflorescencias unisexuales fue bajo (10%), su presencia tiene implicaciones reproductivas directas tanto en el sistema reproductivo, como en la expresión sexual y la ecología de la polinización, de forma similar a lo documentado en especies del género *Attalea* (Anderson *et al.* 1988, Voeks 2002, Núñez *et al.* 2005, Fava *et al.* 2011).

Otro aspecto anatómico estructural importante que se presentó en *S. orinocensis* fue la evidencia de nectarios florales en las flores pistiladas, los cuales liberan pequeñas cantidades de néctar, que constituyen la única recompensa de la fase femenina y que las abejas aprovecharon de manera exclusiva. Esto explica la aparente asociación mutualista que se presenta entre *S. orinocensis* y las abejas meliponinas: la palma produce el polen y néctar que las abejas buscan, recolectan y llevan para sus colonias, y en transcurso de esas actividades mueven el polen necesario entre fases, asegurando la polinización y por lo tanto eficaz reproducción de la palma.

La presencia de nectarios en el género *Syagrus* solo se había registrado hasta ahora en *S. inajai* (Genovese-Moarcomini *et al.* 2013). Los nectarios florales se conocen en otras especies de palmas como *Cocos nucifera*, *Licuala peltata* y *Asterogyne martiana* (Stauffer *et al.* 2002), y en *Euterpe precatoria* (Kuchmeister *et al.* 1997), y en todas ellas, al igual que ocurre en *S. orinocensis*, se mantiene una relación mutualista con diferentes especies de abejas que son sus principales polinizadores (Schmid 1970, Henderson 1986, Kuchmeister *et al.* 1997).

Sistema reproductivo. Los resultados indican que en *S. orinocensis* no hay formación de frutos vía apomixis, y que la autopolinización no es posible por tener flores unisexuales y por la dicogamia tipo protandra que presenta, y aunque puede ocurrir geitonogamia por la coincidencia de dos inflorescencias activas en el mismo individuo, no es efectiva dada la autoincompatibilidad encontrada (Tabla 1). Por lo tanto, el sistema de transferencia de polen que predomina es de tipo alógamo, con xenogamia obligada y dependiente de vectores de polen para la fertilización de las flores. El mecanismo de

polinización encontrado en *S. orinocensis* se presenta en la mayoría de las especies de palmas monoicas, dicogámicas protandras y protóginas (Borchsenius 1993, Scariot *et al.* 1991, Núñez *et al.* 2005, Núñez & Rojas 2008, Copete *et al.* 2011).

Dentro de las dos opciones que presenta la dicogamia (protandria y protoginia), es la protandria la que predomina en palmas monoicas, como ocurre en los géneros *Aiphanes* (Borchsenius 1993), *Desmoncus* (Listabarth 1994), *Oenocarpus* (Núñez & Rojas 2008), mientras que la protoginia es menos frecuente y se presenta en especies de los géneros *Acrocomia* (Scariot *et al.* 1991), *Astrocaryum* (Burquéz *et al.* 1987, Padilha *et al.* 2003), *Bactris* (Morales & Sarmiento 1992), *Manicaria* (Copete *et al.* 2011) y *Socratea* (Henderson 1986).

Polinización. Debido a que *S. orinocensis* es una especie monoica pero dicogámica con protandria marcada y con xenogamia obligada, la polinización la deben realizar los insectos que visitan las inflorescencias. Aunque dentro de los visitantes que llegan a las dos fases se encontraron representantes del orden Coleoptera e Himenoptera, fueron las abejas Meliponini el grupo de visitantes que contribuyó de manera más eficiente en la polinización (*Trigona williana*, *T. spinipes*, *Scaptotrigona* sp.1, *Tetragonisca angustula*, *Partamona* sp.2, *Partamona* sp. 3, *Trigona fulviventris* y *Tetragona handlirschi*). La importancia relativa como polinizadores (IRP) calculada para este grupo de abejas, mostró que ellas transfirieron el 76% del polen en el primer año, el 83% y el 91% en el segundo y tercer año, respectivamente (Figura 7). Un segundo grupo de insectos, conformado por especies de coleópteros (*Anchylorhynchus centrosquamatus*, Baridinae Gen. 5 sp.1, *Celetes* sp. nov1., *Phytotribus* sp.2, *Microstates* sp.1, *Derelomus* sp.5. y *Mystrops debilis*, se consideró como copolinizador, participando en el transporte del polen restante. Sin embargo, la polinización por coleópteros es ocasional debido a la variación temporal que presentan (Figura 6), y a que centraron su actividad principalmente en fase masculina. Así, factores como la constancia floral, la abundancia, la eficiencia y la diversidad de las abejas, que se mantuvieron en los tres años del estudio, determinan que en *S. orinocensis* predomine la polinización por abejas o melitofila.

La melitofilia encontrada en *S. orinocensis* es, al parecer, un caso atípico para el género *Syagrus*, ya que en otras especies como *S. sancona* (Núñez & Carreño 2008), *S. coronata* (Raimundo 2009), *S. petrea* (Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013) y *S. smithii* (Núñez datos sin publicar), predomina la polinización tipo cantarófila, con las especies polinizadas por diferentes especies de coleópteros. En *S. romanzoffiana*, Thum & Costa (1998) registraron como visitantes florales a varias especies de abejas; sin embargo, no valoraron su participación como polinizadores; en y *S. inajai*, que presenta nectarios florales aún no se han registrado los visitantes florales ni valorado los posibles polinizadores (Genovese-Moarcomini *et al.* 2013).

En consecuencia, la existencia de dos síndromes de polinización en especies congénéricas del género *Syagrus* evidencia la divergencia en los mecanismos de polinización. En la familia Arecaceae la regla es que las especies de un mismo género comparten mecanismos de polinización aunque se presente especificidad de los polinizadores (Núñez *et al.* Datos sin publicar), por lo que la divergencia en los mecanismos de polinización es la excepción. Una divergencia de este tipo solo se ha encontrado en especies del género *Aiphanes*: en las especies andinas predomina la polinización por moscas (Borchsenius 1993), mientras que Núñez & Carreño (datos sin publicar) encontraron que *A. horrida*, una especie típica de bosques de piedemonte, es polinizada por varias especies de coleópteros. Por otra parte, la divergencia en los mecanismos de polinización es común en otros grupos de plantas (Gómez *et al.* 2013, Runquist *et al.* 2013, Peter 2014), y ha sido interpretada como una de las causas de la especiación en angiospermas (Peter 2014), pues constituye uno de los mecanismos de aislamiento reproductivo entre especies congénéricas que crecen en simpatria (Chesson 2000).

Aunque la melitofilia ha sido mencionada como uno de los tres síndromes de polinización en palmas (Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberger 1990), y Barfod *et al.* (2011) mencionan que el 26% de las especies de palmas son polinizadas por abejas, en muchas especies de palmas el papel que cumplen las abejas como polinizadores es mínimo, a pesar de que usualmente se presenta alta diversidad, frecuencia de visita y alta abundancia de abejas (Bernal & Ervik 1996, Consiglio 1990, Núñez & Rojas 2008, Copete *et al.* 2011, Fava *et al.* 2011). Esto se debe a que en la familia Arecaceae existen filtros selectivos impuestos por la morfología, por los caracteres florales, por la hora de

antes, por el tipo de sistema reproductivo y por el comportamiento de los insectos que dificultan y seleccionan el polinizador o disminuyen su eficiencia como vectores de polen. En consecuencia, no todas las especies de palmas visitadas por abejas presentan melitofilia, ni todas las especies de abejas que visitan las flores de palmas son importantes en la polinización.

Este estudio muestra, por primera vez, de manera cualitativa y cuantitativa, la constancia y eficiencia de un grupo de especies de abejas como polinizadores de una especie de palma. Por esta razón, los resultados encontrados se pueden utilizar para confirmar y ampliar los criterios que han sido usados hasta ahora para definir el síndrome de polinización por abejas o melitofilia en palmas (Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberger 1990). Los criterios que se han tenido en cuenta para definir la polinización por abejas son, principalmente: inflorescencias protandras, flores que producen néctar, flores que se desarrollan días después de la apertura, flores con pocos estambres, y producción y liberación de olor dulce (Henderson 1986). Aunque la mayoría de los criterios se cumplieron en *S. orinocensis*, otros criterios que se deberían tener en cuenta para definir la melitofilia en palmas, son los siguientes:

- 1. Acceso a las flores y contacto con estigmas:** dado el tamaño de las abejas que visitan flores de palmas (4-10 mm), no debe existir ningún tipo de restricción morfológica o temporal que impida el acceso de las abejas en las fases florales. En otras especies es frecuente que la bráctea peduncular impida el contacto de las abejas con las flores en fase masculina para colectar polen y luego en la fase femenina para depositarlo. Estas restricciones han sido encontradas en especies de los géneros *Astrocaryum* (Consiglio 1990), *Attalea* (Núñez *et al.* 2005), y *Manicaria* (Copete *et al.* 2011). En *S. orinocensis* este primer criterio se cumple ya que las anteras y los estigmas siempre permanecen expuestos, permitiendo el acceso directo a cualquier tipo de insecto que llegue a las flores, tanto para la recolección de polen como para depositarlo sobre los estigmas.
- 2. Antesis diurna:** este es quizás el principal factor selectivo que limita o asegura la participación de abejas en la polinización de palmas y, por lo tanto, define la melitofilia en Arecaceae, debido a que debe coincidir el comportamiento de los polinizadores

con los tiempos de presentación del polen y de la receptividad estigmática. Todas las especies de abejas que visitan flores de palmas presentan comportamiento diurno pero muchas especies de palmas presentan anthesis crepuscular o nocturna, por lo que en esas especies se disminuye sustancialmente el papel de las abejas en la polinización. Para el caso de *S. orinocensis*, la anthesis de las flores estaminadas y pistiladas ocurre en el transcurso del día, con lo cual se asegura la coincidencia entre polinizadores y flores.

3. **Recompensas flores-néctar:** a presencia de néctar como recompensa en las flores femeninas es un criterio fundamental para definir la melitofilia en palmas. La actividad de las abejas está sincronizada con la disponibilidad de recursos en las dos fases: polen en las flores estaminadas y nectar en las pistiladas, lo cual asegura la llegada de abundantes visitantes en las dos fases y se cumple uno de los principales criterios de polinización. Cuando las flores femeninas no producen recompensa de néctar, el acceso a la fase femenina disminuye sustancialmente y el papel en la polinización es mínimo. Se ha demostrado ampliamente que en la mayoría de las palmas monoicas dicógamicas y en algunas dioicas, la atracción y con ello la polinización de las flores femeninas se hace por engaño o mimetismo químico (Borchsenius 1997, Knudsen 1999, Ervik *et al.* 1999, Knudsen *et al.* 1999, Núñez *et al.* 2005, Nuñez & Rojas 2008). En esos casos, el papel de las abejas se restringe a la fase masculina y no intervienen en la polinización, que es mediada principalmente por coleópteros. En *S. orinocensis* la oferta de polen en las flores estaminadas, y de néctar en las pistiladas asegura la visita de las abejas en las dos fases y con ello, la participación en la polinización.
4. **Constancia floral:** las abejas trignonas son especies generalistas y visitan un amplio espectro de plantas (Ramaho *et al.* 2004); sin embargo, se ha demostrado que la oferta de recompensa de calidad que es constante en el tiempo, genera un aumento en la frecuencia de visita a las fuentes de recursos (Chittka 1999). Las abejas toman decisiones florales con base en un criterio económico, desarrollando constancia floral como resultado de procesos de aprendizaje y memoria, los cuales ocurren si el espectro sensorial les permite encontrar un recurso y luego determinar si éste es suficientemente valioso para su explotación (Amaya 2009). Con la producción de flores a lo largo del año y con recompensas, tanto en flores femeninas como en masculinas, las palmas permiten el aprendizaje o memorización del recurso por

aprovechar por parte de las abejas, que se ve reflejado en las altas frecuencias de visita y en la constancia floral (Ramalho 2004). Esta visión predice la habilidad permanente, por parte de las abejas, de aprender, de discriminar y de escoger las especies florales que provean el mayor rendimiento energético en cada contexto ecológico. Por otro lado, adquirir, almacenar y recordar información es un proceso biológico costoso para el organismo (Johnston 1982, Dukas 1999), que impone un límite a la cantidad de información utilizada en las decisiones alimentarias. Muchas especies de abejas tienen avanzados sistemas de comunicación y son capaces de especializarse durante períodos de tiempo de acuerdo a la oferta, tipo y calidad de recurso que la planta le ofrece, generando cierto grado de fidelidad hacia la planta (Ramalho 2004). La presencia constante de las diferentes especies de abejas y la poca variación en las abundancias durante los tres años del estudio, son evidencia del aprendizaje que han tenido las abejas que visitan las inflorescencias de *S. orinocensis*, y concuerda con lo planteado anteriormente.

- 5. Sincronía y simultaneidad de fases florales:** un alto porcentaje de especies de palmas son monoicas dicogámicas o dioicas y, en la mayoría de los casos, con xenogamia obligada y dependientes de vectores de polen; por lo tanto, la polinización en este grupo de especies se asegura cuando existe coincidencia en el tiempo de las fases florales o de individuos masculinos y femeninos. Las poblaciones que florecen sincrónicamente y a lo largo del año, permiten el acceso a recursos como polen en flores masculinas y a néctar en flores femeninas, asegurando la visita de un gran número de insectos y con ello facilitando el flujo efectivo de polen entre fases o sexos. Dado que *Syagrus orinocensis* florece a lo largo de todo el año, y produce alto número de inflorescencias, la probabilidad de coincidencia entre fases es alta, y el flujo de polen asegura la eficiencia reproductiva (Figura 8).

Figura 8. Evidencia de melitofilia en *Syagrus orinocensis*. A. Abejas en fase masculina. B. Abejas con polen en flores femeninas.

- 6. Abundancia de abejas en la polinización:** la abundancia de cualquier tipo de visitante (tanto en fase masculina como femenina) es uno de los criterios más importantes para definir un polinizador eficiente en las especies de palmas (Nuñez &

Rojas 2008); por lo tanto, en palmas polinizadas por abejas este criterio se debe cumplir. Es frecuente observar una nube de diferentes especies de abejas en las inflorescencias de las palmas, principalmente en la fase masculina, por lo que el criterio de abundancia se cumpliría; sin embargo, para clasificar al visitante como polinizador se debe repetir la tasa de visita en la fase femenina y esto generalmente no ocurre, por lo que la participación de las abejas en la polinización usualmente es mínima. En *S. orinocensis*, en cambio, siempre se encontró a lo largo del estudio, un predominio de las especies de abejas visitando flores tanto en la fase masculina como en la fase femenina.

- 7. Cuantificación de la participación de abejas:** el papel de los visitantes florales como polinizadores tiene implicaciones directas en la eficiencia reproductiva de las plantas. Los índices IVIP e IRP para polinizadores de palmas (Núñez & Rojas 2008) aplicados en este trabajo, permitieron cualificar y cuantificar el papel de los visitantes en la polinización, ya que estos índices reúnen los atributos ecológicos-evolutivos que se asume deben tener los polinizadores eficaces de cualquier grupo de plantas, como es la especificidad, la fidelidad, la constancia y la eficiencia (Feinsinger 1983, Pellmyr 2002). A partir de los índices se pudo cuantificar el papel de cada visitante en el flujo de polen y determinar las categorías de polinizadores, muy raramente contemplados en otros trabajos sobre biología reproductiva de palmas y que son prioritarios, dada la característica que presentan las flores de palmas para atraer y mantener diversos y abundantes insectos, cada uno con participación diferencial en la polinización.

En consecuencia, para poder establecer las categorías de participación en el flujo de polen en palmas y validar la participación de las abejas, se deben reunir los atributos de los polinizadores que están expresados en el IVIP y IRP y que, junto con los rasgos selectivos que imponen las palmas en cuanto a la morfología floral, la temporalidad en la biología floral, el tipo de atrayente y de la recompensa, discutidos anteriormente, se generan los filtros necesarios para definir claramente los polinizadores en cada especie de palma y que para el caso de *S. orinocensis* validar la melitofilia (Figura 9).

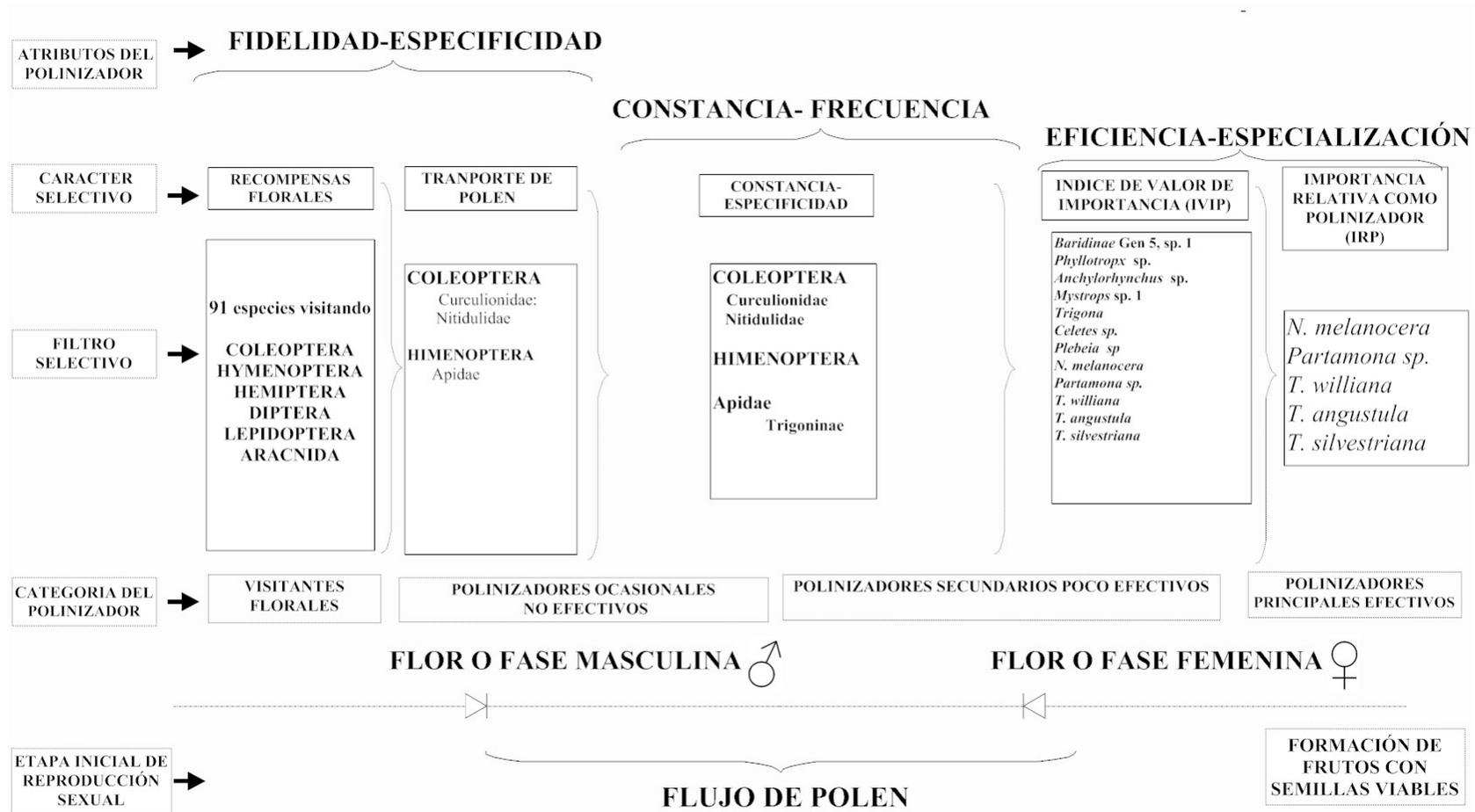


Figura 9. Atributos y factores selectivos impuestos a los visitantes florales para categorizar los polinizadores efectivos en *Syagrus orinocensis*

La reproducción de las palmas es un proceso que se lleva a cabo mediante una gran diversidad de mecanismos que apenas comenzamos a descubrir. Por lo tanto, es necesario continuar con los trabajos de polinización en las especies del género *Syagrus* y en otras especies de palmas, para entender los procesos evolutivos entre estas y sus polinizadores, y con ello poder generar un manejo adecuado de las especies en bosques tropicales.

Agradecimientos

Este estudio hace parte de la tesis de Doctorado, Programa en Ciencias-Biología, Universidad Nacional de Colombia de L. A. Núñez. Recibimos financiación del programa marco FP-7 de la Unión Europea (Proyecto No. 21263). Agradecemos a los entomólogos Bruno de Medeiros, Diego Campos, Jhon Cesar Neita, Víctor Hugo González (Apidae) por la identificación de las especies.

Literatura citada

Adler GH, Lambert TD 2008 Spatial and temporal variation in the fruiting phenology of palms in isolated stands. *Plant Species Biology*, 23: 9–17

Aliaga-Rossel E (2011). Phenology and Germination of the Chonta Palm, *Astrocaryum gratum*, in a Sub-montane Forest. *Palms* 55(2): 84-92

Anderson AB, Overal W, Henderson A (1988) Pollination ecology of a forest dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in Northern Brazil. *Biotropica*, 20, 192-205.

Barfod A, Hagen M, Borchsenius F (2011) Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany* 108:1503-1516

Bernal R, Ervik F (1996) Floral Biology and Pollination of the Dioecious Palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An Adaptation to Staphylinid Beetles. *Biotropica*. 28:(4) 682-696.

Borchsenius F (1993). Flowering biology and insect visitation of three Ecuadorean *Aiphanes* species. *Principes* 37: 139-150.

Borchsenius F. 1997. Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. *sodiroi* (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 208: 187–196.

Búrquez AJ, Sarukhan A, Pedraza A 1987 Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Bot. J. Linn. Soc.* 94: 407-419.

Cabrera H, R. Wallace (2007) Patrones fenológicos de ocho especies de palmeras en el bosque amazónico de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 21: 1-18

Chittka L, Thomson JD, Waser NM. (1999) Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften* 86: 361-377.

Chesson P (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.

Coimbra M, Jorge N (2011). Proximate composition of guariroba (*Syagrus oleracea*), jervá (*Syagrus romanzoffiana*) and macaúba (*Acrocomia aculeata*) palm fruits. *Food Research International*. 44: 2139–2142.

Copete, J., D. Mosquera y L. A. Nuñez. 2011. Ecología de la polinización de la palma *Manicaria saccifera* (Gaertn). Un caso de mutualismo obligado Palma-Polinizador. En Libro de resúmenes. Simposio internacional “impacto de la cosecha de palmas en los bosques tropicales”. Agosto 5-12 de 2011. Leticia-Colombia. 105pp

Consiglio T, Bournet (2001). Pollination and breeding system of a neotropical palm *Astrocaryum vulgare* in Guyana: a test of the predictability of syndromes. *Journal of tropical ecology* 17: 577-592

Dafni A. (1992) Pollination ecology. *A practical approach*. Oxford University Press, Oxford.

Ervik F (1995) Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. PhD. thesis, University of Aarhus, Denmark.

Ervik F, Tollsten L, Knudsen J (1999) Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Plant Systematic and Evolution*. 217: 279-297.

Fava WS, Covre W, Sigrist MR (2011). *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the pantanal, Brazil. *Flora* 206: 575–584

Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination Pp. 282-311 en D. Futuyma y M. Slatkin,

editors. Coevolution. Sinauer Associates

Freire CC, Closel MB, Hasui E, & Ramos FN (2013). Reproductive phenology, seed dispersal and seed predation in *Syagrus romanzoffiana* in a highly fragmented landscape. *Annales Botanici Fennici* 50 (4): 220-228

Galeano, G. & R. Bernal. (2010) Palmas de Colombia. Guía de Campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias- Universidad Nacional de Colombia, Bogotá

Genini J, Galetti M, Morellato L (2009). Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rianforeste land-bridge island. *Flora* 204:131-145.

Gómez JM, Zamora R (2005) Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80: 796-805

Gómez J, Muñoz-Pajares A, Abdelaziz A, Lorite J, Perfectti F (2013) Evolution of pollination niches and floral divergence in the generalist plant *Erysimum mediohispanicum* *Ecology* 80: 96-105

Genovese-Marcomini PR, Mendonca MS, Carmello-guerreiro SM (2013) Morphoanatomy of the flower of *Syagrus inajai* (SPRUCE) Becc. (Arecaceae- Arecoideae- Attaleinae), Amazon. *Braz. J. Biol.* 73 (3): 649-661.

Henderson A (1986) A review of pollination studies in the Palmae. *Botanical Review* 52: 221-259.

Henderson A, Galeano G, Bernal R (1995) Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Henderson, A., R. Pardini, J.F. Dos Santos Rebello, Sergio Vanin & D. Almeida. 2000. Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. *Brittonia* 52:160–171

Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press. New York. 259 pp

Holdridge, L. R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. IICA, San José.

Hornaza 2012

IDEAM (2013) Instituto de estudios ambientales datos climáticos 2000 y 2012.

Kearns, C. & D. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot, CO.

Knudsen, J. 1999. Floral scent chemistry in Geonomid palms (Palmae: Geomeae) and its importance in maintaining reproductive isolation. *Memoirs of the New York Botanical*

Küchmeister H, Silberbauer-Gottsberger I, Gottsberger G (1997) Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Systematic and Evolution*. 206:71-97

Listabarth, C. 2001. Palm pollination by bees, beetles and flies: Why pollinator taxonomy does not matter. The case of *Hyospathe elegans* (Arecaceae, Arecoideae, Areceae, Euterpeinae). *Plant Species Biology* 16, 165–181

Morales, R. & J. Sarmiento. 1992. Contribución al estudio biología reproductiva de una especie de *Bactris* (Palmae) en un bosque de galería Depto. Beni, Bolivia. *Bull. inst.fr. études andines*

Noblick L, Lorenzi H. (2010) New *Syagrus* species from Brazil. *Palms* 54(1): 17-42.

Nunes H F (2010) Estudo fenológico e morfológico da Palmeira Guairoba (*Syagrus oleracea*) Mart. Becc. M. Sc. Thesis, Universidad Federal da Goiás UFG

Núñez LA, Bernal R, Knudsen JT (2005). Diurnal palm pollination by mystropine beetles: is it weather-related? *Plant Systematic and Evolution*. 254: 149–171.

Núñez L. A. 2007. Evaluación del aislamiento reproductivo entre tres especies simpátricas *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus minor* y *Euterpe precatoria* (Palmae:Arecoideae: Euterpeae) en un bosque de los Andes en Colombia. Tesis de Maestría, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Núñez LA, R. Rojas (2008) Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia* 30(1): 99–122.

Núñez, L.A & J. Carreño. 2008. Biología reproductiva y polinización de *Syagrus sancona* (Palmae) en la Orinoquia de Colombia. En Libro de resúmenes III Congreso Internacional de Ecosistemas Secos. Santa Marta.

Núñez LA, Carreño J (2013). Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. Pp.450. En: VII: Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela). Lasso, C. A., A. Rial y V. González (Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.

Olivares I, Galeano G (2013). Leaf and inflorescence production of the wine palm (*Attalea butyracea*) in the dry Magdalena River Valley, Colombia. *Caldasia* 35(1): 37-48

Padilha, O., G. Couturier & P. Beserra. 2003. Biología da polinização da Palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil *Acta Botânica Brasileira* 17(3): 343–353.

Pellmyr O (2002) Pollination by animals. En: Herrera CM, Pellmyr O, eds. Plant–animal interactions: an evolutionary approach. Oxford: Blackwell Science Publishing

Peter CI (2014) A pollinator shift explains floral divergence in an orchid species complex in South Africa. *Annals of botany* 113(2): 277-88

Quevedo AE. (2007) Fenología e sucesso reprodutivo de *Attalea geraensis* e *Syagrus petrea* (Arecaceae) na borda e interior de um fragmente de cerrado. M. Sc. Thesis, Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Rio Claro.

Raimundo KM (2009) Biología reprodutiva da Palmeira Licuri (*Syagrus coronata*) (Mart.) Becc. (Arecaceae) na Ecorregião do Raso da Catarina, Bahia. M. Sc. Thesis, Universidade Federal Rural de Pernambuco.

Ramalho M, Silva MD, Carvalho AL (2004) Dinâmica de uso das fontes de polen por *Melipona scutellaris* Latreile (Hymenoptera: Apidae) uma análise comparativa com *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) no domínio tropical atlântico. *Neotropical Entomology* 36(1): 38-45.

Runquist, R. D. B., & Moeller, D. A. (2013). Floral and mating system divergence in secondary sympatry: testing an alternative hypothesis to reinforcement in *Clarkia*. *Annals of botany* 218.

Rojas-Robles R, Stiles G (2009) Analysis of supra-anual cycle: Reproductive phenology of the palm *Oenocarpus bataua* in a forest of the Colombian Andes. *Journal of Tropical Ecology*, 25:41-51.

Scariot, A., E. Lleras & J. Hay. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in

Schmid R (1970). Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana* Palmae. *Príncipes* 14:3-9

Silberbauer-Gottsberger I. 1990. Pollination and evolution in palm. *Phyton* 30: 213-233

Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013

Stauffer FW, Rutishauser, R Endress PK (2002) Morphology and development of female flowers in *Geonoma interrupta* (Arecaceae). *American Journal of Botany* 89:220-229.

Thum AB, Costa EC (1998) Entomofauna visitante das inflorescências de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassm. (Palmae). *Revista das Faculdades de Zootecnia Veterinária e Agronomia*. 5(6): 43-47.

Voeks RA (2002). Reproductive ecology of the piassava palm *Attalea funifera* of Bahia

Brazil. Journal Tropical Ecology 18:121-136.

Waser N (1986). Flower constancy: definition, cause, and measurement. American Naturalist 127:593–603.

Waser N M, Chittka L, Price MV, Williams N, Ollerton J (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology 77:1043-1060.

Wilbert, J. 1976. *Manicaria saccifera* and its culture significance among the Warao Indians of Venezuela. Botanical Museum leaflets Harvard University Cambridge Massachusetts. 24 (10).

9. Las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) visitantes florales de palmas (Arecaceae) en Colombia, y su papel en la polinización

Autores: L. A Núñez, Javier Carreño

Preparado para: **Capítulo de libro Iniciativa colombiana de la polinización-Abejas Meliponini) visitantes florales de palmas (Arecaceae) en Colombia, y su papel en la polinización**

Stingless bees (Apidae: Meliponini) flowers visitors of palms (Arecaceae) in Colombia, and their role in pollination

RESUMEN

Se describe y evalúa el papel de las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) en la polinización de palmas (Arecaceae). Se recolectaron visitantes en 83 especies de palmas en Colombia, se seleccionaron las especies de abejas meliponinas y se cuantificó su abundancia, el comportamiento y la importancia relativa de cada especie de abeja como polinizador (IRP). Se encontraron 97 especies de abejas. Cada palma fue visitada por 1 a 15 especies de diferentes abejas, con abundancias entre 1 a 250 individuos por inflorescencia. La actividad de las abejas es diurna, principalmente se encontraron en fase masculina y en menor número e intensidad en fase femenina. Acceden a las inflorescencias por polen que las inflorescencias ofrecen en gran cantidad. Diferentes especies de abejas participaron como polinizadores principales en especies de palmas de los géneros *Geonoma*, *Prestoea*, *Sabal* y *Syagrus*, como polinizadoras secundarios en *Attalea*, *Astrocaryum*, *Euterpe* y *Mauritia* y sin ninguna participación como

polinizadoras en especies de *Aiphanes*, *Manicaria*, *Oenocarpus*, *Ceroxylon*. Aunque las abejas son insectos generalistas, la constante producción de inflorescencias aumenta la constancia y fidelidad de polinizadores, aumentando así el flujo de polen específico. Los resultados confirman y muestran la asociación de las abejas con las inflorescencias, pero la participación como polinizadores dependió de factores morfológicos, comportamentales y de rasgos que restringen su acceso a las flores. Con base en las especies que son polinizadores principales, se presenta un modelo general de polinización para palmas silvestres neotropicales y se discuten los rasgos que determinan el síndrome de polinización por abejas o melitofilia en palmas.

Palabras clave: Arecaceae, Meliponinae, polen, Polinización, síndromes de polinización

Key words: Arecaceae, Meliponinae, pollen, pollination, pollination syndrome

INTRODUCCIÓN

Las palmas son una de las más importantes y mejor conocidas familias de plantas (Galeano y Bernal, 2010; Bernal y Galeano, 2013), en términos económicos las especies de palmas representan uno de los grupos más útiles para el hombre, dada la gama amplia de productos que ofrecen (Balslev, 2011; Bernal *et al.*, 2011). Especies como *Cocos nucifera*, *Bactris gasipaes* y *Elaeis guineensis* son ejemplo del alto valor y el comercio global que pueden alcanzar las especies silvestres (Macias *et al.*, 2011).

La diversidad de Arecaceae se estima en 200 géneros y unas 1500 especies en todo el mundo, pero la mayor diversidad se encuentra en América con 550 especies en 67 géneros (Henderson *et al.* 1995). Colombia se destaca en América como el país más diverso y el segundo a nivel mundial, después de Malasia con 45 géneros y 248 especies (Galeano y Bernal, 2010; Bernal y Galeano, 2013). La familia está dividida en cinco subfamilias: Calamoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae, Arecoideae y Nypoidae (Dransfield *et al.*, 2008), cuatro de ellas con representación de especies en Colombia (Galeano y Bernal, 2010).

La polinización de las palmas tropicales es realizada principalmente por insectos (Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberger, 1990; Barfod *et al.*, 2011), los cuales son atraídos en gran número y diversidad a las inflorescencias en busca de alimento, principalmente polen, encuentro con parejas, sitios para ovipositar y desarrollar su ciclo

de vida en diferentes partes de las estructuras reproductivas (Bernal y Ervik, 1996; Núñez y Rojas, 2008).

La alta diversidad de visitantes florales en palmas ha generado varias posibilidades en cuanto a los tipos de polinización, pero tres de ellos son los más reportados, polinización por coleópteros o cantarófila, por abejas o melitófila y polinización por moscas o miófila (Henderson, 1986). En la más reciente revisión sobre polinización en palmas Barfod *et al.*, (2011) reportan que 29% de las especies estudiadas son polinizadas por coleópteros, el 26% por abejas y el 8% por moscas.

Aunque en estudios previos sobre polinización de palmas neotropicales se registran con frecuencia diferentes especies de abejas entre sus visitantes florales (Henderson, 1986; Silberbauer-Gottsberger, 1990; Barfod *et al.*, 2011), su participación como polinizadores de especies de palmas aún no es clara. Algunos estudios sugirieron una participación activa como polinizadores por ejemplo en *Geonoma interrupta* (Listabarth, 1993), *Prestoea decurrens* (Ervik y Bernal, 1996), *Sabal mauritiiformis* (Brieva y Núñez, 2010), *Butia paraguayensis* (Silberbauer-Gottsberger *et al.*, 2013) y *Syagrus orinocensis* (Núñez, 2014). Sin embargo, otros estudios plantean una participación limitada en la polinización (Listabarth, 1992; Barfod *et al.*, 2011, Núñez y Carreño, 2013) y otros descartaron la participación eficiente de este grupo de insectos como polinizadores de palmas (Bernal y Ervik 1996; Núñez y Rojas, 2008). Estas posiciones contrastantes sobre el papel de especies de las especies de abejas como polinizadores de palmas hace necesario una revisión crítica más detallada, que involucre un análisis cualitativo y cuantitativo de la participación de las especies de abejas que visitan flores de palmas.

Por todo lo anterior, la presente investigación pretendió llenar este vacío, mediante el registro y la evaluación de la composición, la eficiencia y el grado de asociación a un nivel multiespecífico de las especies de abejas (Apidae: Meliponini) que visitan las inflorescencias de palmas en Colombia. Los interrogantes planteados fueron los siguientes: ¿qué linajes de palmas son visitados por especies de abejas?, ¿todas las especies de abejas participan de manera eficiente en la polinización de palmas neotropicales?, ¿cuáles especies de abejas han sido registradas en inflorescencias de

palmas en otros países? y ¿en palmas silvestres cuales características determinan el síndrome de polinización por abejas?

MATERIALES Y MÉTODOS

Fase de campo. El esquema de trabajo de campo tuvo dos enfoques. 1. Un muestreo intensivo en donde de manera continua y entre el 2009 y 2013 se realizó el seguimiento de todos los visitantes florales incluidas las especies de abejas de estudios sobre la ecología de la polinización en especies como: *Attalea butyracea*, *A. insignis*, *A. maripa*, *Bactris major*, *Oenocarpus bataua*, *O. minor*, *Socratea exorrhiza*, *Syagrus sancona*, *S. orinocensis* y *Wettinia praemorsa* en la Orinoquia Colombiana; *Geonoma cuneata*, *Euterpe precatoria*, *Welfia regia*, y *Wettinia aequalis* en la Costa del pacífico colombiano, *Bactris guineensis*, *Chryosophila kalbreyeri* y *Sabal mauritiformis* en la Costa Caribe colombiana y en *Attalea nucifera*, *Ceroxylon sasaimae*, *Prostoea acuminata* en bosques de los Andes en Colombia (Núñez, 2014).

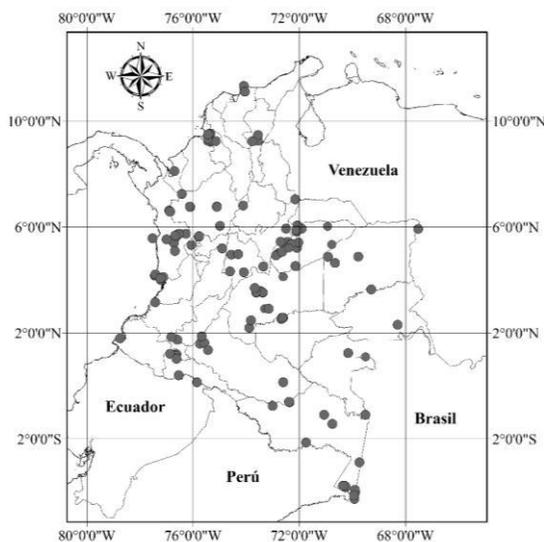


Figura 1. Ubicación de las zonas de muestreo. Cada punto representa una localidad donde se han colectado visitantes para evaluar presencia de especies de abejas

2. Un muestreo más general, en donde de manera rápida y con salidas de 5 a 10 días se visitaron poblaciones de palmas silvestres en al menos 60 localidades de Colombia (Figura 1), y dependiendo de palmas con inflorescencias activas se contaron las abejas y se colectaron todos los visitantes de una a tres inflorescencias, se realizaron observaciones de los insectos en la inflorescencias y para evaluar cargas polínicas se

colectaron individualmente diferentes especies de insectos que visitaron las flores en fase femenina.

Colecta de visitantes. Las colectas de visitantes florales se realizaron accediendo directamente a las inflorescencias, a las más altas se llegaron utilizando escaleras y equipo de ascenso. Se contaron las abejas que sobrevolaban la inflorescencia y luego cada inflorescencia fue embolsada y mediante sacudidas se recolectaron todos los visitantes que llegaron a las inflorescencias. Para cada especie de palma se registró, la región de colecta, el sexo y el estado de la fase reproductiva en cada inflorescencia; para las especies de abejas se registró la abundancia en fase masculina y femenina de las palmas monoicas, en los machos y hembras en el caso de las palmas dioicas.

Fase de laboratorio. Se separaron todos las especies de abejas meliponinas del resto de los insectos capturados, utilizando un estereoscopio Leica Zoom 2000 y a partir de rasgos morfológicos se separaron las morfoespecies de abejas. De cada morfoespecie seleccionada se tomaron 5 individuos, se montaron en seco y se catalogaron e identificaron. Para la identificación se siguió la clasificación de Camargo & Pedro (1992) y Rasmussen & Camargo (2008). La identificación taxonómica se efectuó hasta el nivel de especie cuando fue posible, siguiendo las claves propuestas por Nates-Parra (1996), Camargo y Moure (1996; 1994), Pedro y Camargo (2003), Nates-Parra (2005), Albuquerque y Camargo (2007) y Michener (2007). La mayoría de las especies fueron confirmadas por especialistas, otras contrastadas con la colección de referencia de estudios previos de polinización de especies de palmas (Bernal y Ervik, 1996; Ervik, 1996; Núñez *et al.*, 2005; Núñez y Rojas 2008; Copete *et al.* 2011)

Una muestra de las diferentes especies encontradas, se almacenaron en frascos de vidrio con alcohol 96%, con su respectiva etiqueta y código diferenciable. Se generó una colección de referencia almacenado todas las especies en líquido y depositó en la colección de entomología del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional, Bogotá (ICN-MHN), otra se hace parte de las colecciones personales del primer autor.

Riqueza. Para tener una aproximación del número de especies de abejas asociadas a las inflorescencias de palmas, la riqueza se cuantificó a partir de una curva de acumulación de especies utilizando EstimateS versión 8 (Colwell, 2006) y a partir de colectas de insectos realizadas en 81 especies de palmas en 60 localidades de Colombia (Figura 1). Se evaluó la

curva con estimadores no paramétricos Sobs, Unique, Jackknife 1 y Bootstrap (Villareal *et al.*, 2006).

Abundancias. La abundancia relativa de cada especie de las especies de abejas se calculó como las sumas de las abundancias parciales de tres colectas realizadas durante los tres primeros días de anthesis de cada inflorescencia en el muestreo intensivo y del número de individuos encontrado en cada colecta en el muestreo rápido. Adicionalmente, se determinó la variación temporal (durante 12 meses) de la visita, a partir de la evaluación de las abundancias en seis especies de abejas asociadas a cinco especies diferentes especies de palmas de Colombiana. *Nannotrigona mellaria* y *Oxytrigona daemoniaca* asociadas a *Sabal mauritiformis*, *Noguerapis mirandula* asociada a *Wettinia quinaria*, *Paratrigona eutaenianata* asociada a *Ceroxylon sasaimae*, y *Plebeia minima* asociada a *Prestoea decurrens*. Para ello, cada mes y a lo largo de un año (2011), se contaron y colectaron las especies de abejas en tres inflorescencias de cada especie y se determinó la abundancia relativa.

Comportamiento. El comportamiento se basó en las observaciones resultado del seguimiento a las palmas *Attalea butyracea*, *A. insignis*, *A. maripa*, *Bactris major*, *Oenocarpus bataua*, *Socratea exorrhiza* y *S. orinocensis* en la Orinoquia Colombiana; *Geonoma cuneata*, *Euterpe precatoria*, *Welfia regia*, y *Wettinia aequalis* en la Costa del pacífico colombiano, *Bactris guineensis*, *Chrysophila kalbreyeri* y *Sabal mauritiformis* en la Costa Caribe colombiana y en *Attalea nucifera*, *Ceroxylon sasaimae*, *Prostoea acuminata* en bosques de los Andes en Colombia (Núñez, 2014), debido a que fueron las palmas con mayor actividad y constancia en la visita de especies de abejas. Las observaciones se realizaron en inflorescencias de individuos distintos de cada palma y durante todo ciclo reproductivo de cada inflorescencia y con intervalos de 6 horas. Se tuvo en cuenta la hora de llegada y salida de los insectos, la actividad dentro de la inflorescencia.

Asociación. El grado de asociación entre especies de abejas y palmas se analizó a partir de una red compleja. La red permite conocer la fuerza de la asociación a partir del número de enlaces (Guimarães *et al.* 2007). Construimos una matriz cualitativa ($P \times A_m$, $P \times A_f$) entre las palmas (P) y las especies de abejas que las visitaron (A), para la fase masculina (A_m) y la fase femenina (A_f). En las matrices, la interacción se representa con 1 cuando ocurre y 0 cuando es ausente. Para cada matriz calculamos los principales

parámetros cualitativos y cuantitativos de la red (estructura de la red, ensamblaje, grado de anidamiento, conectancia, grado de asociación) que nos permiten entender la asociación. Los parámetros fueron calculados con las librerías Bipartite, Vegan y Network (Dormann *et al.* 2008) con software R (ver. 2.11.1, R Development CoreTeam 2010).

Valor de importancia como polinizadores. Se cuantificó el papel en la polinización en once especies de abejas asociados a las palmas *Attalea butyracea*, *A. insignis*, *Oenocarpus bataua*, *O. minor*, *Socratea exorrhiza*, *Syagrus sancona*, *S. orinocensis* y *Wettinia praemorsa* en la Orinoquia Colombiana; *Welfia regia*, y *Wettinia aequalis* en la Costa del pacífico colombiano, *Chryosophila kalbreyeri* y *Sabal mauritiformis* en la Costa Caribe colombiana y en, *Ceroxylon sasaimae* y *Prostoea acuminata* en bosques de los Andes en Colombia (Núñez, 2014). debido a que estas palmas fueron las especies que recibieron mayor número de visitas en fases masculina y femenina. La importancia se cuantificó a partir del cálculo del índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa como polinizador (IRP) asociados a palmas propuesto por Núñez & Rojas (2008). El índice relaciona capacidad de transporte de polen desde la flor masculina (CTP), la eficiencia en el transporte de polen a las flores femeninas (ETP), la abundancia (A) de visita a flores femeninas y la fidelidad (F). Para determinar el CTP y ETP se capturaron individualmente 10 insectos de cada especie de escarabajo y se preservaron en alcohol al 70 %. En el laboratorio con la técnica de Núñez *et al.*, (2005) se procedió a la separación y conteo de las cargas de polen presente en los cuerpos de los insectos. La fidelidad se calculó a partir de la fórmula $F = 1/n$, donde n= número de especies de palmas visitadas.

Clasificación del tipo de interacción Palma-abejas: Con base en los resultados de asociación, comportamiento y polinización se categorizaron todas las especies de abejas de acuerdo a cuatro categorías que relacionan costo beneficio de las interacciones biológicas según (Kearns y Inouye, 1993): Mutualismo positivo (+/+): Cuando existe una dependencia de la palma por el insecto y este participa de forma efectiva en la polinización. Mutualismo facultativa: (0/+) cuando la especie de abeja es un visitante ocasional de varias palmas y ocasional polinizador, poco efectivo. Antagonismo facultativo: (-/-) cuando la abeja es un visitante ocasional de la fase masculina. Llega en grandes cantidades colectan polen pero no participa en la polinización. Relación Neutra (?/?). Abejas que visitan de manera

esporádica, con bajas abundancias, No participa en polinización pero tampoco afecta la palma

RESULTADOS

Composición. Se realizaron 319 registros de visitantes florales provenientes de al menos 60 localidades en toda Colombia, en ellos se colectaron 6523 individuos, correspondientes a 97 especies de abejas (morfoespecies incluidas) de 13 géneros (Figura 2A) y asociadas a 81 especies de palmas (Tabla 1), es decir encontramos al menos una especie de abejas asociada a las inflorescencias del 100% de las especies de palmas muestreadas.

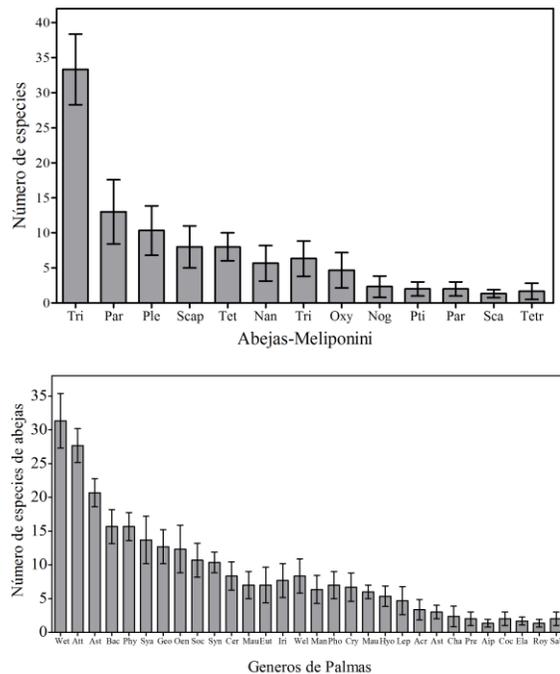


Figura 2. Riqueza de los abejas asociados a las palmas de Colombia. A. Número de especies de abejas por géneros de abejas, B. Número de especies de abejas por género de palmas presentes en Colombia

Tabla 1. Especies de abejas (Apidae: Meliponini) visitantes de inflorescencias de palmas en Colombia. Símbolos indicados como: Reg= Región geográfica de Colombia donde fue encontrado: And= región Andina, Ama: Región Amazónica, Ori: región Orinoquia, Pac:

región Pacífica. Rec= recurso aprovechado, p= polen y N= Néctar. Pol= polen en cuerpo de insecto. Int= Tipo de interacción

No.	Especie de Abeja	Especie de Palma	Reg	Pol	Rec	Int
1	<i>Nannotrigona melanocera</i>	<i>Attalea insignis</i>	Ori	No	P	+/0
		<i>Iriartea deltoidea</i>	Amz Ori	Si	P	?/?
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Roystonea oleracea</i>	Ori	Si	P, N	?/?
		<i>Wettinia praemorsa</i>	Ori	No	P	+/0
		<i>Syagrus sancona</i>	Ori	No	P	+/0
		<i>Attalea maripa</i>	Ori	No	P	+/0
		<i>Euterpe precatória</i>	Ori, Pas Amz	Si	P, N	+/0
		<i>Attalea butyracea</i>	Ori	No	P	+/0
2	<i>Nannotrigona mellaria</i>	<i>Sabal mauritiiformis</i>	Car	Si	P, N	+/0
		<i>Bactris guineensis</i>	Pas	No	P	+/0
		<i>Cryosophila kalbreyeri</i>	Pas	No	P	+/0
		<i>Bactris pilosa</i>	Pas	No	P	+/0
		<i>Prestoea ensiformis</i>	And	Si	P	+/0
3	<i>Nannotrigona</i> sp.1	<i>Attalea butyracea</i>	Ori	No	P	+/0
		<i>Attalea insignis</i>	Ori	No	P	+/0
4	<i>Nanotrigona</i> sp.2	<i>Bactris corossilla</i>	Pas	No	P	+/0
5	<i>Nannotrigona</i> sp.3	<i>Geonoma undata</i>	And	No	P	+/0
6	<i>Nogueirapis buttel</i>	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	+/0
		<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Amz	No	P	+/0
		<i>Socratea hecatonandra</i>	Amz	Si	P	+/0
7	<i>Noguerapis mirandula</i>	<i>Attalea allenii</i>	Pas	Si	P	+/0
		<i>Attalea cuatrecasana</i>	Pas	No	P	+/0
		<i>Manicaria saccifera</i>	Amz	No	P	+/0
		<i>Mauritiella armata</i>	Amz Ori	No	P	+/0
		<i>Prestoea decurrens</i>	Pas	Si	P	+/0
		<i>Pholidostachys dactyloides</i>	Pas	No	P	+/0

		<i>Synechanthus warscewiczianus</i>	Pas	Si	P	+/0
		<i>Welfia regia</i>	Pas	Si	P, N	+/0
		<i>Wettinia aqualis</i>	Pas	No	P	+/0
		<i>Wettinia maynensis</i>	Amz	No	P	+/0
8	<i>Oxytrigona daemoniaca</i>	<i>Bactris guineensis</i>	Pas	No	P	+/0
		<i>Cryosophila kalbreyeri</i>	Pas	No	P	+/0
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Amz Ori Pas	No	P	+/0
		<i>Sabal mauritiiformis</i>	Car	Si	P, N	+/0
9	<i>Oxytrigona tataira</i>	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz Pas	No	P	+/0
		<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Amz	No	P	+/0
10	<i>Paratrigona eutaeniata</i>	<i>Ceroxylon alpinum</i>	And	No	P	+/0
		<i>Ceroxylon sasaimae</i>	And	No	P	+/0
		<i>Geonoma orbignyana</i>	And	No	P	+/0
		<i>Geonoma undata</i>	And	No	P	+/0
		<i>Prestoea acuminata</i>	And	Si	P	+/0
		<i>Wettinia fascicularis</i>	And	No	P	+/0
		<i>Wettinia kalbreyeri</i>	And	No	P	+/0
11	<i>Partamona aequitoriana</i>	<i>Astrocaryum standleyanum</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Socratea exorrhiza</i>	Ori	Si	P	+/+
		<i>Synechanthus warscewiczianus</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Wettinia quinaria</i>	Pas	No	P	+/0
12	<i>Partamona auripennis</i>	<i>Roystonea oleracea</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Wettinia praemorsa</i>	Ori	No	P	+/0
13	<i>Partamona cupera</i>	<i>Astrocaryum standleyanum</i>	Pas	Si	P	+/+
14	<i>Partamona epiphytophila</i>	<i>Astrocaryum standleyanum</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Attalea allenii</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Attalea cuatrecasana</i>	Pas	No	P	+/0
		<i>Manicaria saccifera</i>	Amz	No	P	+/0
		<i>Wettinia quinaria</i>	Pas	No	P	+/0
15	<i>Partamona peckolti</i>	<i>Cocos nucifera</i>	Ori	Si	P	+/+

		<i>Euterpe precatoria</i>	Ori, Pas, Amz	Si	P, N	+/+
		<i>Iriartea deltoidea</i>	Amz, Ori	Si	P	+/+
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Syagrus sancona</i>	Ori	No	P	+/0
16	<i>Partamona testacea</i>	<i>Attalea amygdalina</i>	Pas	No	P	+/0
		<i>Attalea cohune</i>	And	No	P	+/0
		<i>Attalea nucifera</i>	And	No	P	+/0
17	<i>Partamona</i> sp.1	<i>Attalea maripa</i>	Ori	No	P	+/0
		<i>Euterpe precatoria</i>	Ori, Pas, Amz	Si	P, N	+/+
		<i>Iriartea deltoidea</i>	Amz Ori	Si	P	+/+
		<i>Mauritia flexuosa</i>	Amz Ori	No	P, N	+/0
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Amz Ori Pas	No	P	+/0
		<i>Oenocarpus minor</i>	P	No	P	+/0
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Syagrus sancona</i>	Ori	No	P	+/0
18	<i>Partamona</i> sp.2	<i>Attalea butyracea</i>	Ori	No	P	+/0
		<i>Hyospathe elegans</i>	Amz Pas	Si	P, N	+/+
		<i>Oenocarpus minor</i>	Amz Ori Pas	No	P	+/0
		<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	+/0
		<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Amz	No	P	+/0
19	<i>Partamona</i> sp.3	<i>Astrocaryum ferrugineum</i>	Amz	No	P	+/0
		<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	Amz Ori	No	P	+/0
		<i>Astrocaryum jauari</i>	P	Si	P	+/+
		<i>Attalea nucifera</i>	And	No	P	+/0
20	<i>Partamona</i> sp.4	<i>Astrocaryum chambira</i>	Amz Ori	Si	P	+/+
		<i>Attalea cohune</i>	And	No	P	0/+

		<i>Attalea microcarpa</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Geonoma calyptrogynoidea</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Geonoma laxiflora</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Lepidocaryum tenue</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Wettinia drudei</i>	Amz	No	P	0/+
21	<i>Partamona</i> sp.5	<i>Attalea phalerata</i>	Amz	No	P	0/+
22	<i>Partamona</i> sp.6	<i>Chamaedorea linearis</i>	And	No	P	0/+
23	<i>Plebeia</i> aff. <i>minima</i>	<i>Mauritiella armata</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Prestoea decurrens</i>	Pas	Si	P	+/+
24	<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	<i>Attalea butyracea</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Attalea maripa</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Mauritia flexuosa</i>	Amz, Ori	No	P, N	0/+
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Amz, Ori, Pas	No	P	0/+
25	<i>Plebeia latitarsis</i>	<i>Attalea allenii</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Attalea cuatrecasana</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Manicaria saccifera</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Mauritiella armata</i>	Amz Ori	No	P	0/+
		<i>Prestoea decurrens</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Wettinia quinaria</i>	Pas	No	P	0/+
26	<i>Plebeia</i> sp.1	<i>Astrocaryum ferrugineum</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	Amz Ori	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum jauari</i>	Amz Ori	Si	P	+/+
		<i>Attalea maripa</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Attalea microcarpa</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Bactris corossilla</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris major</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Bactris maraja</i>	Amz Ori	No	P	0/+
		<i>Geonoma laxiflora</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Hyospathe elegans</i>	Amz Pas	Si	P, N	+/+
		<i>Lepidocaryum tenue</i>	Amz	No	P	0/+
<i>Mauritia flexuosa</i>	Amz Ori	No	P, N	0/+		

		<i>Oenocarpus bacaba</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus balickii</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Amz Ori Pas	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus minor</i>	Amz Ori Pas	No	P	0/+
		<i>Wettinia drudei</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Wettinia maynensis</i>	Amz	No	P	0/+
27	<i>Plebeia</i> sp.2	<i>Attalea microcarpa</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Geonoma laxiflora</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Hyospathe elegans</i>	Amz, Pas	Si	P, N	+/+
		<i>Lepidocaryum tenue</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Mauritia flexuosa</i>	Amz Ori	No	P, N	0/+
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Amz, Ori Pas	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus minor</i>	Amz Ori, Pas	No	P	0/+
		<i>Wettinia drudei</i>	Amz	No	P	0/+
28	<i>Plebeia</i> sp.4	<i>Mauritia flexuosa</i>	Amz Ori	No	P, N	0/+
29	<i>Plebeia</i> sp.5	<i>Bactris coloradonis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris hirta</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Bactris hondurensis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris gasipaes</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Bactris simplisifrons</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Geonoma cuneata</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Geonoma interrupta</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Geonoma stricta</i>	Amz	No	P	0/+
30	<i>Plebeia</i> sp.6	<i>Asterogyne martiana</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum ferrugineum</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum jauari</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Wettinia maynensis</i>	Amz	No	P	0/+
31	<i>Plebeia</i> sp.7	<i>Wettinia maynensis</i>	Amz	No	P	0/+

32	<i>Plebeia</i> sp.8	0/+	0/+	No	P	0/+
33	<i>Ptilotrigona lurida</i>	<i>Acrocomia aculeata</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Wettinia quinaria</i>	Pas	No	P	0/+
34	<i>Scaptotrigona pectoralis</i>	<i>Astrocaryum jauari</i>	Amz, Ori	Si	P	+/+
35	<i>Scaptotrigona</i> ref. <i>epistomalis</i>	<i>Bactris corossilla</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris major</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Bactris maraja</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Iriartea deltoidea</i>	Amz, Ori	Si	P	+/+
36	<i>Scaptotrigona</i> sp.1	<i>Attalea insignis</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon quindiuense</i>	And	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon sasaimae</i>	And	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Amz, Ori, Pas	No	P	0/+
		<i>Prestoea ensiformis</i>	And	Si	P	+/+
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Syagrus sancona</i>	Ori	No	P	0/+
37	<i>Scaptotrigona</i> sp.2	<i>Bactris pilosa</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Cryosophila kalbreyeri</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Sabal mauritiiformis</i>	Car	Si	P, N	+/+
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Syagrus sancona</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Wettinia drudei</i>	Amz	No	P	0/+
38	<i>Scaptotrigona</i> sp.3	<i>Bactris corossilla</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris major</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Bactris maraja</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
39	<i>Scaptotrigona</i> sp.4	<i>Wettinia praemorsa</i>	Ori	No	P	0/+
40	<i>Scaptotrigona</i> sp.5	<i>Acrocomia aculeata</i>	Ori	No	P	0/+
41	<i>Scaptotrigona</i> sp.6	<i>Bactris guineensis</i>	Pas	No	P	0/+
42	<i>Tetragona dissecta</i>	<i>Euterpe precatoria</i>	Ori, Pas, Amz	Si	P, N	+/+
		<i>Iriartea deltoidea</i>	Amz, Ori	Si	P	+/+
43	<i>Tetragona</i> sp.1	<i>Astrocaryum malybo</i>	Pas	No	P	0/+
44	<i>Tetragona</i> sp.2	<i>Astrocaryum chambira</i>	Amz, Ori	Si	P	+/+

45	<i>Tetragona</i> sp.3	<i>Attalea microcarpa</i>	Amz	No	P	0/+
46	<i>Tetragona</i> sp.4	<i>Astrocaryum ferrugineum</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum jauari</i>	Amz, Ori	Si	P	+/+
47	<i>Tetragona</i> sp.5	<i>Hyospathe elegans</i>	Amz, Pas	Si	P, N	+/+
		<i>Wettinia drudei</i>	Amz	No	P	0/+
48	<i>Tetragona</i> sp.6	<i>Wettinia drudei</i>	Amz	No	P	0/+
49	<i>Trigona (Tetragona) perangulata</i>	<i>Astrocaryum malybo</i>	Pas	No	P	0/+
50	<i>Trigona (Tetragonisca) angostula</i>	<i>Euterpe precatória</i>	Ori, Pas, Amz	Si	P, N	+/+
		<i>Iriarteia deltoidea</i>	Amz, Ori	Si	P	+/+
		<i>Roystonea oleracea</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Syagrus sancona</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Wettinia praemorsa</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum malybo</i>	Pas	No	P	0/+
51	<i>Trigona (Trigona) amalthea</i>	<i>Attalea amygdalina</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Asterogyne martiana</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Attalea butyracea</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Attalea insignis</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Attalea maripa</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Bactris coloradonis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris corossilla</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris hirta</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Bactris hondurensis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris gasipaes</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Bactris major</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Bactris maraja</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Euterpe precatória</i>	Ori, Pas, Amz	Si	P, N	+/+
		<i>Geonoma cuneata</i>	Pas	No	P	0/+
<i>Geonoma interrupta</i>	Pas	No	P	0/+		

		<i>Geonoma stricta</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Iriartea deltoidea</i>	Amz, Ori	Si	P	+/+
		<i>Mauritia flexuosa</i>	Amz, Ori	No	P, N	0/+
		<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Roystonea oleracea</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Socratea exorrhiza</i>	Ori	Si	P	+/+
		<i>Socratea hecatonandra</i>	Amz	Si	P	+/+
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Syagrus sancona</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Wettinia maynensis</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Wettinia praemorsa</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Acrocomia aculeata</i>	Ori	No	P	0/+
52	<i>Trigona aff. corvina</i>	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Socratea hecatonandra</i>	Amz	Si	P	+/+
53	<i>Trigona branneri</i>	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Socratea hecatonandra</i>	Amz	Si	P	+/+
		<i>Synechanthus warscewiczianus</i>	Pas	Si	P	+/+
54	<i>Trigona chanchamayoensis</i>	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
55	<i>Trigona cilipes</i>	<i>Aiphanes horrida</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Euterpe precatoria</i>	Ori, Pas, Amz	Si	P, N	+/+
		<i>Wettinia praemorsa</i>	Ori	No	P	0/+
56	<i>Trigona ferricauda</i>	<i>Attalea allenii</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Attalea cuatrecasana</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Manicaria saccifera</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Pholidostachys dactyloides</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Socratea hecatonandra</i>	Amz	Si	P	+/+
		<i>Welfia regia</i>	Pas	Si	P, N	+/+

		<i>Wettinia aqualis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Wettinia quinaria</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Wettinia radiata</i>	Pas	No	P	0/+
57	<i>Trigona fulviventris</i>	<i>Wettinia aqualis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Wettinia radiata</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Asterogyne martiana</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum malybo</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Attalea allenii</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Attalea amygdalina</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Attalea cohune</i>	And	No	P	0/+
		<i>Attalea cuatrecasana</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Attalea nucifera</i>	And	No	P	0/+
		<i>Bactris coloradonis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris guineensis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris hirta</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Bactris hondurensis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris gasipaes</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Bactris pilosa</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon quindiuense</i>	And	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon sasaimae</i>	And	No	P	0/+
		<i>Cocos nucifera</i>	Ori	Si	P	+/+
		<i>Cryosophila kalbreyeri</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Geonoma cuneata</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Geonoma interrupta</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Geonoma stricta</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Manicaria saccifera</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Prestoea ensiformis</i>	And	Si	P	+/+
		<i>Pholidostachys dactyloides</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Sabal mauritiiformis</i>	Car	Si	P, N	+/+
		<i>Socratea hecatonandra</i>	Amz	Si	P	+/+
		<i>Welfia regia</i>	Pas	Si	P, N	+/+
58	<i>Trigona fuscipennis</i>	<i>Wettinia quinaria</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Attalea butyracea</i>	Ori	No	P	0/+

		<i>Attalea maripa</i>	Ori	No	P	0/+
59	<i>Trigona handlirsch</i>	<i>Ceroxylon alpinum</i>	And	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon sasaimae</i>	And	No	P	0/+
		<i>Geonoma orbignyana</i>	And	No	P	0/+
		<i>Geonoma undata</i>	And	No	P	0/+
		<i>Prestoea acuminata</i>	And	Si	P	+/+
		<i>Wettinia fascicularis</i>	And	No	P	0/+
		<i>Wettinia kalbreyeri</i>	And	No	P	0/+
60	<i>Trigona hyalinata</i>	<i>Cocos nucifera</i>	Ori	Si	P	+/+
61	<i>Trigona nigerrima</i>	<i>Astrocaryum malybo</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Socratea hecatonandra</i>	Amz	Si	P	+/+
62	<i>Trigona pallens</i>	<i>Astrocaryum chambira</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
63	<i>Trigona recursa</i>	<i>Attalea cohune</i>	And	No	P	0/+
		<i>Attalea nucifera</i>	And	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon alpinum</i>	And	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon quindiuense</i>	And	No	P	0/+
		<i>Geonoma orbignyana</i>	And	No	P	0/+
		<i>Geonoma undata</i>	And	No	P	0/+
		<i>Prestoea acuminata</i>	And	Si	P	+/+
		<i>Wettinia fascicularis</i>	And	No	P	0/+
		<i>Wettinia kalbreyeri</i>	And	No	P	0/+
64	<i>Trigona rufescens</i>	<i>Bactris gasipaes</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
65	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Attalea allenii</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Attalea cuatrecasana</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Manicaria saccifera</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Pholidostachys dactyloides</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Socratea exorrhiza</i>	Ori	Si	P	+/+
		<i>Welfia regia</i>	Pas	Si	P, N	+/+
		<i>Wettinia aqualis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Wettinia maynensis</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Wettinia quinaria</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Wettinia radiata</i>	Pas	No	P	0/+
66	<i>Trigona spinipes</i>	<i>Euterpe precatoria</i>	Ori, Pas,	Si	P, N	+/+

			Amz			
		<i>Iriartea deltoidea</i>	Amz, Ori	Si	P	+/+
		<i>Mauritiella armata</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Prestoea decurrens</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Syagrus sancona</i>	Ori	No	P	0/+
67	<i>Trigona subgrisea</i>	<i>Astrocaryum malybo</i>	Pas	No	P	0/+
68	<i>Trigona trigona pallens</i>	<i>Attalea allenii</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Attalea cuatrecasana</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Manicaria saccifera</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Mauritiella armata</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Prestoea decurrens</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Pholidostachys dactyloides</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Welfia regia</i>	Pas	Si	P, N	+/+
		<i>Wettinia aqualis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Wettinia quinaria</i>	Pas	No	P	0/+
69	<i>Trigona williana</i>	<i>Astrocaryum ferrugineum</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Astrocaryum jauari</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Attalea microcarpa</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Geonoma calyptrogynoidea</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Geonoma laxiflora</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Hyospathe elegans</i>	Amz, Pas	Si	P, N	+/+
		<i>Lepidocaryum tenue</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Mauritiella armata</i>	Amz, Ori	No	P	0/+
		<i>Prestoea decurrens</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Socratea hecatonandra</i>	Amz	Si	P	+/+
<i>Wettinia drudei</i>	Amz	No	P	0/+		

70	<i>Trigona</i> sp.1	<i>Pholidostachys dactyloides</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
71	<i>Trigona</i> sp.2	<i>Attalea butyracea</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Attalea insignis</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Attalea maripa</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Amz	No	P	0/+
72	<i>Trigona</i> sp.3	<i>Astrocaryum chambira</i>	Amz, Ori	Si	P	+/+
73	<i>Trigona</i> sp.4	<i>Ceroxylon sasaimae</i>	And	No	P	0/+
		<i>Prestoea carderi</i>	And	Si	P	+/+
74	<i>Trigona</i> sp.5	<i>Bactris guineensis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon quindiuense</i>	And	No	P	0/+
		<i>Elaeis oleifera</i>	Ori	No	P	0/+
75	<i>Trigona</i> sp.6	<i>Ceroxylon parvifrons</i>	And	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon vogelianum</i>	And	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon ventricosum</i>	And	No	P	0/+
76	<i>Trigona</i> sp.7	<i>Chamaedorea linearis</i>	And	No	P	0/+
77	<i>Trigona</i> sp.8	<i>Mauritia flexuosa</i>	Amz, Ori	No	P, N	0/+
		<i>Pholidostachys dactyloides</i>	Pas	No	P	0/+
78	<i>Trigona</i> sp.9	<i>Attalea phalerata</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Geonoma orbignyana</i>	And	No	P	0/+
		<i>Geonoma undata</i>	And	No	P	0/+
		<i>Prestoea acuminata</i>	And	Si	P	+/+
		<i>Wettinia fascicularis</i>	And	No	P	0/+
		<i>Wettinia kalbreyeri</i>	And	No	P	0/+
79	<i>Trigona</i> sp.10	<i>Bactris simplisifrons</i>	Amz	No	P	0/+
80	<i>Trigona</i> sp.11	<i>Prestoea carderi</i>	And	Si	P	+/+
81	<i>Trigonisca dobzhanskyi</i>	<i>Attalea maripa</i>	Ori	No	P	0/+
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
82	<i>Trigonisca</i> sp.1	<i>Mauritia flexuosa</i>	Amz, Ori	No	P, N	0/+
		<i>Oenocarpus bacaba</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus balickii</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus minor</i>	Amz, Ori, Pas	No	P	0/+

		<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
		<i>Synechanthus warscewiczianus</i>	Pas	Si	P	+/+
83	<i>Trigonisca</i> sp.2	<i>Oenocarpus bacaba</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Amz, Ori, Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Welfia regia</i>	Pas	Si	P, N	+/+
		<i>Wettinia aqualis</i>	Pas	No	P	0/+
84	<i>Trigonisca</i> sp.3	<i>Ceroxylon sasaimae</i>	And	No	P	0/+
		<i>Ceroxylon quindiuense</i>	And	No	P	0/+
85	<i>Trigonisca</i> sp.4	<i>Bactris guineensis</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Bactris pilosa</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Cryosophila kalbreyeri</i>	Pas	No	P	0/+
86	<i>Trigona</i> sp.5	<i>Bactris pilosa</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Cryosophila kalbreyeri</i>	Pas	No	P	0/+
		<i>Prestoea ensiformis</i>	And	Si	P	+/+
		<i>Sabal mauritiiformis</i>	Car	Si	P, N	+/+
87	<i>Trigonisca</i> sp. nov.	<i>Synechanthus warscewiczianus</i>	Pas	Si	P	+/+
88	<i>Trigona</i> sp. nov.	<i>Astrocaryum standleyanum</i>	Pas	Si	P	+/+
		<i>Synechanthus warscewiczianus</i>	Pas	Si	P	+/+
89	<i>Nannotrigona</i> sp.4	<i>Geonoma orbignyana</i>	And	No	P	0/+
		<i>Prestoea acuminata</i>	And	Si	P	+/+
		<i>Wettinia fascicularis</i>	And	No	P	0/+
		<i>Wettinia kalbreyeri</i>	And	No	P	0/+
90	<i>Oxytrigona mellicolor</i>	<i>Mauritia flexuosa</i>	Amz, Ori	No	P, N	0/+
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Amz, Ori, Pas	No	P	0/+
91	<i>Oxytrigona</i> sp.1	<i>Oenocarpus bacaba</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus balickii</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Amz, Ori,	No	P	0/+

			Pas			
92	<i>Plebeia</i> sp.3	<i>Oenocarpus bacaba</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus balickii</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Amz, Ori, Pas	No	P	0/+
		<i>Oenocarpus minor</i>	Amz, Ori, Pas	No	P	0/+
93	<i>Melipona fasciata</i>	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Amz, Pas	No	P	0/+
		<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Amz	No	P	0/+
		<i>Socratea hecatonandra</i>	Amz	Si	P	+/+
94	<i>Plebeia (Scaura)</i>	<i>Syagrus orinocensis</i>	Ori	Si	P, N	+/+
95	<i>Tetragona dorsalis</i>	<i>Synechanthus warscewiczianus</i>	Pas	Si	P	+/+
96	<i>Ptilotrigona lurida mocsarya</i>	<i>Synechanthus warscewiczianus</i>	Pas	Si	P	+/+
97	<i>Oxytrigona obscura</i>	<i>Wettinia maynensis</i>	Amz	No	P	0/+

El género de abejas con mayor diversidad fue *Trigona* con 37 especies, seguido de *Partamona* con 17 y *Plebeia* con 13 especies (Figura 2A). Los géneros de palmas con mayor número de abejas fueron *Wettinia* con 32 especies, seguido de *Attalea* con 28, *Astrocaryum* con 20 y *Bactris* con 16 especies, los géneros con menor diversidad fueron *Aiphanes*, *Cocos*, *Elaeis* y *Roystonea* (Figura 2B)

Riqueza. La curvas de acumulación de especies y sus estimadores generados a partir de los datos en cada colecta de palmas mostraron que la curva no logró la asíntota, lo que significa que el número de especies de abejas asociadas a inflorescencias de palmas es mayor al encontrado, en consecuencia, se espera que cada vez que se realice una colecta adicional, nuevas especies de abejas aparecerán (Figura 3).

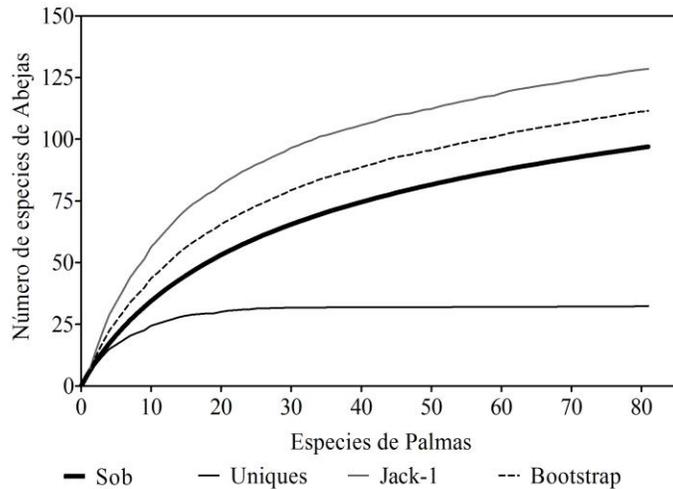


Figura 3. Curva de acumulación de especies de abejas asociadas a palmas de Colombia

Abundancias. Todas las especies de palmas muestreadas presentaron diferentes especies de abejas meliponinas entre sus visitantes florales. Debido a que las abejas están en la parte externa de la inflorescencia es necesario realizar conteos previos, pero como se presentan varias especies de abejas es necesario realizar varias colectas durante el ciclo reproductivo de la inflorescencia. La mayor abundancia se presentó en fase masculina o en las flores estaminadas en todas las especies de palmas. El número de individuos de las especies de abejas que visitaron las inflorescencias de palmas fue muy variable en cada colecta y entre las especies de palmas (Figura 4). Se presentaron especies de abejas

con abundancias que oscilaron entre 1 a 250 individuos en fase masculina y entre 1 a 150 individuos en fase femenina. Dado el carácter eusocial de las abejas meliponinas una inflorescencia puede ser visitada por un enjambre completo de abejas. En fase femenina las especies de palmas que presentaron una mayor tasa de visita fueron las especies de los géneros *Astrocaryum*, *Attalea*, *Cocos*, *Euterpe*, *Geonoma*, *Iriarteia*, *Hyospate*, *Prestoea*, *Sabal* y *Syagrus* (Figura 4).

Para los casos donde se evaluó la variación temporal de las abejas: *Nannotrigona mellaria* y *Oxytrigona daemioniaca* asociadas a *Sabal mauritiiformis*, *Noguerapis mirandula* asociada a *Wettinia quinaria*, *Paratrigona eutaenianata* asociada a *Ceroxylon sasaimae*, y *Plebeia minima* asociada a *Prestoea decurrens*. Las especies de abejas no

presentaron estacionalidad, ya que cada especie de abeja se les puede encontrar visitando las inflorescencias a lo largo del año o durante el tiempo que duró el ciclo reproductivo de cada palma (Figura 5).

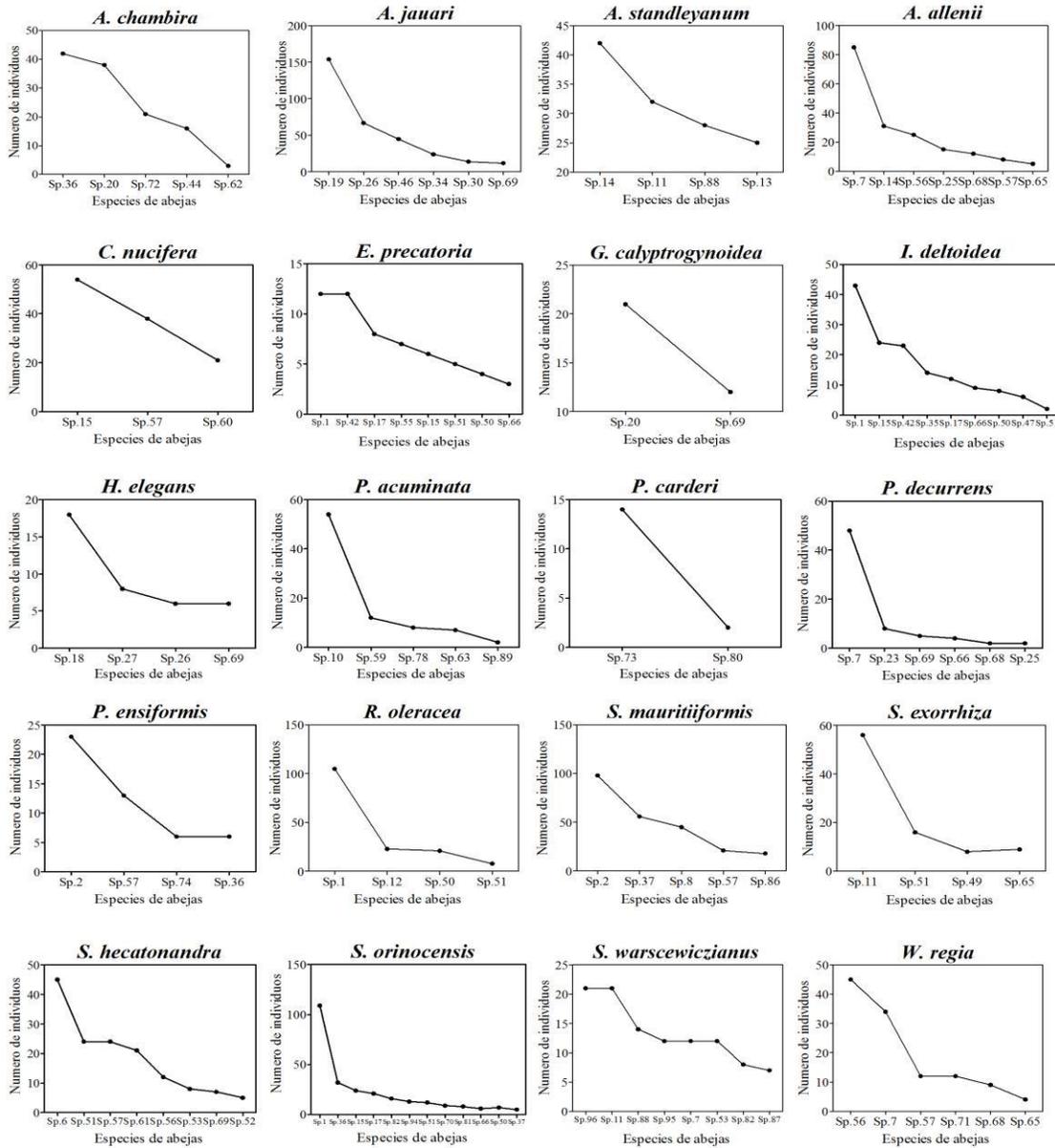


Figura 4. Rango-abundancia de las especies de abejas (en fase femenina) con participación en la polinización de especies de palmas silvestres en Colombia.

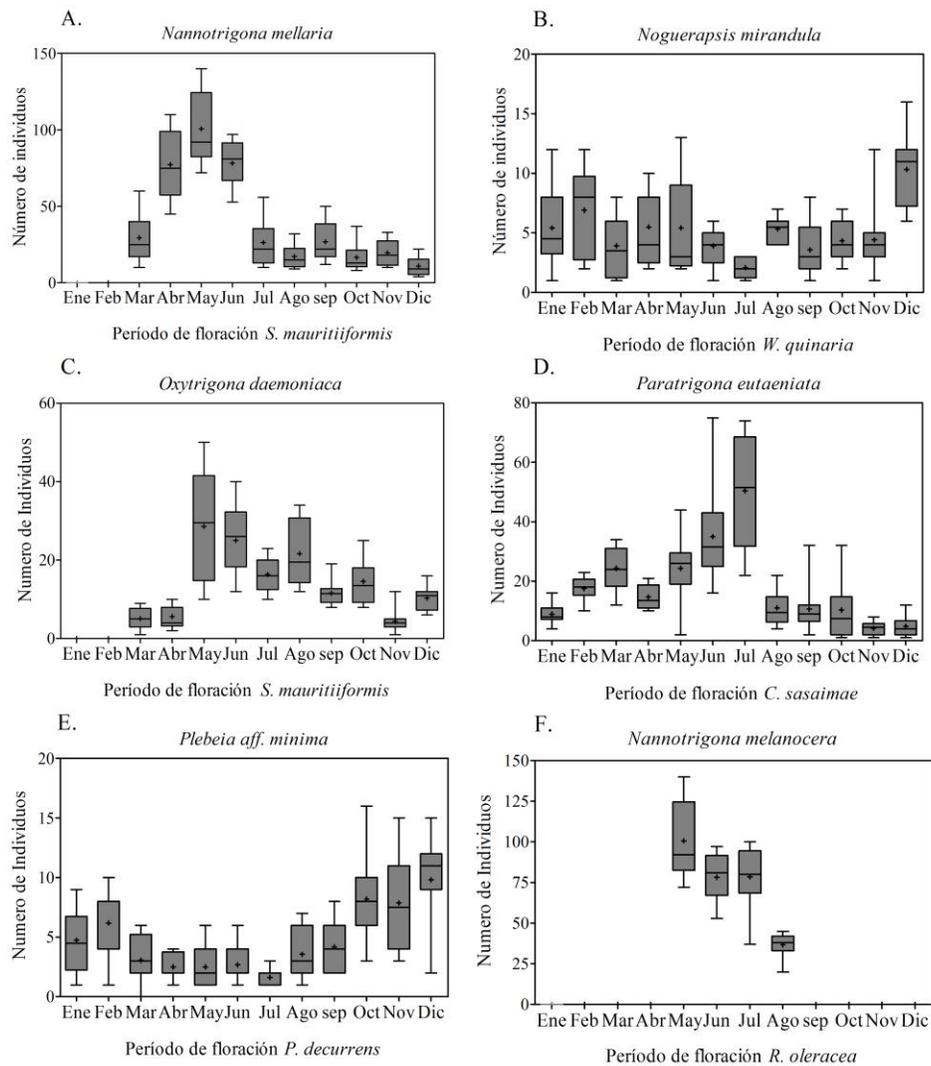


Figura 5. Riqueza y composición de especies. A. Número de especies de abejas por géneros de abejas encontrados. B. Número de especies de abejas por género de palmas

Comportamiento. Todas las especies de abejas presentan un patrón de comportamiento similar, son los visitantes más conspicuos ya que permanecen en la parte externa de la inflorescencia (Figura 6), acceden a las inflorescencias a lo largo del día y la visita o acceso a las inflorescencias inició poco después del amanecer. Sin embargo, la mayor actividad y número de individuos se presenta cuando las flores masculinas comienzan a caer (Figura 6B), debido a que el polen en ese momento se encuentra más expuesto o porque hay mayor acceso a las flores antes cubiertas por los pétalos. Es frecuente que al inicio de la floración no puedan acceder al polen y deban

esperar que otros insectos faciliten su acceso (Figura 6C). Aunque en la mayoría de las especies de palmas el acceso a las flores es total, especies de palmas de los géneros *Attalea*, *Manicaria*, *Pholidostachys* y *Chriosophila* las inflorescencias permanecieron parcial o totalmente cubiertas, lo que impidió o limitó el acceso a las flores, tanto para la colecta de polen como el posible traspaso a los estigmas. Generalmente a las abejas se les observa sobrevolando las inflorescencias y paulatinamente se van concentrando en el área donde encuentran el polen el cual colectan y ubican en sus curbiculas (Figura 6 C-D). En todos los casos, las especies de abejas siempre buscaron las flores masculinas con polen de tal manera que el contacto con las flores femeninas fue ocasional en un gran número de especies de palmas. Cuando las abejas visitan las flores femeninas, principalmente porque presentan néctar como recompensa, acceden a las flores tienen contacto con los estigmas y depositan gran cantidad de polen que traen pegados en sus cuerpos o en las curbiculas, con lo cual la eficiencia como polinizadores es alta (Figura 6 H-J)

Asociación. La asociación de las especies de abejas con las inflorescencias de palmas observada a través de la red compleja, muestra el carácter generalista de las especies de abejas, ya que la mayoría de las abejas meliponinas se asocian con diferentes especies de palmas (Figura 7). Las especies de abejas que presentaron mayor asociación evidenciado en los enlaces de la red fueron *Trigona fulviventris* la cual visitó 32 especies de palmas en, *Trigona amalthea* encontrada en 29 especies de palmas, *Plebaeia* sp. 1 en 18 especies y *Trigona ferricauda* en 11 especies de palmas

Figura 6. Abejas en flores de diferentes especies de palmas. A-H Fase masculina, I-J. Fase femenina

Por otra parte, la topología de la red es diferencial entre las fases masculina y femenina se presentaron mayor número de enlaces en las flores masculinas que producen polen que las femeninas que en la mayoría de los casos no producen recompensa floral (Figura 7). De igual manera la mayor diversidad, el mayor número de número de enlaces y el número medio de interacciones por inflorescencia se presenta en las inflorescencias masculina y disminuye sustancialmente en la fase femenina. La inflorescencias la fase masculina fueron visitadas por 97 y la femenina por 62 especies de abejas (Tabla 2).

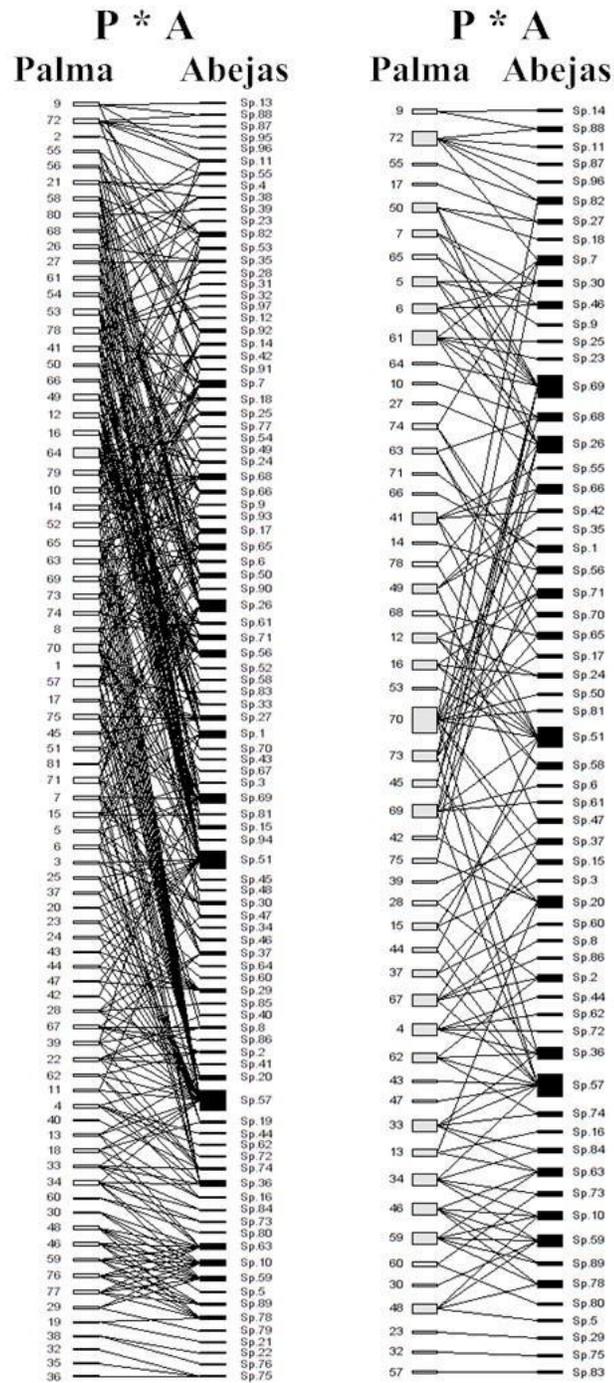


Figura 7. Red bipartita para 81 especies de palmas silvestres y abejas Meliponini asociadas. Las especies de palmas y abejas se representan por rectángulos y la interacción se representa por una línea que las conecta. A. Red de interacción en fase masculina, B. Red de interacción en fase femenina

Tabla 2. Índices de la red bipartita de abejas) asociadas a inflorescencias de palmas en Colombia.

	Masculina	Femenina
Número de especies de Abejas (A)	97	62
Número de especies de palmas (P)	81	52
Riqueza de especies	178	114
Tamaño de la Matriz (P*A)	7857	3224
Número total de interacciones registradas	407	156
INDICES CUALITATIVOS (Presencia / Ausencia de interacciones)		
Número medio de interacciones por inflorescencia	0.57	0.192
Número medio de interacciones por Abejas	0.231	0.136
Conectancia	0.524	0.483
C-score Insectos	0.909	0.913
C-score Palmas	0.816	0.89
Grado de anidamiento	8.568	7.52
Peso de Anidamiento	0.2121	0.245

Aunque los enlaces de la red muestra el carácter generalista de las abejas no todas las especies de abejas visitan todas las especies de palmas, lo que se evidencia por que las 97 especies de abejas registradas y una matriz (PxA) máxima posible de 7857 enlaces, se registraron tan sólo 407 enlaces en fase masculina (A_m) y 156 enlaces en fase femenina (A_f) (Tabla 2). Esto indica que se puede presentar cierta preferencia por especies o grupos o palmas en particular. La preferencia de cada abeja por una palma en particular se confirma con el bajo valor en el número medio de interacciones por polinizador, que fue de tan sólo 0.57, en fase masculina y 0.19 en fase femenina

Papel en la polinización. A pesar que las especies de abejas sin aguijón fueron los insectos más conspicuos, son visitantes de un gran número de especies de palmas, que se presentan en la fase masculina y la fase femenina de gran número de especies de palmas, que transportan alto número de granos de polen, en la mayoría de los casos no participan en la polinización o lo hacen en un rol secundario o eventual. Pocas especies de abejas visitaron las palmas en fase femenina, entraron en contacto con estigmas y depositaron el polen debido principalmente por restricciones morfológicas, temporales (antesis nocturna), separación temporal (Dicogamia) o por bajas abundancias en la fase

femenina. La participación de especies de abejas en el flujo de polen en cada palma presentó valores muy bajos, tanto en el índice de valor de importancia como polinizador (IVIP), como en el porcentaje o la importancia relativa como polinizador (IRP), tan sólo se encontraron valores altos en *Syagrus orinocensis* y *Sabal mauritiiformis* las abejas transportan y vierten el 88% y 90 % en cada especie (Tabla 3). En las especies de palmas que fueron visitadas por abejas, pero estas presentaron abundancias muy bajas en la fase femenina la eficiencia en el transporte de polen fue mínima.

Tabla 3. Eficiencia de algunas especies abejas en la polinización de especies de palmas en Colombia. A= abundancia en fase femenina, CPB= polen fases femeninas IVIP= índice de valor de importancia insecto como polinizador, IRIP= Importancia relativa insecto como polinizador

Palma	Insectos visitantes	AB	CPF	IVIP	IRP (%)
<i>Syagrus orinocensis</i>	<i>Nannotrigona melanocera</i>	15	359	5385	20.2
	<i>Partamona peckolti</i>	13	258	3354	12.5
	<i>Trigona spinipes</i>	12	569	6828	25.6
	<i>Tetragonisca angustula</i>	19	358	6802	25.5
	<i>Trigona (Trigona) amalthea</i>	5	258	640	2.4
	<i>Scaura latitarsis</i>	5	200	500	1.8
	<i>Trigonisca cf. dozhanskyi</i>	4	100	400	1.5
	<i>Scaptotrigona sp.1</i>	3	125	375	1.4
Total					88%
<i>Sabal mauritiiformis</i>	<i>Nannotrigona mellaria</i>	55	359	5385	20.2
	<i>Oxytrigona daemoniaca</i>	32	258	3354	12.5
	<i>Scaptotrigona sp.2</i>	10	569	6828	25.6
	<i>Trigona fulviventris</i>	9	358	6802	25.5
	<i>Trigonisca sp.5</i>	5	258	640	2.4
Total					93%

<i>Mauritia flexuosa</i>	<i>Trigona amalthea</i>	76	3456	1337184 0	3.2
	<i>Oxytrigona</i> sp. 1	93	456	2784615 3	0.04
	<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	48	678	1125653 7	0.02
	<i>Plebeia</i> sp. 2	18	657	361317	0,0047
	<i>Plebeia</i> sp. 3	25	152	128250	1,40E-03
	<i>Trigonisca</i> sp. 1	20	432	3468.4	6,10E-03
Total					3.8%
<i>Attalea insignis</i>	<i>Nannotrigona melanocera</i>	56	456	371840	2.5
	<i>Nannotrigona</i> sp.1	39	256	846153	1.3
	<i>Scaptrotigona</i> sp.1	48	678	1125653 7	0,8
	<i>Trigona amalthea</i>	18	657	361317	0.02
Total					4.6%
<i>Attalea butyracea</i>	<i>Plebeia</i> aff. <i>timida</i>	28	161	6153	2.0
	<i>Trigona amalthea</i>	18	78	56537	1.3
	<i>Trigona fuscipennis</i>	8	57	61317	0.5
Total					3.8%
<i>Manicaria saccifera</i>	<i>T. fulviventris</i>	23	669	94245	0,0189004 1
	<i>Trigona ferricauda</i>	12	456	16826	0,0033744 5
Total					0.011

Aunque las especies de abejas son grandes, conspicuas y frecuentes en en fase masculina, la asociación con las inflorescencias de la mayoría de las especies de palmas fue del tipo 0/0, (visitante, ocasional sin participación en la polinización); algunas fueron del tipo -/- (relación negativa afectando la polinización); y muy pocas del tipo +/- (dependencia de la palma y polinizador efectivo) (Tabla 1)

DISCUSIÓN

Las abejas sin aguijón son consideradas como uno de los grupos de polinizadores más importantes de plantas silvestres y cultivadas (Heard, 1999). La importancia como polinizadores se explica por presentar características como ser insectos altamente sociales, conformar colonias de hasta miles de individuos (Michener, 2007), visitar las

flores de una gran cantidad de familias de plantas (Roubik, 1989), acceder a las flores en busca principalmente de polen (Roubik, 1995) y presentar estructuras especializadas para la colecta de polen (Nates-Parra, 2001). Otro aspecto no menos importante es su alta diversidad, se conocen más de 600 especies en 57 géneros distribuidas en las áreas tropicales del mundo (Camargo y Pedro, 1992; Rasmussen y Camargo, 2008). Para el Neotropico se han descrito aproximadamente 400 especies y se estima que puede haber más de 100 por describir (Cortopassi-Laurino *et al.*, 2006). En Colombia Nates-Parra (2005) señala 120 especies pertenecientes a 14 géneros.

Los resultados de este estudio indicaron que la diversidad y riqueza de abejas asociados a las inflorescencias de las especies de palmas fue alta, presentando al menos una y hasta 15 especies de abejas dentro el espectro de visitantes florales. En total se encontraron 97 especies de abejas (incluidas las morfoespecies) asociadas a 83 especies de palmas (Tabla 1) y cada especie de abeja visitó varias especies de palmas. Especies de abejas como *Trigona fulviventris* y *Trigona amalthea* se encontraron asociadas 32 y 29 especies de palmas respectivamente. Estos resultados, concuerdan con el patrón general de diversidad de visitantes florales, en donde cada una de las inflorescencias de las especies de palmas esta íntimamente relacionada con la vida de abundantes y diversos insectos, proporcionándoles recursos esenciales para su supervivencia (Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberger, 1990; Barfod *et al.*, 2011) y de igual manera un gran número de abejas aprovechan las recompensas florales que las palmas les ofrecen (Küchmeister *et al.*, 1998).

La dimensión en la respuesta y grado de asociación de las abejas meliponinas con las inflorescencias de palmas en Colombia encontrado en este estudio, toma mayor relevancia si esta se compara con la diversidad de otros grupos de visitantes (coleópteros) de las mismas especies de palmas muestreadas; de acuerdo a Núñez (2014) quien analizó la diversidad de todos los visitantes de las inflorescencias de las 81 especies de palmas, encontró que las 97 especies de abejas meliponinas reportadas en este estudio, correspondieron al segundo grupo de insectos más diversos, después de las 486 especies de gorgojos (Curculionidae: Coleoptera) y por encima de las 74 especies de *Mystrops* (Nitidulidae: Coleoptera) y de las 25 especies de *Cyclocephala*

(Dynastidae: Coleoptera) encontradas dentro de todos los visitantes florales de las palmas analizadas.

La alta diversidad de visitantes florales incluyendo las especies de abejas que se presentan frecuentemente en las inflorescencias de las especies de palmas silvestres neotropicales, se debe a la continua oferta y a las altas tasas de producción de recompensas florales, principalmente polen (Silberbauer-Gottsberger, 1990). El polen es la principal recompensa floral que las inflorescencias de palmas ofrecen y que por su puesto los insectos de todos los grupos aprovechan como alimento (Bernal y Ervik 1996, Núñez *et al.*, 2005, Núñez y Rojas, 2008). En consecuencia, se puede afirmar que dentro de las principales estrategias reproductivas de la gran mayoría de especies de palmas, se encuentra la producción de abundante polen para así atraer y saciar a un gran número de insectos tanto generalistas como especialistas y con ello, cada especie de palma asegura polinizadores e incrementa la fidelidad y constancia, minimizando así el flujo de polen heteroespecífico que puede ocurrir entre especies coexistentes (Küchmeister *et al.*, 1998, Núñez y Carreño 2013).

Otro de los rasgos morfológicos que explican la alta diversidad de abejas en particular y de visitantes florales en general en las especies de palmas, corresponde al tamaño de las inflorescencias, este rasgo que también se relaciona directamente con la estrategia anteriormente expuesta de atraer y saciar alto número de visitantes florales a partir de la producción de abundante polen. Existe relación entre el tamaño de la inflorescencia y la cantidad de polen ya que tener inflorescencias grandes implica directamente una mayor cantidad de flores y por lo tanto mayor producción de polen, con lo cual se esperaría mayor número de visitantes y dentro de estos mayor número de especies de abejas; y de hecho así sucedió; las especies de palmas que más atrajeron especies de abejas presentan las inflorescencias más grandes y correspondieron a especies de palmas de los géneros como *Phytelephas*, *Wettinia*, *Attalea*, *Astrocaryum*, *Sabal*, *Iriarteia* y *Bactris* (Tabla 1)

En otras ocasiones se ha considerado que el tamaño de las inflorescencias funciona como atractivos a largas distancias de polinizadores (Kevan y Baker, 1983) porque proporcionan información sobre la abundancia y calidad del alimento al insecto visitante (Waser, 1998). Considerar el tamaño de las inflorescencias como un factor selectivo y

ecológico importante en la interacción de las palmas con sus visitantes, radica en que los insectos grandes como las abejas, prefieren este tipo de estructuras reproductivas dada la gran demanda de energía que conlleva la búsqueda de recursos florales (Feinsinger, 1983).

La mayor diversidad de abejas asociadas a las especies de palmas perteneció a especies del género *Trigona*, estos resultados concuerdan con estudios sobre abejas meliponinas en donde el género *Trigona* es el más diverso (Smith-Pardo y González, 2007; Nates-Parra *et al.*, 2008). La alta diversidad del género *Trigona* (Figura 5), se observa casi en todos los estudios debido a que este es el género más diverso y ampliamente distribuido de Meliponini. En Colombia se han registrado 38 especies de este género con el mayor número especialmente en las regiones Andina y Orinoquia (Nates-Parra 2006). Los resultados mostraron que especies de abejas del género *Trigona* se asocian a un gran número de especies de palmas, con lo cual las convierte en especies importantes y potenciales polinizadores de palmas simpátricas en las diferentes regiones, por ejemplo *Trigona fulviventris* frecuente visitante de un alto número de especies en el la región andina, *Trigona amalthea* en la Orinoquia colombiana y *Trigona ferricauda* la región del pacifico colombiano

Por otra parte, los resultados de riqueza encontrada en este estudio concuerdan con el patrón de asociación encontrado en otros estudios de biología reproductiva de palmas neotropicales, en la Tabla 4, se recopila la asociación de abejas y palmas reportados de otros estudios en Suramérica, estudios que muestran un patrón común al encontrado y reportado en nuestros datos, en donde se observa diferentes especies de abejas como visitantes frecuentes de inflorescencias de palmas, y de igual manera se reportan diferencias en la abundancia, la constancia y la eficiencia en la polinización. Por lo tanto, la alta diversidad y riqueza de abejas asociados a las inflorescencias de todas las especies de palmas en Colombia y a un alto número en otros países de Suramérica son una fuerte evidencia del uso amplio por parte de las abejas por el polen que producen las inflorescencias de palmas, con lo cual la asociación abejas-palma es un fenómeno común y debe ser considerado uno de los patrones de asociación altamente diversificado e importante entre una familia de plantas y sus visitantes florales.

Tabla 4. Diversidad de abejas asociadas a palmas silvestres neotropicales

Especie de palma	Abejas Meliponini	Referencia
<i>Phytelephas seemannii</i>	<i>Melipona fasciata</i> <i>Nogueirapis buttel</i> <i>Oxytrigona tataira.</i> <i>Partamona</i> sp.2 <i>Trigona amalthea</i> <i>Trigona chanchamayoensis</i> <i>Trigona aff. corvina</i> <i>Trigona ferricauda</i> <i>Trigona fulviventris</i> <i>Trigona nigerrima</i> <i>Trigona williana</i>	Bernal y Ervik, 1996
<i>Attalea allenii</i>	<i>Partamona epiphytophila</i> <i>Trigona fulviventris</i> <i>Trigona ferricauda</i> <i>Trigona silvestriana</i> <i>Trigona trigona pallens</i> <i>Plebeia (scoural) latitarsis</i> <i>Noguerapis mirandula</i>	Núñez <i>et al.</i> ,2005
<i>Attalea phalerata</i>	<i>Melipona</i> sp <i>Trigona</i> sp <i>Partamona</i> sp.	Anderson y Henderson 1988
<i>Attalea microcarpa</i>	<i>Partimona</i> <i>Plebeia</i> sp a <i>Plebeia</i> sp b <i>Tetragona</i> sp <i>Trigona williana</i>	Küchmeister <i>et al.</i> ,1998
<i>Attalea attaleoides</i>	<i>Oxytrigona</i> sp.1 <i>Trigona fulviventris</i> <i>Trigona</i> cf. brauneri	Küchmeister <i>et al.</i> ,1998
<i>Bactris bifida</i>	<i>Trigona fulviventris</i> <i>Trigona recursa</i>	Listabarth,1996
<i>Bactris monticula</i>	<i>Trigona amazonensis</i> <i>Trigona rufescens</i>	Listabarth ,1996
<i>Bactris gasipaes</i>	<i>Trigona rufescens</i> <i>Partamona cupera</i>	
<i>Astrocarium standleyanum</i>	<i>Partamona aequitoriana</i> <i>Partamona epiphytophila</i> <i>Trigona</i> sp nov.	Núñez <i>et al.</i> 2005
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	<i>Trigona frontalis</i> <i>Trigona mosquito</i>	Burquez <i>et al.</i> , 1986, Silberbauer- Gottsberger, 1989
<i>Astrocaryum acaule</i>	<i>Ptilotrigona lurida</i>	

		Küchmeister et al. 1998
<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	<i>Trigona cf. brauneri</i>	
<i>Astrocaryum vulgare</i>	<i>Trigona fuscipennis</i> <i>Trigona lúrida</i>	Trisha y Bournet, 2001
<i>Mauritia flexuosa</i>	<i>Trigona (Trigona) sp.</i>	Fernández 1993
<i>Socratea exorrhiza</i>	<i>Partamona aequitoriana</i> <i>Trigona silvestriana</i>	Henderson, 1985
<i>Irartea ventricosa</i>	<i>Trigona sp.1</i>	Henderson ,1985
<i>Geonoma macostrachys</i>	Trigonidae sp.	Olesen y Balslev 1990
<i>Euterpe precatoria</i>	<i>Partamona sp.1</i> <i>Paratrigona sp.1</i> <i>Trigona dallatoreana</i>	Küchmeister et al., 1997
<i>Wettinia quinaria</i>	<i>Partamona aequitoriana</i> <i>Partamona epiphytophila</i> <i>Ptilotrigona lurida</i> <i>Trigona fulviventris</i> <i>Trigona ferricauda</i> <i>Trigona silvestriana</i> <i>Trigona trigona pallens</i> <i>Plebeia (scoural) latitarsis</i> <i>Noguerapis mirandula</i>	Núñez et al., 2005
<i>Wettinia maynensis</i>	<i>Partamona sp.</i> <i>Oxytrigona obscura</i> <i>Plebeia sp-1</i> <i>Plebeia sp.2</i> <i>Plebeia sp.3</i> <i>Trigona amalthea</i> <i>Trigona silvestriana</i>	Rodríguez & Balslev manuscrito
<i>Wettinia radiata</i>	<i>Trigona ferricauda</i> <i>Trigona silvestriana</i> <i>Trigona fulviventris</i>	Núñez et al. 2005
<i>Prestoea decurrens</i>	<i>Trigona trigona pallens</i> <i>Plebeia (scoural) latitarsis</i> <i>Noguerapis mirandula</i> <i>Plebeia aff. minima</i> <i>Trigona spinipes</i> <i>Trigona williana</i>	Bernal y Ervik, 1996 Núñez et al., 2005
<i>Welfia regia</i>	<i>Trigona fulviventris</i> <i>Trigonisca sp. Nov</i> <i>Trigonisca sp. 2</i> <i>Trigona ferricauda</i>	Núñez et al. 2005

	<i>Trigona silvestriana</i> <i>Trigona trigona pallens</i> <i>Noguerapis mirandula</i>	
<i>Cocus nucifera</i>	<i>Partamona peckolti</i> <i>Trigona hyalinata</i>	Bernal y Ervik, 1996
<i>Oenocarpus bataua</i>	<i>Oxytrigona daemoniaca</i> <i>Oxytrigona mellicolor</i> <i>Scaptotrigona</i> sp.1 <i>Partamona</i> sp. 1 <i>Plebeia</i> aff. <i>Tímida</i> <i>Plebeia</i> sp.1 <i>Plebeia</i> sp.2 <i>Plebeia</i> sp.3	Núñez y Rojas, 2008

Con relación a las abundancias, y dado el carácter social de las abejas meliponinas los resultados mostraron que en todas las especies de palmas la abundancia pueden variar ampliamente y se pueden presentar diferencias entre especies de abejas y entre especies de palmas (Figura 4). Debido a que en palmas la abundancia es un factor fundamental para valorar el grado de asociación de sus visitantes y es usada con frecuencia para valorar el papel de los visitantes como posibles polinizadores (Galeano *et al.* 2013), determinar abundancia de visitantes permite inferir que insectos pueden o son los de polinizar una especie de palma en particular.

Hasta aquí, los resultados indican una fuerte asociación expresada en acceso y aprovechamiento de la recompensa floral, sin embargo tal relación no refleja si ocurre un beneficio mutuo, en la cual todas las especies de palmas son polinizadas eficientemente por todas las especies de abejas que visitan sus inflorescencias. Los resultados de eficiencia sugieren que pocas especies de abejas participan en flujo de polen (Tabla 3). Por lo tanto el acceso a las inflorescencias no implica la participación directa en la polinización y aunque las abejas son visitantes frecuentes y abundantes en flores de diferentes especies de palmas no todas las palmas visitadas por abejas presentan melitofilia, ni todas las especies de abejas que visitan las flores de palmas son importantes en la polinización. Es ampliamente conocido que para categorizar un visitante como polinizador este debe cumplir varios requerimientos impuestos por la inflorescencia o la especie de palma según sea su estrategia de reproducción; requerimientos que incluyen entre otros aspectos: el acceso a las fases o tipos de inflorescencias, transportar polen, llegar y entrar en contacto con las estructuras

reproductivas en momentos precisos, abundancias o tamaños adecuados, constancia, alta frecuencia en la visita, fidelidad y eficiencia (Pellmyr 2002)

Aunque la melitofilia ha sido mencionada como uno de los tres síndromes de polinización en palmas (Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberger 1990), y Barfod *et al.* (2011) mencionan que el 26% de las especies de palmas son polinizadas por abejas, en muchas especies de palmas el papel que cumplen las abejas como polinizadores no siempre es eficiente, y a pesar de que usualmente se presenta alta diversidad, frecuencia de visita y alta abundancia de abejas (Bernal & Ervik 1996, Consiglio 1990, Núñez & Rojas 2008, Copete *et al.* 2011, Fava *et al.* 2011). Esto se debe a que en la familia Arecaceae existen filtros selectivos impuestos por la morfología, por los caracteres florales, por la hora de antesis, por el tipo de sistema reproductivo y por el comportamiento de los insectos que dificultan y seleccionan el polinizador o disminuyen su eficiencia como vectores de polen.

Como en este estudio se aborda por primera vez el papel de las abejas como polinizadores de palmas, esto a partir de un análisis multi específico, temporal y espacial, los resultados encontrados se pueden utilizar para confirmar y ampliar los criterios que han sido usados hasta ahora para definir el síndrome de polinización por abejas o melitofilia en palmas (Henderson 1986). Los criterios que se han tenido en cuenta para definir la polinización por abejas fueron hasta ahora: inflorescencias protandras, flores que producen néctar, flores que se desarrollan días después de la apertura, flores con pocos estambres, y producción y liberación de olor dulce (Henderson 1986). Aunque la mayoría de los criterios sirven, otros criterios que sugerimos se deberían tener en cuenta para definir la melitofilia en palmas, son los siguientes:

Acceso a las flores y contacto con estigmas: dado el tamaño de las abejas que visitan flores de palmas (4-10 mm), no debe existir ningún tipo de restricción morfológica o temporal que impida el acceso de las abejas en las fases florales. En otras especies es frecuente que la bráctea peduncular impida el contacto de las abejas con las flores en fase masculina para coleccionar polen y luego en la fase femenina para depositarlo. Estas restricciones han sido encontradas en especies de los géneros *Astrocaryum* (Consiglio, 1990), *Attalea* (Núñez *et al.*, 2005), y *Manicaria* (Copete *et al.*, 2011).

Antesis diurna: este es quizás el principal factor selectivo que limita o asegura la participación de abejas en la polinización de palmas y, por lo tanto, define la melitofilia en Arecaceae, debido a que debe coincidir el comportamiento de los polinizadores con los tiempos de presentación del polen y de la receptividad estigmática. Todas las especies de abejas que visitan flores de palmas presentan comportamiento diurno pero muchas especies de palmas presentan antesis crepuscular o nocturna, por lo que en esas especies se disminuye sustancialmente el papel de las abejas en la polinización.

Recompensas flores-néctar: la presencia de néctar como recompensa en las flores femeninas es un criterio fundamental para definir la melitofilia en palmas. La actividad de las abejas está sincronizada con la disponibilidad de recursos en las dos fases: polen en las flores estaminadas y néctar en las pistiladas, lo cual asegura la llegada de abundantes visitantes en las dos fases y se cumple uno de los principales criterios de polinización. Cuando las flores femeninas no producen recompensa de néctar, el acceso a la fase femenina disminuye sustancialmente y el papel en la polinización es mínimo. Se ha demostrado ampliamente que en la mayoría de las palmas monoicas dicogámicas y en algunas dioicas, la atracción y con ello la polinización de las flores femeninas se hace por engaño o mimetismo químico (Borchsenius, 1997; Knudsen, 1999; Ervik *et al.*, 1999; Knudsen *et al.*, 1999; Núñez *et al.* 2005; Nuñez y Rojas, 2008). En esos casos, el papel de las abejas se restringe a la fase masculina y no intervienen en la polinización, que es mediada principalmente por coleópteros.

Constancia floral: Las abejas meliponinas son especies generalistas y visitan un amplio espectro de plantas (Ramaho *et al.*, 2004); sin embargo, se ha demostrado que la oferta de recompensa de calidad que es constante en el tiempo, genera un aumento en la frecuencia de visita a las fuentes de recursos (Chittka, 1999). Las abejas toman decisiones florales con base en un criterio económico, desarrollando constancia floral como resultado de procesos de aprendizaje y memoria, los cuales ocurren si el espectro sensorial les permite encontrar un recurso y luego determinar si éste es suficientemente valioso para su explotación. Con la producción de flores a lo largo del año y con recompensas, tanto en flores femeninas como en masculinas, las palmas permiten el aprendizaje o memorización del recurso por aprovechar por parte de las abejas, que se ve reflejado en las altas frecuencias de visita y en la constancia floral (Ramalho, 2004).

Esta visión predice la habilidad permanente, por parte de las abejas, de aprender, de discriminar y de escoger las especies florales que provean el mayor rendimiento energético en cada contexto ecológico. Por otro lado, adquirir, almacenar y recordar información es un proceso biológico costoso para el organismo (Johnston, 1982), que impone un límite a la cantidad de información utilizada en las decisiones alimentarias. Muchas especies de abejas tienen avanzados sistemas de comunicación y son capaces de especializarse durante períodos de tiempo de acuerdo a la oferta, tipo y calidad de recurso que la planta le ofrece, generando cierto grado de fidelidad hacia la planta (Ramalho, 2004).

Sincronía y simultaneidad de fases florales: un alto porcentaje de especies de palmas son monoicas o dioicas y, en la mayoría de los casos, con xenogamia obligada y por lo tanto dependientes de vectores de polen. La polinización en este grupo de especies ocurre cuando existe coincidencia en el tiempo de las fases florales o de individuos masculinos y femeninos. Las poblaciones que florecen sincrónicamente y a lo largo del año, permiten el acceso a recursos como polen en flores masculinas y a néctar en flores femeninas, asegurando la visita de un gran número de insectos y con ello facilitando el flujo efectivo de polen entre fases o sexos.

Abundancia de abejas en la polinización: la abundancia de cualquier tipo de visitante (tanto en fase masculina como femenina) es uno de los criterios más importantes para definir un polinizador eficiente en las especies de palmas (Nuñez & Rojas, 2008); por lo tanto, en palmas polinizadas por abejas este criterio se debe cumplir. Es frecuente observar una nube de diferentes especies de abejas en las inflorescencias de las palmas, principalmente en la fase masculina, por lo que el criterio de abundancia se cumpliría; sin embargo, para clasificar al visitante como polinizador se debe repetir la tasa de visita en la fase femenina y esto generalmente no ocurre, por lo que la participación de las abejas en la polinización usualmente es mínima. En *S. orinocensis*, en cambio, siempre se encontró a lo largo del estudio, un predominio de las especies de abejas visitando flores tanto en la fase masculina como en la fase femenina.

Cuantificación de la participación de abejas: el papel de los visitantes florales como polinizadores tiene implicaciones directas en la eficiencia reproductiva de las plantas. Los

índices IVIP e IRP para polinizadores de palmas (Núñez & Rojas, 2008) aplicados en este trabajo, permitieron cualificar y cuantificar el papel de los visitantes en la polinización, ya que estos índices reúnen los atributos ecológicos-evolutivos que se asume deben tener los polinizadores eficaces de cualquier grupo de plantas, como es la especificidad, la fidelidad, la constancia y la eficiencia (Feinsinger, 1983; Pellmyr, 2002). A partir de los índices se pudo cuantificar el papel de cada visitante en el flujo de polen y determinar las categorías de polinizadores, muy raramente contemplados en otros trabajos sobre biología reproductiva de palmas y que son prioritarios, dada la característica que presentan las flores de palmas para atraer y mantener diversos y abundantes insectos, cada uno con participación diferencial en la polinización.

De acuerdo a los criterios anteriormente expuestos y que sugerimos serían los elementos a tener en cuenta para definir el síndrome de polinización por abejas o melitofilia en palmas, se puede plantear un modelo general de polinización por abejas (Figura 8), el cual incluye todas las condiciones que deben ocurrir cuando ocurre la polinización por abejas. El modelo asocia aspectos fenológicos, de la biología floral, hora de anthesis, los aspectos ecológicos y el tipo de recompensa para atraer y mantener polinizadores, además de relacionarlos con los aspectos del comportamiento, las tasas de visita tanto en fase masculina como femenina y los efectos en la eficiencia reproductiva cuando todos los mecanismos que ocurren funcionan de manera coordinada.

Estudios como el que presentamos son necesarios dada la importancia tanto de las palmas como de las especies de abejas, y más cuando es evidente que las especies de abejas se encuentran amenazadas debido a fenómenos asociados con las actividades humanas

Agradecimientos

Este estudio hace parte de la tesis de Doctorado, Programa en Ciencias-Biología, Universidad Nacional de Colombia de L. A. Núñez. Recibimos financiación del programa marco FP-7 de la Unión Europea (Proyecto No. 21263). Agradecemos a Gloria Galeano por ayuda durante todas las fases del proyecto y la lectura crítica del documento. Agradecemos a los entomólogos especialistas de abejas G. Nates, J.M.F. Camargo, C. Rasmussen, N. Wilches, V. H. González, Danny Velez por la identificación de las especies.

LITERATURA CITADA

ALBUQUERQUE M, CAMARGO J. Espécies novas de *Trigonisca* Moure (Hymenoptera, Apidae, Apinae). Rev. Bra. Entomol. 2007; 51(2):160-175.

BALSLEV H. 2011. Palm harvest impacts in north-western South America. The Bot. Rev. 77: 370–380.

BERNAL R, ERVIK F. Floral Biology and Pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation to Staphylinid beetles. Biotropica 1996; 28: 682-696.

BARFOD S, HAGEN M, BORCHSENIUS F. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). Ann. Bot. 2011; 108:1503-1516.

BERNAL R, TORRES C, GARCÍA N, ISAZA C, NAVARRO J, VALLEJO M, GALEANO G Y BALSLEV H. 2011. Palm management in South America. Bot. Rev. 2011; 77: 607–646.

BERNAL R, GALEANO G. Cosecha sin destruir-Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá; 2013.

BORCHSENIUS F. 1997. Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. *sodiroi* (Arecaceae). Plant. Syst. Evol. 208: 187–196.

CAMARGO J, PEDRO R. Systematics, phylogeny and biogeography of the Meliponinae (Hymenoptera, Apidae): a mini review. Apidologie 1992; 23: 509-522.

CAMARGO J, MOURE J. Meliponinae neotropicais. Os géneros *Paratrigona* Schwarz, 1938 e *Aparatrigona* Moure, 1951. Archivos de Zoología (Sao Paulo) 1994; 32:33-109.

CAMARGO J, MOURE J. Meliponini neotropicais. O género *Geotrigona* Moure, 1943 (Apinae, Apidae, Hymenoptera) con especial referencia a filogenia e biogeografía. Arquivos de Zoología (Sao Paulo) 1996; 33:95-161.

CHITTKA L, THOMSON J. D, WASER N. M. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. Naturwissenschaften 1999; 86: 361-377.

COLWELL R. K. Estimate S: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts 2005; Ver. 7.0.

CONSIGLIO T. K, BOURNE G. R. Pollination and breeding system of a neotropical palm *Astrocaryum vulgare* in Guyana: a test of the predictability of syndromes. *J. Trop. Ecol.* 2001; 17, 577–592.

COPETE J, MOSQUERA D, NÚÑEZ L. A. 2011. Ecología de la polinización de la palma *Manicaria saccifera* (Gaertn). Un caso de mutualismo obligado Palma-Polinizador. En: Libro de resúmenes. Simposio internacional “impacto de la cosecha de palmas en los bosques tropicales”. Leticia-Colombia. 2011; p. 105.

CORTOPASSI LAURINO M, IMPERATRIZ-FONSECA V. L, ROUBIK D. W, DOLLIN A, HEARD T, AGUILAR I, VENTURIERI G. C, EARDLEY C, NOGUEIRA-NETO P. Global meliponiculture: challenges and opportunities. *Apidologie* 2006; 37: 275-292.

DORMANN C, FRUND J, BLUTGEB N, GRUBER B. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2009; 2: 7-24.

DRANSFIELD J, UHL N, ASMUSSEN C, BAKER W, HARLEY M, LEWIS C. *Genera Palmarum. The Evolution and Classification of Palms*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew, Londres; 2008.

EINSINGER, P. Coevolution and pollination. D. Futuyma y M. Slatkin, editors. *Coevolution*. Sinauer Associates; 1983, p. 282-311.

ERVIK F, TOLLSTEN L, KNUDSEN J. Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Plant Syst. Evol.* 1999; 217: 279-297.

FAVA W, COVRE W, SIGRIST M. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. *Flora* 2011; 206: 575–584.

FEINSINGER P. Coevolution and pollination Pp. 282-311 en D. Futuyma y M. Slatkin, editors. *Coevolution*. Sinauer Associates.; 1983.

GALEANO G, BERNAL R. *Palmas de Colombia. Guía de Campo*. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá; 2013.

GALEANO, G., M. C. PEÑUELA-MORA & L. A. NÚÑEZ. *Guía de las palmas de la Estación Biológica El Zafire, Amazonas, Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia, 2013; p.144.

GUIMARÃES P. R, MACHADO G, DE AGUIAR M. A. M, JORDANO P, BASCOMPTE J, PINHEIRO A, DOS REIS S. F. Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. *J. Theor. Biol* 2007; 249, 181–189.

HEARD T. A. The role of stingless bees in crop pollination. *Annu. Rev. Entomol.* 1999; 44, 183–206.

HENDERSON A. A review of pollination studies in the Palmae. *Bot. Rev.* 1986; 52: 221-259.

HENDERSON A, GALEANO G, BERNAL R. *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey; 1995.

KEVAN P, BEAKER G. Insects as flower visitors and pollinators. *Annu. Rev. Entomol.* 1983; 28: 407-453.

KÜCHMEISTER H, GOTTSBERGER G, SILBERBAUER-GOTTSBERGER I. A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 1998; 28:217-245.

KNUDSEN J. T. 1999. Floral scent chemistry in geonomid palms (Palmae: Geonomeae) and its importance in maintaining reproductive isolation. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 1999; 83: 141–168.

KNUDSEN J. T, ANDERSSON S, BERGMAN P. Floral scent attraction in *Geonoma macrostachys*, an understory palm of the Amazonian rain forest. *Oikos* 1999; 85: 409-418.

LISTABARTH C. Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis* and *G. interrupta*. *Bot. Act.* 1993; 106: 496–506.

MICHENER D. *The bees of the world*. Estados Unidos, The Johns Hopkins University Press. 2007; p 913.

NATES-PARRA G. Abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponinae) de Colombia. En: Amat G; Andrade G; Fernández F. (eds). *Insectos de Colombia: Estudios escogidos*. Bogotá, Colombia: Universidad Javeriana y Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales; 1996; p.181-268

NATES-PARRA G. Las Abejas sin Aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) de Colombia. *Biota Colombiana* 2001; 2(3):233-248.

NATES-PARRA G. Abejas curbiculadas de Colombia (Hymenoptera: Apidae). Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia, 2005; p.156.

NATES-PARRA G., RODRÍGUEZ-C Á, VÉLEZ E. D. Abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) en cementerios de la Cordillera Oriental de Colombia. Acta Biológica Colombiana 2006; 11(1):25-35.

NATES-PARRA G, LUGO J. S, ROSSO J. M, M. CEPEDA. La Meliponicultura en Colombia: Diagnóstico de una actividad lúdica y productiva. En: Nates-Parra G., Montoya P. M. & J. Chamorro (eds).Memorias IV Encuentro Colombiano sobre Abejas Silvestres. Laboratorio de Investigación en Abejas LABUN, Universidad Nacional de Colombia, 2008; p. 71

NÚÑEZ L. A, BERNAL R, KNUDSEN J. 2005. Diurnal palm pollination by mytropine beetles: is it weather-related? Plant Syst. Evol. 208: 187–196.

NÚÑEZ L. A, ROJAS R. Biología Reproductiva y Ecología de la Polinización de las palmas Milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes Colombianos. Caldasia 2008; 30(1): 101-125.

NÚÑEZ L. A, CARREÑO J. Biología reproductiva de *Mauritia flexusosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. Pp.450. En: VII: Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela). Lasso C. A, Rial A, González V. (Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia; 2013.

MACÍA M. J, ARMESILLA P. J, CÁMARA LERET R, PANIAGUA ZAMBRANA N, VILLALBA S, BALSLEV H, DE SANTAYANA P. M. Palm uses in northwestern South America: a quantitative review. Bot. Rev. 2011; 77: 462–570.

MICHENER C.D. The Bees of the World. Johns Hopkins Press, Baltimore, MD, USA.; 2000.

PELLMYR O. 2002. Pollination by animals. In: Herrera CM, Pellmyr O, eds. Plant–animal interactions: an evolutionary approach. Oxford: Blackwell Science Publishing 2002; p. 157–184.

RASMUSSEN C, CAMARGO J. A molecular phylogeny and the evolution of nest architecture and behavior in *Trigona* s.s. (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). Apidologie 2008; 39: 102–118.

RAMALHO M, SILVA M. D, CARVALHO A. L. Dinámica de uso das fontes de polen por *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae) uma analise comparativa com *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) no dominio tropical atlântico. Neotrop. Entomol. 2004; 36(1): 38-45.

ROUBIK, D.W. Ecology and Natural History of the Tropical Bees. Cambridge University Press, Cambridge, UK.; 1989.

SILBERBAUER-GOTTSBERGER I. 1990. Pollination and evolution in palms. *Phyton*. 1990; 30: 213–233.

SILBERBAUER-GOTTSBERGER I, VANIN S. A, GOTTSBERGER G. Interactions of the Cerrado Palms *Butia paraguayensis* and *Syagrus petraea* with Parasitic and Pollinating Insects. *Sociobiology* 2013; 60(3): 306-316.

SMITH-PARDO A, GONZALEZ V. H. 2007. Diversidad de abejas (Hymenoptera: Apoidea) en estados sucesionales del Bosque Húmedo Tropical. *Acta biológica Colombiana* 2007; 12(1):43-56.

WASER N. 1998. Pollination, angiosperm speciation, and the nature of species boundaries. *Oikos* 1998; 82: 198–201

10. Asociación de los escarabajos *Cyclocephala* (Dynastinae: Scarabaeidae: Coleoptera) con las palmas (Arecaceae) silvestres Neotropicales, y su papel en la polinización

Autores: L. A. Núñez, J. C. Neita & G. Galeano
Preparado para: Revista mexicana de biodiversidad

Resumen

Se describe y evalúa el papel de coleópteros *Cyclocephala* (Dynastinae: Scarabaeidae) en la polinización de palmas (Arecaceae). Se recolectaron visitantes en 58 especies de palmas en Colombia, se seleccionaron los escarabajos, y para ellos se cuantificó su abundancia, la variación temporal, su comportamiento y su importancia relativa como polinizadores (IRP). Se encontraron 33 especies de escarabajos asociadas a 40 especies de palmas neotropicales. Cada palma fue visitada por 1 a 6 especies de escarabajos diferentes con abundancias de 1-5 individuos, aunque tres casos atípicos presentaron abundancias entre 500 y 4700 individuos. La actividad de los coleópteros es nocturna; luego de alimentarse de flores y de polen se reúnen en un espacio o pseudocámara formada por el pedúnculo y la base de la bráctea que envuelve la inflorescencia, donde se reproducen. Tan sólo *Cyclocephala forsteri* participó en la polinización de *Acrocomia aculeata*, las otras especies fueron visitantes ocasionales, restringidos a la fase masculina, con baja abundancia, y poco polen transportado y depositado, por lo que su participación como polinizadores fue mínima. Los resultados confirman la asociación de escarabajos *Cyclocephala* con inflorescencias de palmas, pero se evidencia su participación mínima como polinizadores eficientes y por lo tanto se descarta la existencia del síndrome de polinización por escarabajos en la familia. Aunque las palmas presentan características similares a las enunciadas en el síndrome de polinización por escarabajos, la carencia de una cámara de polinización determina que el síndrome de polinización por escarabajos no sea un mecanismo adaptativo de polinización en palmas, y se recomienda evaluación detallada antes de incluir una especie en particular dentro del grupo de plantas con polinización por escarabajos.

Key words: endotermia, cámara de polinización, cantarofilia, síndromes de polinización

Introducción

Cyclocephala es considerado el género de escarabajos más diverso dentro de la subfamilia Dynastinae (Scarabaeidae: Coleóptera), con aproximadamente 350 especies descritas (Ratcliffe & Cave 2006, 2008), distribuidas exclusivamente en América, principalmente en Centro y Sur América (Ratcliffe 2003, Ratcliffe & Cave 2006). En Colombia se encuentran cerca de 104 especies, pobremente estudiadas (Neita datos sin publicar).

Los adultos de *Cyclocephala* son de hábitos nocturnos, frecuentemente atraídos por la luz artificial durante la noche; las larvas se alimentan de materia orgánica del suelo y de raíces de plantas (Stechauner-Rohringer & Pardo-Locarno 2010). Debido al daño a las raíces de plantas cultivadas se les considera plagas de cultivos agrícolas y por lo tanto de importancia económica (Rodrigues *et al.* 2010). Aunque los adultos consumen tejidos florales de las estructuras reproductivas y causan un efecto negativo en la eficiencia reproductiva, se les reconoce principalmente por el papel que cumplen como polinizadores (Schatz 1990).

La participación de *Cyclocephala* en la polinización de plantas neotropicales ha sido ampliamente demostrada. Aunque según Schatz (1990) cerca de 900 especies de plantas son polinizadas por este grupo de coleópteros, Moore (2011) planteó que son solo cerca de 129 especies de plantas las que realmente presentan evidencia de polinización por escarabajos. Dentro de las principales familias de plantas polinizadas por especies de *Cyclocephala* se encuentran Annonaceae (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991, Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003, Braun & Gottsberger 2012), Araceae (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1991, García-Robledo *et al.* 2004, Maia *et al.* 2010), Nymphaeaceae (Prance 1980, Reynolds & Prance 1991), Apocynaceae (Gottsberger 1986), Cyclanthaceae (Bernhardt 2000), Calycanthaceae (Staedler *et al.* 2007), y Magnoliaceae (Dieringer *et al.* 1999, Gottsberger *et al.* 2012).

La polinización realizada por las especies de *Cyclocephala* es altamente especializada, y la evidencia más importante de esta especialización la determina la presencia de una cámara de polinización (Gottsberger 1990, 1999). La cámara de polinización es una modificación de la estructura floral que funciona como un sitio de encuentro, refugio y apareamiento de los insectos (Gottsberger 1990, Maia *et al.* 2010). En la cámara, los escarabajos, de manera sincronizada, son atraídos, atrapados, alimentados y liberados en el momento exacto de la receptividad y liberación de polen, con lo cual se asegura la polinización cruzada necesaria

para la reproducción en la mayoría de las plantas que polinizan (Gottsberger 1990, 1999, Bernhardt 2000, Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003); por su parte, los escarabajos se alimentan, encuentran parejas y se reproducen dentro de la cámara (Maia & Schlindwein 2006, Maia *et al.* 2010).

La similitud en los mecanismos especializados y convergentes de polinización de especies de *Cyclocephala* en las familias Annonaceae, Araceae y Nymphaeaceae ha servido para plantear la existencia del síndrome de polinización por escarabajos “Beetle polinización” (Schatz 1990). Dicho síndrome de polinización ha sido ampliamente aceptado y ha servido para validar la existencia de mecanismos especializados de polinización o síndromes de polinización por insectos (Faegri, & van der Pijl 1979).

Aunque en estudios previos sobre polinización de palmas neotropicales se registran con frecuencia diferentes especies de *Cyclocephala* entre sus visitantes florales (Henderson 1986, Barfod *et al.* 2011), su participación como polinizadores de especies de palmas aún no es clara. Algunos estudios sugirieron una participación activa como polinizadores (Henderson 1986, Scariot *et al.* 1991, Henderson 2002, Voeks 2002), lo que conllevó a que frecuentemente se cite a las palmas como una más de las familias que presentan el síndrome de polinización por escarabajos (Henderson 1986). Sin embargo, otros estudios plantean una participación limitada en la polinización (Listabarth 1992, Barfod *et al.* 2011) y otros descartaron la participación eficiente de este grupo de insectos como polinizadores de palmas (Bernal & Ervik 1996, Núñez *et al.* 2005, Núñez & Rojas 2008). Estas posiciones contrastantes sobre el papel de especies de *Cyclocephala* como polinizadores de palmas hace necesario una revisión crítica más detallada, que involucre un análisis cualitativo y cuantitativo de la participación de las especies de *Cyclocephala* que visitan flores de palmas.

Por todo lo anterior, la presente investigación pretendió llenar este vacío, mediante el registro y la evaluación de la composición, eficiencia y el grado de asociación de las especies de *Cyclocephala* que visitan las inflorescencias de palmas neotropicales. Los interrogantes planteados fueron los siguientes: ¿Cuáles especies de *Cyclocephala* visitan

inflorescencias de palmas en Colombia?, ¿cuáles especies de *Cyclocephala* han sido registradas en inflorescencias de palmas en otros países?, ¿las especies de *Cyclocephala* participan de manera eficiente en la polinización de palmas neotropicales?, y ¿en palmas silvestres se presenta el síndrome de polinización por escarabajos como se presenta en otras familias de plantas tropicales?

Materiales y métodos

Fase de campo. El esquema de trabajo de campo tuvo dos enfoques. 1. Un muestreo intensivo en donde de manera continua y entre el 2009 y 2013 se realizó el seguimiento de los visitantes florales incluidas las especies de *Cyclocephala* en estudios sobre biología reproductiva de las especies de palmas *Acrocomia aculeata*, *Attalea butyracea*, *A. insignis*, *A. maripa*, *Oenocarpus bataua*, *O. minor*, *Socratea exorrhiza* y *Syagrus sancona* en la Orinoquia Colombiana (Núñez 2014). Las zonas donde se encontraron las especies de palmas y donde se colectaron las muestras de visitantes se describen en el anexo 1. Estas áreas se caracterizan por presentar poblaciones de palmas creciendo entremezcladas en relictos de bosque de galería y sabanas estacionales. 2. Un muestreo más general, en donde de manera rápida y con salidas de 5 a 10 días se visitaron poblaciones de palmas silvestres en al menos 60 localidades de Colombia (Figura 1, Anexo 1), y dependiendo de palmas con inflorescencias activas se colectaron todos los visitantes de una a tres inflorescencias y se realizaron observaciones de insectos en las inflorescencias, se colectaron insectos en fase femenina para evaluar cargas polínicas y se colectaron todos los visitantes florales incluyendo las especies de *Cyclocephala*. Las características generales de las especies muestreadas, localidad, número de palmas muestreadas y aspectos reproductivos de cada especie de palma se describen en el Anexo 1.

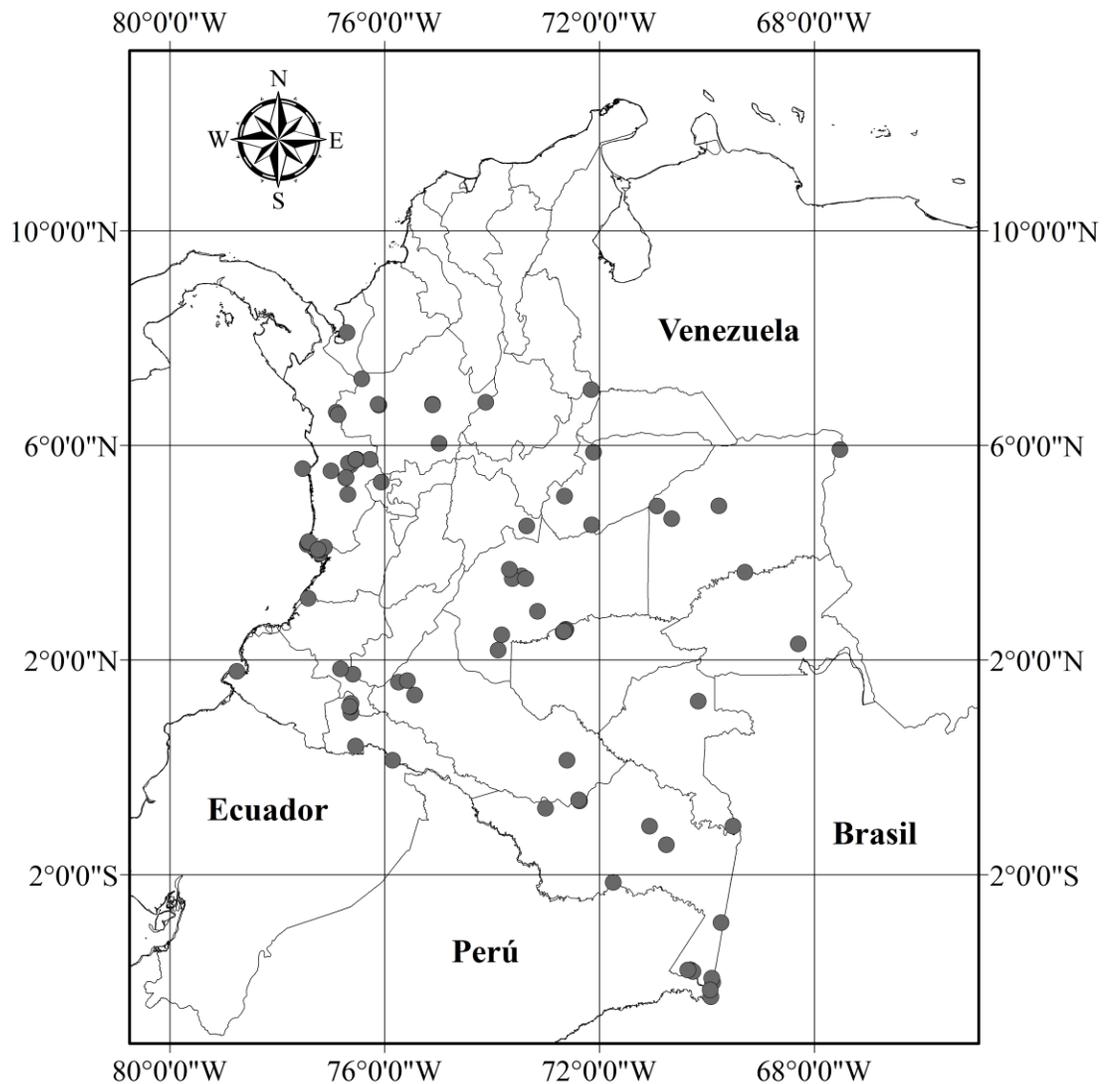


Figura 1. Puntos de muestreo y observación de visitantes florales de palmas en Colombia. Cada punto representa una localidad donde se muestrearon palmas en estado reproductivo.

Las colectas de visitantes florales se realizaron accediendo directamente a las inflorescencias, a las más altas se llegaron utilizando escaleras y equipo de ascenso. Cada inflorescencia fue embolsada y mediante sacudidas se recolectaron todos los visitantes que llegaron a las inflorescencias. Para cada especie de palma se registró, la región de colecta, el sexo y el estado de la fase reproductiva en cada inflorescencia; para las especies de *Cyclocephala* se registró la abundancia en fase masculina y femenina de las palmas monoicas, en los machos y hembras en el caso de las palmas dioicas.

Fase de laboratorio. Se separaron todos los escarabajos del resto de los insectos capturados, utilizando un estereoscopio Leica Zoom 2000 y a partir de rasgos morfológicos se separaron las morfo especies de *Cyclocephala*. De cada morfo especie seleccionada se tomaron 5 individuos machos, se montaron en seco, se estudió su genitalia y se identificaron las especies utilizando claves de Endrödi (1985), y Ratcliffe (2002, 2003).

Una vez definidas las especies, se almacenaron en frascos de vidrio con alcohol al 96%, con su respectiva etiqueta y un código diferenciable. Se generó una colección de referencia con todas las especies en líquido y se montaron tres especímenes de cada especie. Una muestra de referencia de las especies de *Cyclocephala* asociados a palmas de Colombia se depositó en la colección de entomología del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional, Bogotá (ICN-MHN).

Riqueza. Para tener una aproximación del número de especies de *Cyclocephala* asociadas a las inflorescencias de palmas, la riqueza se cuantificó a partir de una curva de acumulación de especies utilizando EstimateS version 8 (Colwell 2006) y a partir de colectas de insectos realizadas en 58 especies de palmas en 60 localidades de Colombia (Figura 1). Se evaluó la curva con estimadores no paramétricos Sobs, Unique, Jackknife 1 y Bootstrap (Villareal *et al.* 2006).

Abundancias. La abundancia relativa de cada especie de *Cyclocephala* se calculó como la suma de las abundancias parciales de tres colectas realizadas durante los tres primeros días de anthesis de cada inflorescencia en el muestreo intensivo y del número de individuos encontrado en cada colecta en el muestreo rápido. Las colectas se realizaron entre las 05:00 y 7:00 horas y las 18:00 y 20:00 horas, horario con mayor probabilidad de encontrar especies de *Cyclocephala* en las inflorescencias.

Adicionalmente, se determinó la variación temporal (durante 12 meses) de la visita, a partir de la evaluación de las abundancias en cinco especies de *Cyclocephala* asociadas a cinco especies diferentes de palmas de la Orinoquia Colombiana. *C. forsteri* asociado a *Acrocomia aculeata*, *C. amazona* asociado a *Attalea butyracea*, *C. discicollis* asociado a *Attalea insignis*, *C. discolor* asociado a *Oenocarpus bataua*, y *Cyclocephala* sp.1

asociado a *Syagrus sancona*. Para ello, cada mes y a lo largo de un año (2012), se colectaron los visitantes en tres inflorescencias de cada especie y se determinó la abundancia relativa de cada especie de *Cyclocephala*.

Comportamiento. El comportamiento se basó en las observaciones resultado del seguimiento a las palmas *Acrocomia aculeata*, *Attalea insignis* y *Oenocarpus bataua* debido a que fueron las palmas con mayor actividad y constancia en la visita de especies de *Cyclocephala*. Las observaciones se realizaron en inflorescencias de individuos distintos de cada palma y durante todo ciclo reproductivo de cada inflorescencia y con intervalos de 12 horas; en la madrugada entre las 05:00 y 7:00 horas y al final de la tarde-noche entre las 17:00 y 20:00 horas. Se tuvo en cuenta la hora de llegada y salida de los insectos, la actividad dentro de la inflorescencia. En el momento de mayor actividad de los escarabajos dentro de las inflorescencias, se realizaron registros audiovisuales utilizando una cámara de video HD, JVC Everio GZ-HD30U y una cámara fotográfica Canon EOS 7D-HD.

Valor de importancia como polinizadores. Se cuantificó el papel en la polinización en once especies de *Cyclocephala* asociados a las palmas *Acrocomia aculeata*, *Attalea butyracea*, *A. insignis*, *A. maripa*, *Oenocarpus bataua*, *O. mapora*, y *Syagrus sancona* en la Orinoquia de Colombia, debido a que estas fueron las únicas especies que recibieron visitas de los escarabajos en las fases masculina y femenina. La importancia se cuantificó a partir del índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa como polinizador (IRP) asociados a palmas propuesto por Núñez & Rojas (2008). El índice relaciona la capacidad de transporte de polen desde la flor masculina (CTP), la eficiencia en el transporte de polen a las flores femeninas (ETP), la abundancia (A) de visita a flores femeninas y la fidelidad (F). Para determinar el CTP y ETP se capturaron individualmente 10 insectos de cada especie de escarabajo y se preservaron en alcohol al 70 %. En el laboratorio se procedió a la separación y conteo de las cargas de polen presente en los cuerpos de los insectos siguiendo la técnica de Núñez *et al.* (2005). La fidelidad se calculó a partir de la formula $F = 1/n$, donde n= número de especies de palmas visitadas.

Asociación. El grado de asociación entre especies de *Cyclocephala* y palmas se analizó a partir de una red compleja. La red permite conocer la fuerza de la asociación a partir

del número de enlaces (Guimarães *et al.* 2007). Construimos una matriz cualitativa ($P \times C_m$, $P \times C_f$) entre las palmas (P) y las especies de *Cyclocephala* que las visitaron (C), para la fase masculina (C_m), la fase femenina (C_f) y para los insectos cargados con polen ($P \times C_p$). La red se construyó con todas las especies de *Cyclocephala* asociadas a palmas neotropicales, que incluyó tanto las especies encontradas en Colombia como las reportadas en otros estudios previamente publicados. En las matrices, la interacción se representa con 1 cuando ocurre y 0 cuando es ausente. Para cada matriz calculamos los principales parámetros cualitativos y cuantitativos de la red (estructura de la red, ensamblaje, grado de anidamiento, conectancia, grado de asociación) que nos permiten entender la asociación. Los parámetros fueron calculados con las librerías Bipartite, Vegan y Network (Dormann *et al.* 2009) con software R (ver. 2.11.1, R Development CoreTeam 2010).

Clasificación del tipo de interacción Palma-*Cyclocephala*: Con base en los resultados de asociación, comportamiento y polinización se categorizaron todas las especies de *Cyclocephala* de acuerdo a cuatro categorías que relacionan costo-beneficio de las interacciones biológicas según (Kearns & Inouye 1993): **Mutualismo positivo (+/+)**: Cuando existe una dependencia de la palma por el insecto y este participa de forma efectiva en la polinización. **Mutualismo facultativo (0/+)**: Cuando es visitante ocasional de varias palmas y ocasional polinizador, poco efectivo. **Antagonismo facultativo (-/-)**: Cuando ocasionalmente visita la palma pero en grandes cantidades actuando como florívoro; no participa en la polinización y por el contrario destruye flores afectando el participación en la polinización. **Relación Neutra (?/?)**: Cuando visita muy esporádica y en bajas abundancias; no participa en polinización pero tampoco afecta el proceso de polinización

Resultados

Riqueza y composición. Se encontraron 33 especies de *Cyclocephala* visitando inflorescencias de palmas neotropicales, de las cuales 24 se registraron visitando las inflorescencias de palmas en Colombia (Tabla 1), las nueve restantes, fueron registradas como visitantes de otras especies de palmas neotropicales (Tabla 3). De las especies visitantes de palmas en Colombia se logró identificar 30 a nivel de especie y tres como morfoespecie debido a que en las colectas no se encontraron machos para la extracción de la genitalia necesaria para la identificación.

Las curvas de acumulación de especies y sus estimadores generados a partir de los datos en cada colecta mostraron que sólo a partir de la colecta en 35 especies de palmas la curva comienza a saturarse, aunque no alcanzó la asíntota, lo que significa que el número de

especies *Cyclocephala* asociadas a inflorescencias de palmas es mayor, en consecuencia, se espera que aparezcan más especies al aumentar la colecta de visitantes de otras especies de palmas (Figura 2).

De las 58 especies de palmas muestreadas en Colombia, se encontraron especies de *Cyclocephala* en 40 de ellas, y con las especies reportados en otros trabajos llegó a 40 especies de palmas neotropicales. La mayor asociación se encontró en especies de los géneros *Attalea* y *Bactris* ya que ocho y siete especies respectivamente fueron visitadas por los escarabajos, le siguieron en su orden especies del género *Oenocarpus* con cuatro especies visitadas, los géneros *Phytelephas*, *Syagrus* y *Wettinia* con dos especies de cada uno y *Acrocomia*, *Socratea* y *Mauritia* con una especie de cada género visitada por estos coleópteros (Tabla 1).

Attalea insignis con seis especies de *Cyclocephala* en una única localidad fue la palma que recibió mayor número de escarabajos, seguida de *Acrocomia aculeata*, *Bactris wendendliana*, *Oenocarpus bataua*, *O. bacaba*, y *Phytelephas macrocarpa* con tres especies cada una pero de diferentes localidades; las restantes especies de palmas tan sólo recibieron una y dos escarabajos. Por otra parte, *Cyclocephala amazona* fue el escarabajo que mayor número de especies de palmas visitó con 20 especies de palmas, seguido de *C. brittoni*, *C. guianae* y *C. stictica* con tres especies, las restantes fueron específicas de una especie de palma

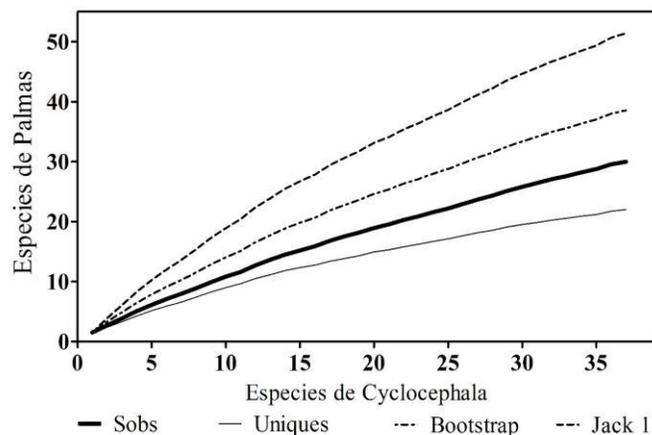


Figura.2 Curva de acumulación de especies de *Cyclocephala* asociadas a palmas en Colombia

Tabla 1. Especies de *Cyclocephala* visitantes de inflorescencias de palmas en Colombia. Símbolos indicados como: Reg= Región geográfica de Colombia donde fue encontrado: And= región Andina, Ama: Región Amazónica, Ori: región Orinoquia, Pac: región Pacífica. R-A= Rango de la abundancia. Rec= recurso aprovechado, p= polen y t= tejidos. Pol= polen en cuerpo de insecto.

Sp	Especie de <i>Cyclocephala</i>	Palma	Reg	R-A	Rec	Pol	Int
1	<i>Cyclocephala amazona</i> Linnaeus	<i>Acrocomia aculeata</i>	Ori	1-25	p, t	S	+/+
		<i>Attalea amygdalina</i>	And	1-8	p, t	N	?/?
		<i>Attalea butyracea</i>	Ori	2-25	p, t	N	?/?
		<i>Attalea cohune</i>	And	1-2	p, t	N	?/?
		<i>Attalea maripa</i>	And	1-5	p, t	SI	+/0
		<i>Attalea nucifera</i>	And	1-5	p, t	SI	+/0
		<i>Bactris gasipaes</i> var. <i>gasipaes</i>	Ama	1-50	p, t	N	-/-
		<i>Bactris gasipaes</i> var. <i>chichagui</i>	Ori	2-500	p, t	N	-/-
		<i>Bactris hondurensis</i>	Pac	1-2	p, t	S	+/0
		<i>Bactris major</i>	Ori	1-7	p, t	N	+/0
		<i>Mauritia flexuosa</i>	Ori	1-2	p, t	N	+/0
		<i>Oenocarpus minor</i>	Pac	1-3	p, t	N	+/0
		<i>Socratea exorrhiza</i>	Pac	1-2	p, t	N	+/0
		<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Pac	1-5	p, t	N	+/0
		<i>Syagrus sancona</i>	Ori	1-6	p, t	S	+/0
		<i>Wettinia quinaria</i>	Pac	1-5	p, t	N	+/0
<i>Wettinia radiata</i>	Pac	1-4	p, t	S	+/0		
2	<i>Cyclocephala brittoni</i> Endrödi	<i>Bactris barronis</i>	Ama	1-5	p, t	S	+/0
		<i>Bactris coloradonis</i>	Ama	1-5	p, t	N	+/0
3	<i>Cyclocephala brevis</i> Höhne	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Ama	2-4	p, t	S	+/0
4	<i>Cyclocephala discicollis</i> , Arrow	<i>Attalea insignis</i>	Ori	1-5	p, t	N	-/-
5	<i>Cyclocephala discolor</i> , Herbst	<i>Oenocarpus bataua</i>	Ama And, Ori Pac	2-25	p, t	S	0/+
6	<i>Cyclocephala forsteri</i> , Endrödi	<i>Acrocomia aculeata</i>	Ori	1-1000	p, t	N	+/0
7	<i>Cyclocephala guianae</i> , Endrödi	<i>Oenocarpus bacaba</i>	Ama	2-5	p, t	S	+/0
		<i>Oenocarpus bataua</i>	Ama	1-50	p, t	N	+/0
		<i>Syagrus smithii</i>	Ama	2-5	p, t	S	+/0
8	<i>Cyclocephala hielkemaorum</i> , Ratcliffe	<i>Attalea maripa</i>	Ama	1-5	p, t	N	+/0
9	<i>Cyclocephala inca</i> Endrödi	<i>Attalea insignis</i>	Ori	2-25	p, t	S	+/0

10	<i>Cyclocephala marginalis</i> Kirsch	<i>Oenocarpus bataua</i>	And Pac	1-5	p, t	N	??
11	<i>Cyclocephala marginicollis</i>	<i>Attalea insignis</i>	Ori	2-25	p, t	S	+/0
12	<i>Cyclocephala melanocephala</i> , Fabricius	<i>Bactris major</i>	Ori	1-2	p, t	S	+/0
13	<i>Cyclocephala melanopoda</i> , Ratcliffe	<i>Oenocarpus bataua</i>	Ama	1-5	p, t	N	+/0
14	<i>Cyclocephala monacha</i> , Ratcliffe	<i>Bactris corocilla</i>	Ori	2-2	p, t	S	+/0
15	<i>Cyclocephala maffafa</i> Burmeister,	<i>Attalea cohune</i>	And	1-5	p, t	N	+/0
16	<i>Cyclocephala pardolocarni</i> Dechambre	<i>Bactris pilosa</i>	And	2-12	p, t	S	+/0
17	<i>Cyclocephala prolongata</i> Arrow	<i>Attalea amygdalina</i>	And	1-2	p, t	N	+/0
17	<i>Cyclocephala quadripunctata</i> Hönhe,	<i>Attalea insignis</i>	Ori	2-50	p, t	S	+/0
18		<i>Phytellephas macrocarpa</i>	Ama	1-5	p, t	N	+/0
19	<i>Cyclocephala santarite</i> , Ratcliffe	<i>Attalea insignis</i>	Ori	2-50	p, t	S	+/0
20	<i>Cyclocephala stictica</i> , Burmeister	<i>Oenocarpus bataua</i>	Ori	1-5	p, t	N	+/0
21	<i>Cyclocephala sp. 1</i>	<i>Syagrus sancona</i>	Ori	1-5	p, t	S	+/0
22	<i>Cyclocephala sp2</i>	<i>Wettinia kalbreyeri</i>	And	3	p, t	N	+/0
23	<i>Cyclocephala sp3</i>	<i>Oenocarpus balickii</i>	Ama	2	p, t	S	+/0
24	<i>Cyclocephala vidanoi</i> Dechambre	<i>Bactris setulosa</i>	Pac	1-5	p, t	N	+/0

Abundancias. El número de individuos de las especies de *Cyclocephala* que visitaron las inflorescencias de palmas fue muy variable en cada colecta y entre las especies de palmas. De acuerdo a las abundancias se clasificaron los escarabajos en tres grupos: baja, intermedia y alta abundancia. En el primer grupo de *Cyclocephala* con baja abundancia, se encontraron solo 1-5 individuos visitando las inflorescencias de las especies de palmas; este grupo incluyó la mayoría de las especies de escarabajos (Tabla 1). El segundo grupo con abundancias intermedias (1-50 individuos) no fue muy frecuente: se destacaron en este grupo *C. amazona* en inflorescencias de *Bactris gasipaes gasipaes*, *C. guianae* en inflorescencias de *Oenocarpus bataua*, *C. quadripunctata* y *C. santarite* en inflorescencias de *Attalea insignis*. En el tercer grupo, con alta abundancia (500 a 4700 individuos) se presentaron en *C. amazona* visitando las inflorescencias de *Attalea insignis* *Bactris gasipaes va chichagui*, *C. forsteri* visitando las

inflorescencias de *Acrocomia aculeata* y en *C. discicollis* y *C. marginicollis* visitando las inflorescencias de *Attalea insignis* (Tabla 1).

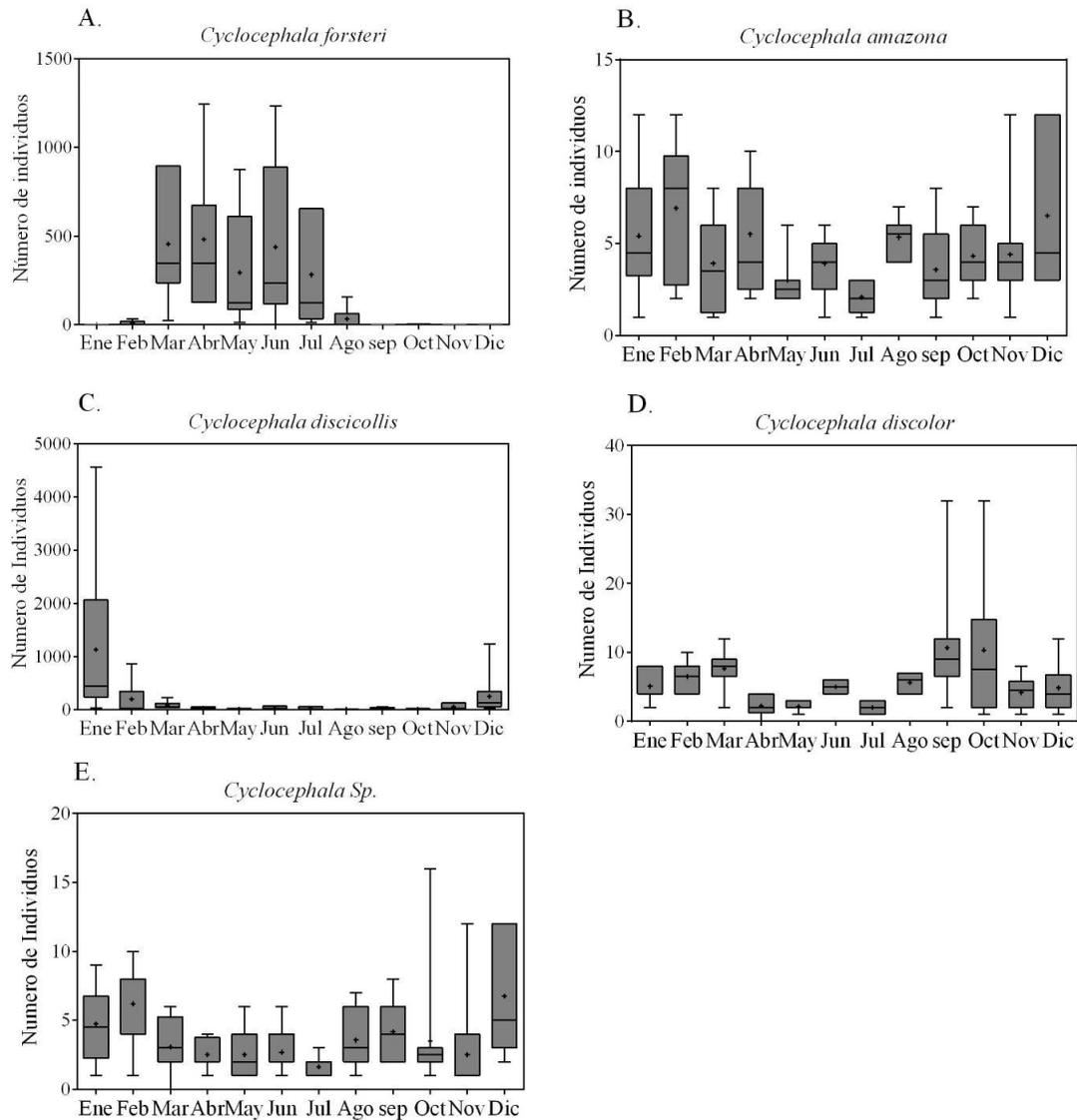


Figura. 3. Variación mensual de la abundancia de especies de *Cyclocephala* en inflorescencias de cinco especies de palmas de la Orinoquia colombiana. *Cyclocephala forsteri* en *Acrocomia aculeata*, *Cyclocephala Amazona* en *Attalea butyracea*, *C. discicollis* en *A. insignis*, *C. discolor* en *Oenocarpus bataua* y *Cyclocephala sp1* en *Syagrus sancona*

En todas las palmas la visita y mayor abundancia de visitantes se presentó en la fase masculina de las palmas monoicas o en las inflorescencias masculinas en las palmas

dioicas. En inflorescencias femeninas y en la fase femenina generalmente no ocurrió visita o la abundancia de los escarabajos fue muy baja.

Las especies de *Cyclocephala* no presentaron estacionalidad, se les puede encontrar visitando las inflorescencias a lo largo del año. Sin embargo, las abundancias de las especies de *Cyclocephala* si vararon mes a mes en las cinco especies de palmas en las que se evaluó la variación temporal, y esta variación estuvo determinada por la producción de inflorescencias y el período de floración: en presencia de flores en anthesis fue frecuente encontrar los escarabajos entre de los visitantes florales (Figura 3).

Asociación. La asociación de las especies de *Cyclocephala* con las inflorescencias de palmas neotropicales observada a través de la red compleja, muestra que la mayoría de los coleópteros se asocian a una sola especie de palma, mientras pocos lo hacen a dos o más palmas y tan sólo *Cyclocephala amazona* generó nodos de asociación con varias especies de palmas. En cambio sí fue común que una inflorescencia fuera visitada por varias especies de *Cyclocephala*. (Figura 4)

Por otra parte la topología de la red es diferencial entre las fases masculina, femenina y con los escarabajos polinizadores; la mayor diversidad, el mayor número de número de enlaces y el número medio de interacciones por inflorescencia se presenta en las inflorescencias masculina y disminuye sustancialmente en la fase femenina y en los insectos cargados con polen (tabla La inflorescencias la fase masculina fueron visitadas por 30 especies de insectos (Figura 4A), una sola especie no se encontró en fase masculina, en la fase femenina las palmas fueron visitadas por 19 especies (Figura 4B), de los cuales 11 especies transportaron polen en sus cuerpos (Figura 4C) y por el comportamiento y contacto con estigmas tan sólo 9 podrían participar en la polinización (Figura 4C).

En general las especies de escarabajos no se comparten entre las especies de palmas, lo que se evidencia por que las 33 especies de escarabajos registrados y una matriz (PxC) máxima posible de 1320 enlaces, se registraron tan sólo 60 enlaces en fase masculina (C_m), 18 en fase femenina (C_f), y 10 con polinizadores (C_p) (Tabla 2). Esto indica que los escarabajos tienen preferencias por una palma en particular, que tienen

rangos de distribución restringida y que pocas veces acceden a varias palmas simpátricas por lo cual los enlaces posibles no se completan. La preferencia de cada insecto por una palma en particular se confirma con el bajo valor en el número medio de interacciones por polinizador, que fue de tan sólo 0.28, en fase masculina y 0.19 en fase femenina y 0.11 en los insectos cargados con polen. En síntesis, la relación palmas-*Cyclocephala* es una asociación débil, restringida localmente y poco eficiente por las pocas especies que visitan flores en fase femenina, que transportan y que depositan el polen.

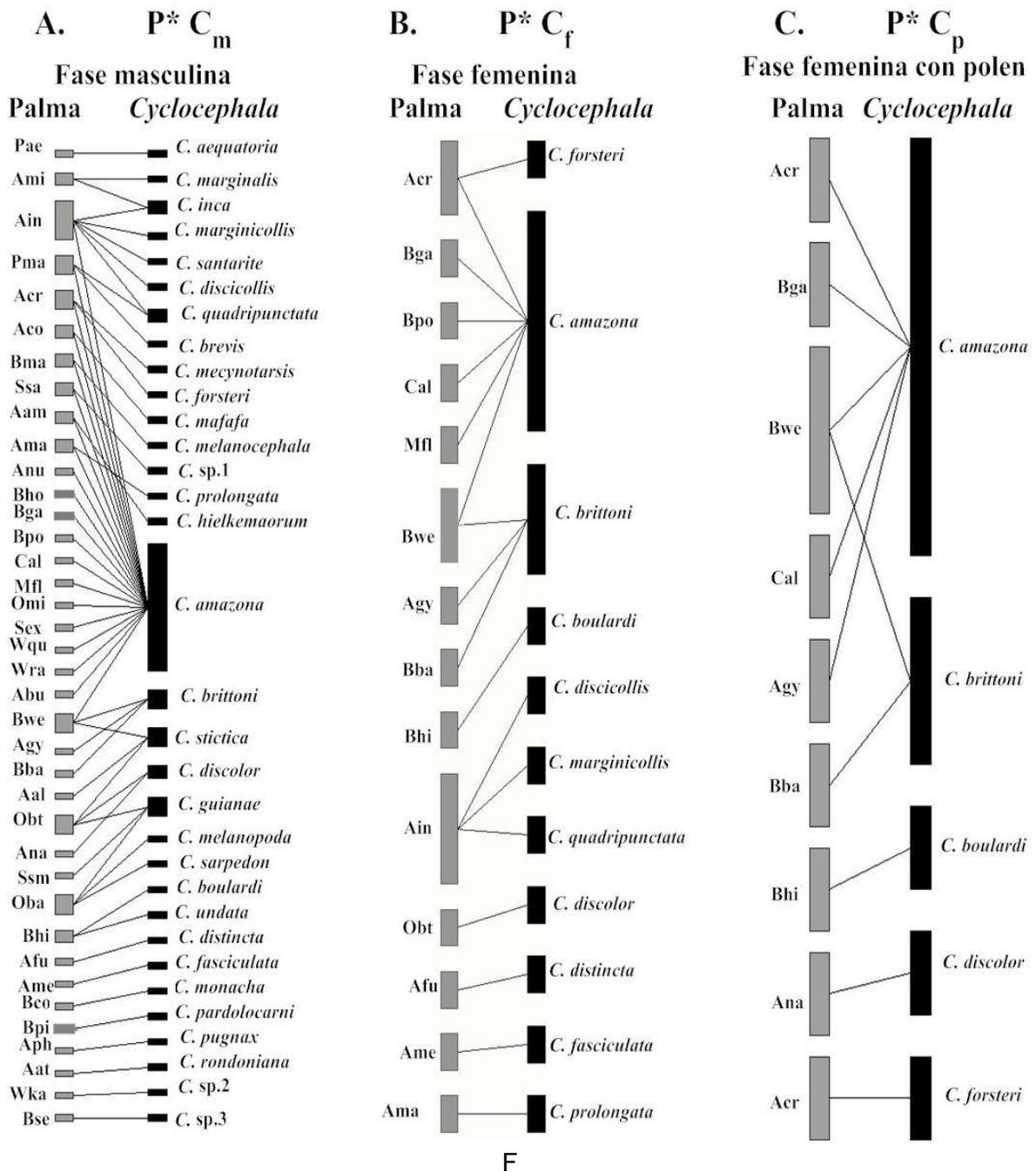


Figura. 4. Red bipartita de la asociación Palmas neotropicales y especies de *Cyclocephala*. Las especies de palmas y escarabajos son representados por rectángulos y la interacción se representa por una línea que las conecta. A. Red de interacción en fase masculina, B. Red de interacción en fase femenina. C. Red de interacción de *Cyclocephala* con cargas polínicas. Ver las abreviaturas de las especies de palma en el anexo 1.

Tabla 2. Índices de la Red Bipartita. Valores calculados en fase masculina, fase femenina y capacidad de transporte de polen, entre especies de *Cyclocephala* y palmas neotropicales

	Masculina	Femenina	Polen
Número de especies de insectos visitantes (I)	33	11	5
Número de especies de palmas (P)	40	14	9
Riqueza de especies	73	25	14
Tamaño de la Matriz (I*P)	1320	154	126
Número total de interacciones registradas	60	18	10
INDICES CUALITATIVOS (Presencia / Ausencia de interacciones)			
Número medio de interacciones por inflorescencia	0.287	0.19	0.11
Número medio de interacciones por polinizador	0.074	0.11	0.066
Conectancia	0.049	0.067	0.083
C-score Insectos	0.93	0.88	0.93
C-score Palmas	0.733	0.8	0.93
Grado de anidamiento	5.4	8.35	0.17
Peso de Anidamiento	0	0	0
INDICES CUANTITATIVOS			
Índice de diversidad interacciones (Shannon)	4.09	3.43	2.99
Índice de equitatividad interacciones (Shannon)	0.57	0.55	0.54
Índice de equitatividad interacciones (Alatalo)	1	1	1
H2 (nivel de la especialización de la red)	0	0	0
Fuerza de interacción asimétrica	0	0	0

Comportamiento. Todas las especies de *Cyclocephala* presentan un patrón de comportamiento similar: la actividad es crepuscular a nocturna, y llegan a la inflorescencia en busca de polen, parejas y refugio. En algunas ocasiones llegan cuando la bráctea peduncular aún no ha abierto (Figura 5A). En las primeras horas se distribuyen a lo largo de la inflorescencia algunos tocan los estigmas (Figura 5B); paulatinamente se van concentrando en el área donde encuentran el alimento (polen y tejidos de las flores) (Figura 5 C-D) y, luego de consumir tejidos florales copulan y se reúnen en un pequeño espacio ubicado entre el pedúnculo floral y la base de la bráctea

peduncular cual funciona como una pseudocámara de agregación y reproducción y está totalmente alejada de las anteras con polen o de los estigmas, por lo cual tienen poco contacto con los estigmas (Figura 5E-F). En dicho lugar permanecen la primera noche al día siguiente algunos de ellos regresan a las flores a seguir consumiendo y luego retornan nuevamente a ese espacio y así hasta por tres días consecutivos si el tamaño de la inflorescencia y el recurso disponible lo permiten. Algunos escarabajos, sin embargo, no salen de la pseudocámara o lo hacen hacia el suelo donde se entierran a ovopositar. En todos los casos, las especies de escarabajos siempre buscan las flores masculinas con polen de tal manera que el contacto con las flores femeninas es ocasional y nunca se concentran en el área de dichas flores

Figura 5. Actividades desarrolladas por *Cyclocephal fosteri* en inflorescencias de *Acrocomia aculeata*, A. Llegada a la espata cerrada. B. Contacto estigmas, C. insectos en cópula, D. Agregación en flores masculinas para consumo de polen y tejidos florales, E-F. Agregación la base del pedúnculo y de la bráctea generando una pseudocámara de reproducción de *Cyclocephala*.

La especie *Attalea insignis* fue la especie que recibió el mayor número de especies, fue visitada por *Cyclocephala amazona*, *C. marginalis*, *C. marginicollis*, *C. inca* y *C. discicollis*, todas las especies se reúnen con diferentes abundancias, pero entre todos pueden llegar hasta 4700 escarabajos en una sola inflorescencia. El comportamiento fue atípico y contrario a lo observado a otras especies, ya que en el transcurso de la primera noche consumen todas las flores destruyendo la inflorescencia y evitando el acceso y actividades del resto de visitantes y polinizadores. La secuencia de este caso se describe en fotografías en la figura 6.

Figura 6. Secuencia de visita, agregación y florivoría en inflorescencias de *Attalea insignis* A. Antesis flor estaminada. B. Llegada de especies *Cyclocephala*. C. consumo de tejidos florales. D. abandono de la inflorescencia

Evaluación de las especies de *Cyclocephala* como Polinizadores: Pocas especies visitaron las palmas en fase femenina y las que lo hicieron, contribuyeron muy poco en el papel de mover y depositar polen. La participación de especies de *Cyclocephala* en el

flujo de polen en cada palma presentó valores muy bajos, tanto en el índice de valor de importancia como polinizador (IVIP), como en el porcentaje o la importancia relativa como polinizador (IRP), el valor más alto registrado fue de 16% del polen transportado y depositado por *C. forsteri*, actuando como co-polinizador en *Acrocomia aculeata* (Tabla 3). Como la mayoría de las especies presentaron abundancias muy bajas en la fase femenina la eficiencia en el transporte de polen fue mínima. Aunque las especies de *Cyclocephala* son grandes, conspicuas y frecuentes en en fase masculina, la asociación con las inflorescencias de la mayoría de las especies de palmas fue del tipo 0/0, (visitante, ocasional sin participación en la polinización); algunas fueron del tipo -/- (relación negativa afectando la polinización); y muy pocas del tipo +/- (dependencia de la palma y polinizador efectivo).

Tabla 3. Eficiencia de especies de *Cyclocephala* en la polinización de especies de palmas en la Orinoquia colombiana. A= abundancia en fase femenina, CTP= Polen saliendo de fase masculina, ETP= Polen llegando a flores femeninas, C= Constancia en fase femenina, F= Frecuencia en fase femenina. IVIP= Índice de valor de importancia insecto como polinizador, IRIP= Importancia relativa insecto como polinizador

Especie	A	CT P	ETP	C	F	IVP	IRIP (%)	Palmas
<i>C. amazona</i>	14	256	125	0,5 8	0,003	501120	0,001	<i>A. butyracea</i>
<i>C. discicollis</i>	2	124	65	1	0,5	8060	0,0001	<i>A. insignis</i>
<i>C. discolor</i>	2	348	204	0,5 8	0,5	41175	0,004	<i>O. bataua</i>
<i>C. forsteri</i>	52	654	3446	1	1	27720313	16,25	<i>A. aculeata</i>
<i>C. inca</i>	1	25	12	1	0,33	99	0,0001	<i>A. insigni</i>
<i>C. marginalis</i>	8	256	125	0,5 8	0,5	909440	0,0002	<i>A. butyracea</i>
<i>C. marginicollis</i>	1	25	12	1	0,33	99	0,0001	<i>A. insignis</i>
<i>C. quadripunctata</i>	6	23	3	0,5	0,33	68,31	0,00001	<i>A. insignis</i>
<i>C. santaritae</i>	8	2	3	0,5	0,33	7,92	0,00001	<i>A. insignis</i>
<i>Cyclocephala</i> sp.1	5	26	125	0,5 8	0,5	14137,5	0,00001	<i>S. sancona</i>
<i>C. stictica</i>	2	145	204	0,5 8	0,5	17156,4	0,0005	<i>O. mapora</i>

Discusión

Los adultos de las especies de *Cyclocephala* son visitantes florales generalistas que han sido registrados en por lo menos 129 especies de plantas, pertenecientes a 14 diferentes familias (Moore 2011). La importancia como principales polinizadores se presenta principalmente en especies de las familias Araceae y Annonaceae (e.g. Bernhardt 2000, Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003, Maia & Schlindwein 2006), la participación como polinizadores secundarios o eventuales se presenta en especies de las familias Magnoliaceae y Nymphaeaceae (Dieringer *et al.* 1999, Gottsberger *et al.* 2012), y una participación esporádica en especies de las familias Cyclanthaceae (Bernhardt 2000), Cactaceae, Solaneceae entre otras (Moore 2011).

Los resultados de este estudio confirmaron la asociación de especies de *Cyclocephala* con especies de la familia Arecaceae (Tabla 1), ya que 33 especies, 24 de ellas en Colombia fueron encontradas vistando inflorescencias de diferentes especies de palmas (Tabla 3). Pero se evidenció mínima participación como polinizadores eficientes y por lo tanto se descarta la existencia del síndrome de polinización por escarabajos en la familia. Debido a su tamaño, la producción de inflorescencias a lo largo del año, termógenicas y a la producción de gran cantidad de polen, las inflorescencias de palmas atraen gran cantidad de insectos incluyendo las especies *Cyclocephala*, las cuales acceden en busca de polen, tejidos florales y de lugares para encontrar pareja y reproducirse (Bernal & Ervik 1996, KÜchmeister *et al.* 1998, Núñez & Rojas 2008).

Los resultados muestran que un porcentaje alto de las especies de palmas estudiadas, que incluyen una amplia gama de linajes dentro de la familia Arecaceae, no presentaron especies de escarabajos como visitantes de sus inflorescencias (ver anexo 1), entre ellas se encontraron especies de *Ceroxylon*, *Chamaedorea*, *Elaeis*, *Iriarte*, *Geonoma* y *Euterpe* entre otras. Esto indica que hay una preferencia y asociación diferencial de los escarabajos por grupos particulares de palmas. En familias como Annonaceae y Araceae también ocurre una asociación preferencial por especies de los géneros *Anona* en Annonaceae (Gottsberger 1999), y *Philodendron*, *Xanthosoma*, *Dieffenbachia*, *Caladium* y *Montrichardia* en Araceae (Pellmyr 1985, Beath, 1999, Gibernau & Barabe 2000, Gibernau *et al.* 2003, García-Robledo *et al.* 2004)

Los escarabajos presentaron mayor preferencia por especies de los géneros *Attalea* y *Bactris*, tal preferencia fue observada tanto en las especies examinadas en Colombia (Tabla 1) como en las reportadas en otros trabajos (Tabla 3). Aunque también visitaron, en menor proporción inflorescencias de los géneros *Oenocarpus*, *Wettinia*, *Syagrus* y *Astrocaryum*. Las especies de palmas que fueron visitadas se caracterizan por ser palmas monoicas, dicogámicas, con la producción de gran cantidad de flores y polen como recompensa, anthesis nocturna o crepuscular, termogénicas y la producción de aromas específicos para atraer visitantes específicos (Küchmeister *et al.* 1998, Núñez & Rojas 2008).

Debido a que algunos de los rasgos de las especies de palmas visitadas por *Cyclocephala* se comparten con otras familias de plantas polinizadas por escarabajos, son la evidencia de convergencia evolutiva entre familias de plantas neotropicales (Bernhardt 2000) y aunque la existencia de los rasgos compartidos por convergencia planteó también la semejanza en los mecanismos de polinización y tipos de polinizadores (Bernhardt 2000), los resultados de este estudio permite plantear que el simple hecho de compartir rasgos morfológicos no asegura mecanismos de polinización semejantes y menos participación eficiente de polinizadores.

Tabla 4. Especies de *Cyclocephala* y palmas en bosques neotropicales. Símbolos indicados como: Poli, participación en polinización 1= polinizador, 0= No polinizador y NR= no reportada. País= País donde fue realizado el trabajo.

Especie de <i>Cyclocephala</i>	Palma	Pol	País	Referencia
<i>Cyclocephala aequatoria</i> Endrodi	<i>Phytelephas aequatorialis</i>	0	Ecuador	Ervik <i>et al.</i> 1999
<i>Cyclocephala amazona</i> Linnaeus	<i>Acrocomia aculeata</i>	1	Colombia	En este trabajo
	<i>Attalea amygdalina</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Attalea cohune</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Attalea nucifera</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Attalea butyracea</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Attalea maripa</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Attalea insignis</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Bactris gasipaes</i>	0	Colombia	Beach 1984
	<i>Bactris gasipaes</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Bactris major</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Bactris hondurensis</i>	0	Colombia	En este trabajo	

	<i>Bactris porchiana</i>	1	Costa Rica	Beach 1984
	<i>Bactris wendlandiana</i>	1	Costa Rica	Bullock 1981
	<i>Cryosophila albida</i>	0	Costa Rica	Henderson 1984
	<i>Oenocarpus minor</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	0	Colombia	Bernal & Ervik 1996
	<i>Socratea exorrhiza</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Syagrus sancona</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Wettinia quinaria</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Wettinia radiata</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Mauritia flexuosa</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala boulardi</i> Dechambre	<i>Bactris hirta</i>	NR	Brasil	Küchmeister <i>et al.</i> 1998
<i>Cyclocephala brevis</i> Höhne	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala brittoni</i> Endrödi	<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	NR	Brasil	Küchmeister <i>et al.</i> 1998
	<i>Bactris wendlandiana</i>	1	Costa Rica	Bullock 1981
	<i>Bactris barronis</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala discicollis</i> , Arrow	<i>Attalea insignis</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala discolor</i> , Herbst	<i>Aphandra natalia</i>	NR	Ecuador	Ervik <i>et al.</i> 1999
	<i>Oenocarpus bataua</i>	0	Colombia	Nuñez & Rojas 2008, En este trabajo
<i>Cyclocephala fasciolata</i> , Bates	<i>Astrocaryum mexicanum</i>	0	México	Burquéz <i>et al.</i> 1987
<i>Cyclocephala forsteri</i> , Endrödi	<i>Acrocomia aculeata</i>	1	Colombia	Scariot <i>et al.</i> 1991, En este trabajo
<i>Cyclocephala guianae</i> , Endrödi	<i>Oenocarpus bacaba</i>	0	Colombia	Küchmeister <i>et al.</i> 1998
	<i>Oenocarpus bataua</i>	0	Colombia	
	<i>Syagrus smithii</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala hielkemaorum</i> , Ratcliffe	<i>Attalea maripa</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala inca</i> Endrödi	<i>Attalea insignis</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Attalea microcarpa</i>	0	Brasil	Küchmeister <i>et al.</i> 1998
<i>Cyclocephala marginalis</i> Kirsch	<i>Attalea microcarpa</i>	0	Brasil	Küchmeister <i>et al.</i> 1998
	<i>Oenocarpus bataua</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala marginicollis</i> Arrow	<i>Attalea insignis</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala</i>	<i>Acrocomia aculeata</i>	0	Brasil	Scariot <i>et al.</i> 1991

<i>mecynotarsis</i>				
<i>Cyclocephala melanocephala</i> , Fabricius	<i>Bactris major</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala melanopoda</i> Ratcliffe	<i>Oenocarpus bataua</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala monacha</i> Ratcliffe	<i>Bactris corocilla</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala mafafa</i>	<i>Attalea cohune</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala pardolocarni</i>	<i>Bactris pilosa</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala prolongata</i> , Arrow	<i>Attalea amygdalina</i>	0	Colombia	Lopera 2007
<i>Cyclocephala pugnax</i> Arrow	<i>Attalea phalerata</i>	0	Brasil	Fava <i>et al.</i> 2011
<i>Cyclocephala quadripunctata</i> Hönhe,	<i>Attalea insignis</i>	0	Colombia	En este trabajo
	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	0	Ecuador	Ervik <i>et al.</i> 1999
	<i>Phytelephas macrocarpa</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala santarite</i> , Ratcliffe	<i>Attalea insignis</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala sarpedon</i> , Ratcliffe	<i>Oenocarpus bacaba</i>	NR	Brasil	Küchmeister <i>et al.</i> 1998
<i>Cyclocephala stictica</i> , Burmeister	<i>Astrocaryum alatum</i>	0	Brasil	Bullock 1981
	<i>Bactris wendlandiana</i>	1	Costa Rica	Bullock 1981
	<i>Oenocarpus bataua</i>	0	Colombia	Núñez & Rojas 2008, En este trabajo
<i>Cyclocephala rondoniana</i> , Ratcliffe	<i>Attalea attaloides</i>	0	Brasil	Küchmeister <i>et al.</i> 1998
<i>Cyclocephala sp.1</i>	<i>Syagrus sancona</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala sp2</i>	<i>Wettinia kalbreyeri</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala sp3</i>	<i>Oenocarpus balickii</i>	0	Colombia	En este trabajo
<i>Cyclocephala undata</i> , Olivier	<i>Bactris hirta</i>	0	Brasil	Küchmeister <i>et al.</i> 1998
<i>Cyclocephala vidanoi</i>	<i>Bactris setulosa</i>	0	Colombia	En este trabajo

El rasgo más importante que determina la preferencia de los escarabajos por palmas y en especial por especies de los géneros mencionados, es la termogénesis o capacidad de las inflorescencias de aumentar la temperatura interna varios grados por encima de la temperatura ambiente. En especies de *Attalea* se han registrado aumentos de temperatura interna de las inflorescencias hasta de 12°C (Núñez *et al.* 2005), en especies de *Bactris* hasta de 8.6°C (Küchmeister *et al.* 1998), en especies de

Astrocaryum hasta en 6.8°C (Küchmeister *et al.* 1998), en *Phytelephas* hasta en 8.6°C (Bernal & Ervik 1996) y en *Wettinia* hasta en 3.5°C (Núñez *et al.* 2005), de igual manera, la preferencia por especies termogénicas ha sido ampliamente señalada en otras familias polinizadas por estos escarabajos (Küchmeister *et al.* 1998, Gibernau *et al.* 1999, Gibernau & Barabé 2000, Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003, Seymour *et al.* 2003, Maia & Schlindwein 2006, Maia *et al.* 2010).

La termogénesis cumple varias funciones importantes en relación con la reproducción de la planta que la producen, pero dos funciones se han sido consideradas como las más importantes. Primero, facilita la volatilización de aromas para atraer polinizadores (Gibernau & Barabé 2000, Seymour *et al.* 2003), y mantiene un ambiente ideal para el desarrollo de estadios inmaduros de los polinizadores dentro de las inflorescencias (Küchmeister *et al.* 1998, Gibernau & Barabé 2000). Una función adicional y relacionada directamente con especies de escarabajos fue planteada por Seymour *et al.* (2003), quienes consideraron que la termogénesis es un recurso floral, en forma de recurso energético necesario para los visitantes florales, debido a que las especies de *Cyclocephala* son insectos endotérmicos (Barabe *et al.* 2002, Gibernau & Barabe 2000, Gibernau *et al.* 1999). La endotermia consiste en la capacidad de aumentar la temperatura corporal y con ella cada escarabajo activa procesos vitales como volar, reproducirse o alimentarse (Dieringer *et al.* 1998, Seymour *et al.* 2009).

Por lo tanto, la temperatura alta en el interior de las flores reduce los gastos energéticos de los escarabajos debido a que el costo de la endotermia puede ser reducido cuando el ambiente dentro de la inflorescencia es más cálido que en el exterior y por lo tanto, la tasa de pérdida de calor disminuye según sea la diferencia entre la temperatura corporal del insecto y la temperatura dentro de la estructura reproductiva (Dieringer *et al.* 1998, Seymour *et al.* 2009). Debido a que los escarabajos son insectos endotérmicos y con hábitos nocturnos, la búsqueda de ambientes más cálidos es una prioridad y explica la preferencia de plantas con tal característica (Gibernau *et al.* 1999, Gibernau & Barabé 2002, Seymour *et al.* 2003, Maia & Schlindwein 2006, Maia *et al.* 2010). La asociación de los escarabajos con especies de palmas termogénicas y la utilización de la termogénesis como recompensa floral en palmas es evidente dado la preferencia diferencial entre palmas con dicha característica (Anexo 1).

La convergencia evolutiva en los rasgos morfológicos de las estructuras reproductivas que presentan las familias polinizadas por escarabajos, los cuales incluyen: flores nocturnas aromáticas, termogénicas y polen como recompensa, sumado a comportamientos semejantes de las especies de *Cyclocephala* como endotermia, agregación, búsqueda de flores termogénicas, actividad nocturna, plantea un escenario teórico donde la polinización en Arecaceae por estos coleópteros podría ocurrir (Henderson 1986, Henderson 2002, Scariot *et al.* 1991), sin embargo, los resultados de este estudio indican todo lo contrario: en general la participación como polinizadores es mínima y cuando esta se presenta, tiene una baja eficiencia, como se observó en *C. forsteri* la única especie que presentó participación en la polinización (de *Acrocomia aculeata*) (Tabla 2).

Ha sido ampliamente demostrado que el acceso a las inflorescencias por parte de los visitantes florales no implica su participación directa y eficiente en la polinización (Waser 1998). La categorización de polinizadores implica cumplir varios requerimientos o factores selectivos impuestos por la especie según sea su estrategia de reproducción; requerimientos que incluyen entre otros aspectos: el acceso a las fases o tipos de inflorescencias, transportar polen, llegar y entrar en contacto con las estructuras reproductivas en momentos precisos, abundancias o tamaños adecuados, constancia floral, alta frecuencia en la visita, fidelidad y eficiencia (Dafni 1992, Pellmyr 2002) y la categorización de polinizador eficiente se basa en la calidad de cargas polínicas que transporta el insecto y en la cantidad de polen depositado en los estigmas de las flores que poliniza (Herrera 1989, Mayfield *et al.* 2001).

En las especies de palmas es común que la mayoría de los visitantes florales no cumplen los requisitos para considerarlos como polinizadores (Búrquez *et al.* 1987, Núñez & Rojas 2008) y la calidad y cantidad la cumple un pequeño grupo de todos los visitantes florales (Núñez & Rojas 2008). El papel como polinizadores de las especies de *Cyclocephala* confirma tal afirmación, ya que pese a su frecuente visita, no cumplen los requisitos de calidad y cantidad. Los resultados indicaron que estos dos requerimientos no se cumplieron, debido a que la mayoría de las especies de *Cyclocephala* centraron su actividad en fase masculina (Figura 4A), pocas especies y en baja abundancia llegaron a las inflorescencias en fase masculina y femenina (Figura 4B).

En la mayoría de las especies de palmas el número de individuos de cada especie de *Cyclocephala* que visitaron las inflorescencias presentaron abundancias bajas (1 a 5 individuos), este número es insuficiente para realizar polinizaciones eficientes porque: en especies de palmas se necesitan insectos en alto número debido al mayor tamaño de las inflorescencias, la mayor cantidad de flores, los ciclos florales tan cortos y el ritmo alto de producción de flores, por lo que se requiere que el polinizador acceda en gran número para lograr polinizaciones eficientes

En los casos donde si se presentó alta abundancia como en *C. amazona* visitando las inflorescencias de *Bactris gasipaes*, *C. forsteri* visitando las inflorescencias de *Acrocomia aculeata* y en *C. discicollis* y *C. marginicollis* visitando las inflorescencias de *Attalea insignis* (Tabla 1), tampoco se cumplió el requerimiento, debido a que los escarabajos llegaron de manera esporádica, principalmente en la fase masculina y presentaron un comportamiento de un insecto plaga o florívoro. La florivoría de los escarabajos fue evidente en *Attalea insignis* ya que en una sola noche las seis especies que generalmente la visitan, destruyeron completamente la inflorescencia generando un efecto antagónico al consumir todas las flores de las inflorescencias masculinas y los estigmas de las flores femeninas (Figura 6), Oliveira & Avila (2011) también reportaron florivoría de *C. forsteri* por el consumo de los botones florales de *Acrocomia aculeata* en varias poblaciones en Brasil. El comportamiento de herbivoría de las flores que visitan especies de *Cyclocephala* aunque ha sido pobremente documentado, es más frecuente de lo que parece, varios trabajos reportan herbivoría y daño de botones florales, flores y frutos por parte de las especies de escarabajos tanto en inflorescencias de especies de palmas (Bullock 1981, de Oliveira & Avila 2011), como en las estructuras reproductivas en otras familias de plantas, por ejemplo *C. lanulata* es considerada una plaga importante para los frutos guayaba (Morón 1999) y los adultos de *Cyclocephala picta* *C. amblyopsis*, *C. stictica* *C. sexpunctata* y *C. mafaffa* Burmeister se han observado consumiendo parte del tejido floral de aráceas del género *Xanthosoma* en localidades de Chiapas y Veracruz (Morón 1997).

El hecho que las especies de *Cyclocephala* no cumplieron los requerimientos de calidad y cantidad son suficientes elementos para justificar la mínima participación como polinizadores eficientes de las especies de palmas. Sin embargo, existe otro factor

limitante y quizás el más importante que explica la baja participación en la polinización en especies de palmas por parte de los *Cyclocephala*, este tienen que ver con la ausencia de una cámara de polinización en las especies de palmas como la que presentan las especies de las familias donde los escarabajos son importantes polinizadores. La existencia la cámara de polinización determina mecanismos especializados de polinización en especies de escarabajos debido a que de manera coordinada y precisa en tiempo y espacio se logra reunir los polinizadores que van a mover el polen en el momento de máxima receptividad estigmática y mayor liberación del polen (Gibernau *et al.* 1999, Gibernau & Barabé 2002, Seymour *et al.* 2003, Maia & Schlindwein 2006, Maia *et al.* 2010).

En palmas no sucede así, no existe una coordinación entre las estructuras reproductivas, los tiempos de funcionalidad y el comportamiento de los escarabajos. Aunque las especies de *Cyclocephala* mantienen el comportamiento gregario, la concentración de los escarabajos ocurre en un espacio que por lo general se encuentra retirado de las estructuras reproductivas, con lo cual se reducen las posibilidades para efectuar polinizaciones eficientes. El espacio funciona como una pseudocámara formado por la base de la bráctea peduncular y el pedunculo de la inflorescencia (Figura 4E-F). Es una pseudocámara debido a que no hay modificaciones de la estructura reproductiva sino que es más un espacio encontrado por los insectos para agregarse y reproducirse. Las diferencias y similitudes del mecanismo de polinización asociado a la presencia y ausencia de la cámara de polinización entre palmas y plantas con síndrome de polinización por escarabajos las representamos en un modelo comparativo de los mecanismos de polinización bajo los dos escenarios de presencia ausencia de la cámara los cuales se presentan en la figura 7.

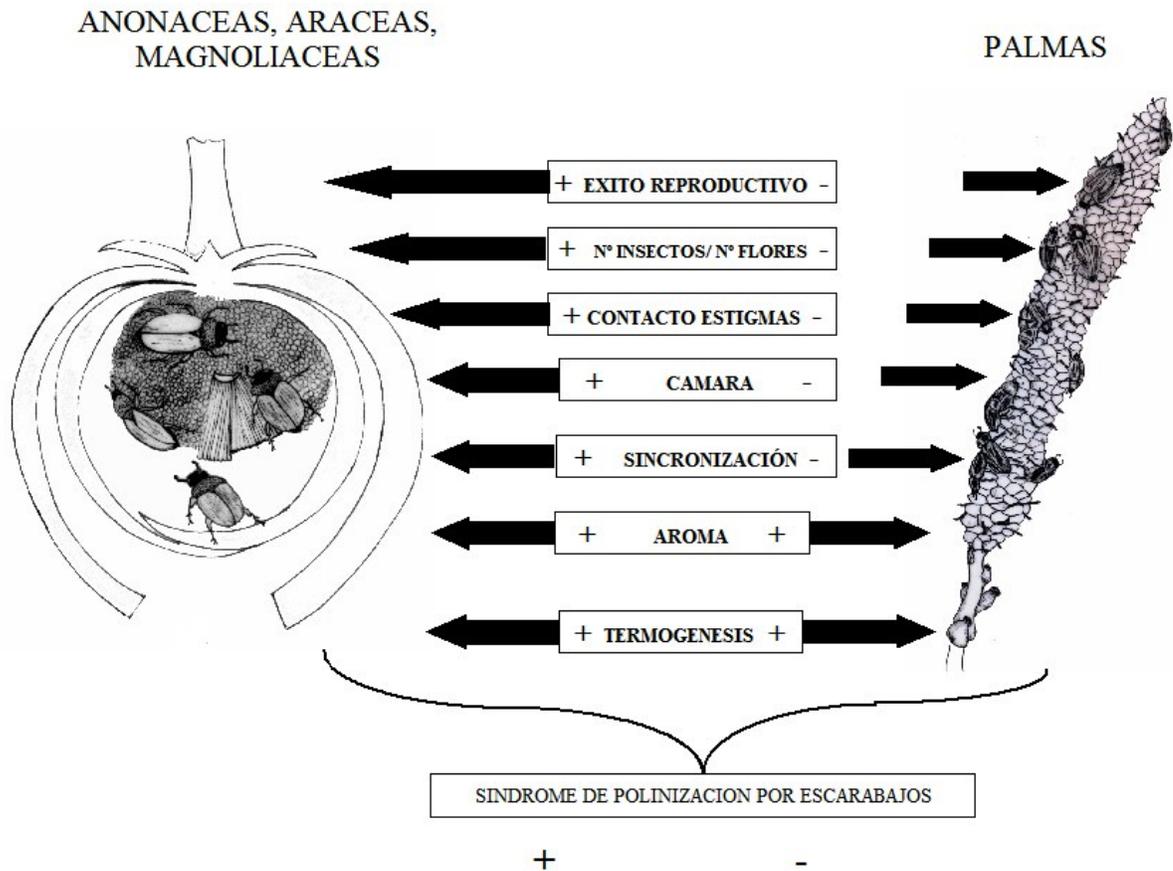


Figura 7. Modelo comparativo de mecanismos de polinización entre cámara de polinización plantas (Anonaceae) y raquillas libres en Palmas. Los símbolos + indica evento ocurre y – no se presenta

Las limitantes que impiden una participación activa como polinizadores eficientes de especies de palmas encontradas a nivel general en todas las especies de *Cyclocephala*, se hace aún más evidente a nivel individual en especies como en *C. amazona*, ya que pese a que fue la especie de escarabajo que presentó la mayor asociación con inflorescencias de palmas, porque visito al menos en 20 especies en varias localidades, en ningún caso se encontró evidencia de la participación como polinizador de alguna especie de palma en Colombia, ni se encontró algún reporte en otra región y tampoco hay registros que evidencie la participación como polinizador de una especie de otra familia.

Aunque los resultados de este estudio son concluyentes en mostrar la baja riqueza el papel mínimo en la polinización de palmas, si contribuye en el conocimiento de este grupo de escarabajos en temas importantes y en la mayoría de los casos desconocidos (Endrödi 1985, Maia *et al.* 2010, Braun & Gottsberger 2012), como son: aspectos de la biología de las especies, las plantas a las que están asociadas, la distribución, el comportamiento, (Endrödi 1985). Por otra parte, el estudio mostró que las especies de *Cyclocephala* utilizan ampliamente las inflorescencias de las especies de palmas como fuente importante de alimento lo que permite el mantenimiento de los escarabajos en sistemas naturales y con ello se asegura el servicio ecosistémico de la polinización en otras especies de plantas, tanto silvestres y cultivadas de familias como Annonaceae y Araceae fuertemente dependientes de estos coleópteros para su reproducción y con ello se asegura la producción en el cultivo que las contienen, con lo cual se resalta una vez más la importancia directa o indirecta de las especies de palmas como reguladoras de procesos y mecanismos ecosistémicos en los bosques y agro ecosistemas neotropicales.

Agradecimientos

Los datos del presente trabajo fueron obtenidos durante la tesis doctoral del primer autor titulado “Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas de importancia económica en Colombia entre los años 2009-2013. Recibimos financiación del programa marco FP-7 de la Unión Europea (Proyecto No. 21263). Agradecemos a los evaluadores anónimos del manuscrito

Literatura citada

Barfod A, Hagen M, Borchsenius F (2011) Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*. 108: 1503-1516

Beath, D. N. (1999) Dynastine scarab beetle pollination in *Dieffenbachia longispatha* (Araceae) on Barro Colorado Island (Panama) compared with La Selva biological station (Costa Rica). *Aroideana* 22, 63–71.

Bernal R, Ervik F (1996) Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: an adaptation to staphylinid beetles. *Biotropica*, 28: 682-696.

Bernhardt P (2000). Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 222, 293–320

Braun M, Gottsberger G (2012). Reproduction of beetle-pollinated *Anaxagorea dolichocarpa* (Annonaceae) is resilient to habitat disturbance in rainforest fragments. *Nordic Journal of Botany* 30(4):453-460

Bullock S (1981). Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. *Principes* 25 (3): 101–105.

Búrquez AJ, Sarukhan A, Pedraza A 1987 Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Bot. J. Linn. Soc.* 94: 407-419.

Colwell R K (2006). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0. Department of Ecology and Evolutionary. University of Connecticut USA.

Dafni A (1992) Pollination ecology. *A practical approach*. Oxford University Press, Oxford.

De Oliveira, H. N., & Ávila, C. J. (2011). Ocorrência de *Cyclocephala forsteri* EM *Acronomia aculeata*. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 41(2), 293-295.

Dieringer G, Cabrera L, Lara M, Loya L, Reyes-Castillo P (1999) Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 160(1), 64-71.

Dieringer G, Reyes-Castillo P, Lara M, Cabrera L, Loya L (1998). Endothermy and floral utilization of *Cyclocephala caelestis* (Coleoptera:Scarabaeoidea: Melolonthidae): a cloud forest endemic beetle. *Acta Zoologica Mexicana*. 73: 145–153

Dormann C, Frund J, Blutgeb N, Gruber G (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open ecology Journal* 2: 7-24.

Endrödi S (1985). The Dynastinae of the world. Budapest, Hungary: Dr. W Junk Publisher, 800 p.

Faegri K, van der Pijl L (1979) The principles of pollination ecology. Pergamon Press. New York. 244pp

García-Robledo C, Kattan, G, Murcia C, Quintero-Marín P (2004). Beetle pollination and fruit predation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 20, 459–469.

Gibernau M, Barabé D, Cerdan P, Dejean A (1999) Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. *International Journal of Plant Science* 160, 1135–1143.

Gibernau M, Barabé D. (2000) Thermogenesis in three *Philodendron* species (Araceae) of French Guiana. *Canadian Journal of Botany* 78:685–689.

Gibernau M, Barabé D. (2002) Pollination ecology of *Philodendron squamiferum* (Araceae). Canadian Journal of Botany 80, 1–5.

Gibernau, M., Barabé, D., Labat, D., Cerdan, P., and Dejean, A. (2003) Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana. Journal of Tropical Ecology 19, 103–107

Gottsberger G (1986) Some pollination strategies in neotropical savannas and forests. Plant Systematics and Evolution 152: 29–45.

Gottsberger G (1990) Flowers and beetles in the South American tropics. Botanica Acta. 103: 360–365.

Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I (1991). Olfactory and visual attraction of *Erioscelis emarginata* (Cyclocephalini, Dynastinae) to the inflorescences of *Philodendron selloum* (Araceae). Biotropica 23, 23–28

Gottsberger G (1999) Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. Plant Species Biology 14, 143–152

Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I, Seymour RS, Dötterl S (2012). Pollination ecology of *Magnolia ovata* may explain the overall large flower size of the genus. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 207(2), 107-118.

Guimarães PR, Rico-Gray JR, Oliveira V, Izzo PS, Reis TJ, Thompson JN (2007) Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. Current Biology, 17:1–7

Henderson A (1986) A review of pollination studies in the Palmae. Botanical Review, 52, 221-259

Henderson A (2002). Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press. New York. 259 pp

Herrera CM (1989) Pollinator abundance, morphology, and visitation rate: analysis of the “quantity” component in a plant–pollinator system. Oecologia 80: 241-248

Kearns CA, Inouye DW (1993). Techniques for pollination Biology University press of Colorado. 583pp.

Küchmeister H, Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I(1998). A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae da Amazônia Central. Acta Amazonica 28:217-245

Listabarth, C. 1992. A survey of pollination strategies in the Bactridinae (Palmae). *Bull Inst Fr Étud Andin*, 21, 699-714.

Lopera MP, Bernal R, Knudsen JT (2007) Pollination of the endangered palm *Attalea amygdalina* (Arecaceae) in Colombia: Palm–pollinator interactions in a severely altered habitat. In: The ESA (Ecological Society of America)/SER Joint Meeting. San Jose, California

Maia AC, Schlindwein C (2006) *Caladium bicolor* (Araceae) and *Cyclocephala celata* (Coleoptera Dynastinae): A Well-Established Pollination System in the Northern Atlantic Rainforest of Pernambuco, Brazil. *Plant Biology* 8(4): 529-534

Maia AC, Schlindwein C, Navarro D, Gibernau M (2010). Pollination of *Philodendron acutatum* (Araceae) in the Atlantic forest of northeastern Brazil: a single scarab beetle species guarantees high fruit set. *International Journal of Plant Sciences*, 171(7), 740-748.

Mayfield M. M. Waser N. M. Price M. V (2001). Exploring the “most effective pollination principle” with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany* 88: 591-596

Moore MR (2011) Disentangling the phenotypic variation and pollination biology of *Cyclocephala sexpunctata* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastidae). MSc Thesis Nebraska University

Morón MA (1997). Notas sobre *Cyclocephala* Latreille (Coleóptera: Melolonthidae, Dynastinae) asociadas con *Xanthosoma* Schott (Araceae) en Chiapas, México. *Giorn Ital Entomol.* 8: 399-407.

Morón MA (1999). Coleóptera Melolonthidae, pp. 41-59. In C. Deloya y J. Valenzuela [eds.], *Catálogo de Insectos y Ácaros Plaga de los Cultivos Agrícolas de México*. Sociedad Mexicana de Entomología. Xalapa, Veracruz, México.

Núñez LA, Bernal R, Knudsen JT (2005). Diurnal palm pollination by mystropinebeetles: is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution* 254:149–171.

Núñez LA, Rojas R (2008). Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia* 30(1): 99–122.

Núñez LA, Carreño J (2013). Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. Pp.450. In: VII: Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela). Lasso, C. A., A. Rial y V. González (Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de

Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.

Núñez LA (2014). Patrones de asociación entre polinizadores y palmas en Colombia. Con énfasis en palmas de importancia económica. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Colombia. 409p

Pellmyr O (1985) *Cyclocephala*: visitor and probable pollinator of *Caladium bicolor* (Araceae). Acta Amazonica 15, 269–272.

Pellmyr O (2002) Pollination by animals In: Herrera C & O. Pellmyr editors. Plant–animal interactions: an evolutionary approach. Oxford: Blackwell Science Publishing

Prance GT (1980) A note on the pollination of *Nymphaea amazonum* Mart. and Zucc. (Nymphaeaceae). Brittonia. 32, 505–507.

Ratcliffe BC (2002). Chapter 34-V. Dynastinae MacLeay 1819, pp. 64-67. In, Arnett, R. H., M. Thomas, P. E. Skelley, and J. H. Frank (eds.), *American Beetles*, Volume 2. CRC Press, Boca Raton, FL. 861 pp

Ratcliffe BC (2003) The dynastine scarab beetles of Costa Rica and Panama. Bulletin of the University of Nebraska State Museum 16: 1–506.

Ratcliffe BC, R. D. Cave (2006) The dynastine scarab beetles of Honduras, Nicaragua, and El Salvador. Bulletin of the University of Nebraska State Museum 21: 1–424

Ratcliffe BC, Cave RD (2008) The Dynastinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of the Bahamas with a description of a New Species of *Cyclocephala* from Great Inagua Island. Insecta Mundi 24: 1-10

Reynolds K, Prance G (1991). Potential pollinator-attracting chemicals from *Victoria* (Nymphaeaceae). Biochemical Systematics and Ecology 19: 535–539.

Rodrigues SR, GA Nogueira, Echeverria RR, Vilma S. (2010). Aspectos biológicos de *Cyclocephala verticalis* burmeister (Coleoptera: Scarabaeidae). Neotropical Entomology, 39(1): 15-18.

Santos V, Ávila CJ (2007) Aspectos bioecológicos de *Cyclocephala forsteri* Endrodi, 1963 (Coleoptera: Melolonthidae) no estado do Mato Grosso do Sul. Rev Agric 82: 28-30.

Scariot A, Lleras E, Hay J (1991) Reproductive biology of the palm *Acronomia aculeata* in Central Brazil. Biotropica, 23: (1) 12-22

Schatz GE (1990) Some aspects of pollination biology in Central American forests. In Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants Bawa, K. S. and Hadley, M., eds., Paris: Parthenon, pp.69–84.

Silberbauer-Gottsberger I, Gottsberger G, Webber A (2003) Morphological and functional flower characteristics of New and Old World Annonaceae with respect to their mode of pollination. Taxon 52, 701–718.

Seymour RS, Gibernau M, Ito K (2003) Thermogenesis and respiration of inflorescences of the dead horse arum *Heliconia muscivora*, a pseudo-thermoregulatory aroid associated with fly pollination. *Functional Ecology* 17:886–894.

Seymour RS, White CR, Gibernau M (2009). Endothermy of dynastine scarab beetles (*Cyclocephala colasi*) associated with pollination biology of a thermogenic arum lily (*Philodendron solimoesense*) *Journal of Experimental Biology*, 212(18):2960-2968.

Staedler YM, Weston P, Endress P (2007) Floral phylotaxis and floral architecture in Calycanthaceae (Laurales). *International Journal of Plant Sciences* 168: 285–306

Stechauer-Rohringer R, Pardo-Locarno L (2010) Descripción de larva y pupa, ciclo de vida y distribución del escarabajo rinoceronte *Cyclocephala lunulata* (Coleoptera: Melolonthidae) en Colombia, con una clave para larvas de tercer estadio de Dynastinae neotropicales. *Boletín Científico Museo de Historia Natural* 14 (1):203-220.

Villarreal H, Álvarez M, Gast F, Mendoza P, Umaña M (2006). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Segunda edición. Bogotá, Colombia. 236 p

Voeks R. A. (2002). Reproductive ecology of the piassava palm *Attalea funifera* of Bahia Brazil. *Journal Tropical Ecology* 18:121-136.

Waser N (1998) Pollination, angiosperm speciation, and the nature of species boundaries. *Oikos* 82: 198–201

Especie de Palma	Sigla	Nº inflo. colectas	Localidad	Coordenadas	Sexo	Dicogamia	Floración	Hora	Floración	Temperatura interna °C
								Antes	Días	
<i>Acrocomia aculeata</i>	Ac a	25	Casanare	5°10'77"N 72°33'5" W	Monoico	Protoginia	E	N	6	4
<i>Aiphanes horrida</i>	Aph	29	Casanare	5°12'16"N 72°23'39"W	Monoico	Protandria	E	D	3	4
<i>Asterogyne martiana</i>	Am r	6	Cauca	4° 2'11"N 77°10'51"W	Monoico	Protandria	E	D	2	4
<i>Astrocaryum chambira</i>	Ac h	6	Guaviare	2°31'75"N 72° 41'30" W	Monoico	Protoginia	E	D	4	7
<i>Astrocaryum ferrugineum</i>	Afe	4	Amazonia	4°0'26"S 69°53'47"W	Monoico	Protoginia	E	N	4	6
<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	Ag y	6	Amazonia	3°46'22"S 70°18'28"W	Monoico	Protoginia	E	N	4	4
<i>Astrocaryum jauari</i>	Aja	9	Amazonia	3°46'22" S 70°18'28"W	Monoico	Protoginia	E	D	4	5
<i>Astrocaryum malybo</i>	Am a	6	Sucre	9°13'09"N 75°20'65" W	Monoico	Protoginia	E	N	4	5

<i>Astrocaryum standleyanum</i>	Ast	4	Chocó	5°34'13" N 77°31'59" W	Monoico	Protoginia	E	D	6	9
<i>Attalea allenii</i>	Aal	30	Chocó	5°34'13" N 77°31'59" W	Monoico	Androgina	C	D	3	7
<i>Attalea amygdalina</i>	Aam	36	Antioquia	5°43'32"N 75°55'15" W	Monoico	Androgina	C	D	3	10.5
<i>Attalea butyracea</i>	Abu	36	Casanare	5°21'53"N 72°17'34"W	Monoico	Androgina	C	D	2	6
<i>Attalea cohune</i>	Ac o	2	Antioquia	5°43'32"N 75°55'15" W	Monoico	N. A	C	N	3	6
<i>Attalea cuatrecasana</i>	Ac u	6	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	N. A	C	N	3	6
<i>Attalea insignis</i>	Ain	36	Casanare	5°12'9"N 72°23'51"W	Monoico	N. A	C	N	3	9
<i>Attalea maripa</i>	Am a	36	Casanare	5°12'9"N 72°23'51"W	Monoico	N. A	C	D	2	7
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	Am i	2	Amazonia	4°0'20"S 69°53'55"W	Monoico	N. A	C	D	2	12
<i>Attalea nucifera</i>	An u	4	Cundinamarca	4°58'35"N 74°18'16"W	Monoico	N. A	C	D	2	5
<i>Attalea phalerata</i>	Ap h	2	Amazonia	3°48'37"S 70°15'17"W	Monoico	N. A	C	D	2	6

<i>Bactris coloradonis</i>	Bcol	2	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	Protandria	E	D	3	2
<i>Bactris corossilla</i>	Bcor	6	Casanare	4°54'45"N 72°53'9"O	Monoico	Protandria	E	D	3	2
<i>Bactris guineensis</i>	Bgu	6	Magdalena	10°37'3"N 74°11'14"O	Monoico	Protandria	E	D	3	2
<i>Bactris hirta</i>	Bht	2	Amazonia	3°48'37"S 70°15'17"W	Monoico	Protandria	E	D	3	2
<i>Bactris hondurensis</i>	Bhd	2	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	Protandria	E	D	3	2
<i>Bactris gasipaes</i>	Bga	20	Amazonia	4°0'20"S 69°53'55"W	Monoico	Protandria	E	N	3	2
<i>Bactris gasipaes</i> var chichagui	Bgu	12	Sucre	9°31'32"N 75°21'15" W	Monoico	Protandria	E	D	3	2
<i>Bactris major</i>	Bma	12	Casanare	5°21'51"N 72°19'12" W	Monoico	Protandria	E	D	3	2
<i>Bactris maraja</i>	Bmj	5	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	Protandria	E	D	3	2
<i>Bactris pilosa</i>	Bpi	9	Tolima	5°11'39" N 74°54'36" W	Monoico	Protandria	E	D	3	2
<i>Bactris simplisifrons</i>	Bsi	7	Amazonia	4°0'20"S 69°53'55"W	Monoico	Protandria	E	N	3	2

<i>Ceroxylon alpinum</i>	Cal	3	Cundinamarca	4°58'35"N 74°18'16" W	Dioico	N.A	C	D	3	4
<i>Ceroxylon ceriferum</i>	Cce	6	Magdalena	11°6'38"N 74°3'6"W	Dioico	N.A	E	D	3	4
<i>Ceroxylon parvifrons</i>	Cpa	9	Putumayo	1°13'6"N 76°50'51" W	Dioico	N.A	E	D	3	4
<i>Ceroxylon quindiuense</i>	Cqu	12	Putumayo	1°13'6"N 76°50'51" W	Dioico	N.A	E	D	3	4
<i>Ceroxylon sasaimae</i>	Csa	24	Cundinamarca	4°58'35"N 74°18'16" W	Dioico	N.A	E	D	6	4
<i>Ceroxylon vogelianum</i>	Cvo	9	Putumayo	1°13'6"N 76°50'51" W	Dioico	N.A	E	D	4	5
<i>Ceroxylon ventricosum</i>	Cve	6	Putumayo	1°13'6"N 76°50'51" W	Dioico	N.A	E	D	3	5
<i>Cocos nucifera</i>	Cnu	8	Casanare	5°19'2"N 72°22'53"W	Monoico	Protandria	C	D	3	5
<i>Chamaedorea linearis</i>	Chl	4	Magdalena	11°6'38"N 74°3'6"W	Dioico	N.A	E	D	2	1
<i>Cryosophila kalbreyeri</i>	Crk	10	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Hermafrodita	N.A	N.A	N.A	0	0
<i>Elaeis oleifera</i>	Eol	2	Sucre	9°30'45"N 75°24'37"W	Monoico	N.A	C	D	5	S.I

<i>Euterpe precatoria</i>	Epr	24	Antioquia	6°45'13" N 76°6'59" W	Monoico	Protandria	C	D	3	S.I
<i>Geonoma calyptrogynoides</i>	Gca	2	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	Protandria	C	D	4	S.I
<i>Geonoma cuneata</i>	Gcu	5	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	Protandria	C	D	4	2
<i>Geonoma interrupta</i>	Gin	2	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	Protandria	C	D	4	S.I
<i>Geonoma laxiflora</i>	Gla	2	Amazonia	4°0'20"S 69°53'55"W	Monoico	Protandria	C	D	5	S.I
<i>Geonoma orbignyana</i>	Gor	2	Antioquia	5°37'45"N 75°47'53"W	Monoico	Protandria	C	D	4	S.I
<i>Geonoma stricta</i>	Gst	2	Amazonia	4°0'20"S 69°53'55"W	Monoico	Protandria	C	D	4	S.I
<i>Geonoma undata</i>	Gun	6	Magdalena	11°6'38"N 74°3'6"W	Monoico	Protandria	C	D	5	0
<i>Iriartea deltoidea</i>	Idel	12	Putumayo	1°4'52"N 76°37'54"W	Monoico	Protandria	C	D	4	5
<i>Hyospathe elegans</i>	Hel	6	Amazonia	4°0'20"S 69°53'55"W	Monoico	Protandria	C	D	0	0
<i>Lepidocaryum tenue</i>	Lte	12	Amazonia	4°0'20"S 69°53'55"W	Hemafrodita	S.I	E	D	3	0

<i>Manicaria saccifera</i>	Ms a	24	Chocó	5°15'47"N 76°32'27"W	Monoico	Protogi nia	C	D	1	6
<i>Mauritia flexuosa</i>	Mfl	36	Casanare	5°21'51"N 72°19'12" W	Dioico	N.A	C	N	5	3
<i>Mauritiella armata</i>	Ma r	2	Chocó	5°41'12"N76°36'28" W	Dioico	N.A	C	N	4	3
<i>Oenocarpus bacaba</i>	Ob a	6	Amazonas	4°0'20" S 69°53'55"W	Monoico	Protan dria	C	N	4	12
<i>Oenocarpus balickii</i>	Obl	12	Amazonas	4°0'20" S 69°53'55"W	Monoico	Protan dria	C	N	4	9
<i>Oenocarpus bataua</i>	Ob at	70	Chocó	5°34'13"N 77°31'59" W	Monoico	Protan dria	C	N	4	7
<i>Oenocarpus minor</i>	Om i	45	Amazonas	3°46'39"S 70°18'09"W	Monoico	Protan dria	C	N	3	5
<i>Prestoea acuminata</i>	Pa c	4	Chocó	5°34'13" N 77°31'59" W	Monoico	Protan dria	C	N	3	2
<i>Prestoea carderi</i>	Pc a	2	Magdalena	10°37'3"N 74°11'14"O	Monoico	S.I.	S I	S I	S I	S I
<i>Prestoea decurrens</i>	Pd e	5	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	Protan dria	E	D	S I	S I
<i>Prestoea ensiformis</i>	Pe n	4	Nariño	1°18'2"N 78°7'54"W	Monoico	Protan dria	C	N	3	3

<i>Pholidostachys dactyloides</i>	Pd ac	2	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	Protandria	E	D	N.A	0
<i>Phytelephas seemannii</i>	Ps ee	25	Amazonas	4°0'20" S 69°53'55"W	Dioico	N.A	E	D	3	4
<i>Phytelephas macrocarpa</i>	Pm a	10	Amazonas	3°46'39"S 70°18'09"W	Dioico	N.A	E	N	3	6.5
<i>Phytelephas tenuicaulis</i>	Pte	2	Putumayo	0° 1'57" S 75° 4' 30" W	Dioico	N.A	E	D	3	7
<i>Roystonea oleracea</i>	Rol	1	Casanare	5°33'59"N 71°54'46.22"W	Monoico	S.I.	E	D	N.A	0
<i>Sabal mauritiiformis</i>	Sm a	30	Sucre	9°20'46"N 75°21'45"O	Hermafrodita	N.A	C	D	4	4
<i>Socratea exorrhiza</i>	Sex	60	Casanare	5°21'51N 72°19'12" W	Monoico	Protoginia	C	D	1	4.2
<i>Socratea hecatonandra</i>	She	1	Chocó	5°23'7"N 76°43'35"W	Monoico	Protoginia	E	D	1	2
<i>Syagrus orinocensis</i>	Sor	36	Casanare	5°12'9"N 72°23'51"W	Monoico	Protandria	C	D	4	2
<i>Syagrus sancona</i>	Ss a	60	Casanare	5°12'9"N 72°23'51"W	Monoico	Protandria	C	D	3	4
<i>Synechanthus warscewiczianus</i>	Sw a	2	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	Protandria	E	D	0	0

<i>Welfia regia</i>	Wre	25	Chocó	5°34'13"N 77°31'59" W	Monoico	Protandria	C	D	8	3
<i>Wettinia aequalis</i>	Wae	6	Valle del Cauca	3°59'34"N 77°12'39"W	Monoico	N.A	C	D	3	5
<i>Wettinia drudei</i>	Wdr	4	Amazonas	4°0'20" S 69°53'55"W	Monoico	N.A	C	D	1	4
<i>Wettinia fascicularis</i>	Wfa	6	Antioquia	5°37'45"N 75°47'53"W	Monoico	N.A	C	SI	SI	SI
<i>Wettinia kalbreyeri</i>	Wka	9	Antioquia	5°37'45"N 75°47'53"W	Monoico	N.A	C	D	2	5
<i>Wettinia maynensis</i>	Wma	6	Putumayo	1°1'24.48 76°37'54"W	Monoico	N.A	C	D	4	8
<i>Wettinia quinaria</i>	Wqu	4	Chocó	5°44'58"N 76°31'22"W	Monoico	N.A	C	N	3	3.2
<i>Wettinia praemorsa</i>	Wpr	30	Casanare	E01135895 N01068403	Monoico	N.A	C	N	2	6.5
<i>Wettinia radiata</i>	Wra	36	Chocó	5°34'13"N 77°31'59" W	Monoico	N.A	C	N	3	7.5

11. Conclusiones

Los resultados deben ser considerados en el contexto del objetivo general que persigue el trabajo, que fue revelar los patrones de asociación existentes entre los grupos que han sido considerados como los principales polinizadores de palmas neotropicales. En general, los resultados muestran que:

Las estructuras reproductivas de las especies de palmas como se mostró a lo largo de los diferentes manuscritos se relacionan con la de vida de abundantes y diversos insectos, los cuales acceden a las inflorescencias en busca de abundantes y diferentes recursos que estas les ofrecen como polen, néctar, tejidos florales, cámaras de cría entre otras.

Los visitantes florales de palmas presentan alta similitud en la composición a nivel de taxos superiores (Ordenes, Familias y tribus), sin embargo se presentó alta la especificidad lo cual indica que los grupos asociados se han diversificado en las diferentes especies de palmas.

Aunque a mayoría de las palmas atraen gran cantidad de insectos en abundancia y diversidad, existe un patrón de asociación diferencial entre flores masculinas y femeninas o en fases estaminada y pistilada según el caso. Las flores estaminadas atraen y se relacionan tanto con insectos generalistas y de diferentes taxos, mientras las flores femeninas se asocian con pocos pero insectos, pero en la mayoría de los casos con insectos especialistas. Dicha característica diferencial entre fases establece que los sistemas especializados de polinización en palmas se mantengan ocultos, en una interacción generalista mucho mas visible.

La investigación muestra un panorama mucho más completo de la íntima y mutua asociación que se presenta entre especies polinizadores de palmas, principalmente de los grupos de *Mystrops* y gorgojos asociados con palmas silvestres neotropicales.

Es indudable que las especies de *Mystrops* son el grupo de polinizadores con mayor relevancia e importancia en la reproducción de palmas silvestres neotropicales. Cada vez surgen nuevos casos como los que se presentaron en la sección I de la tesis en el que una o varias especies de *Mystrops* son los polinizadores más importantes y en algunos casos los responsables exclusivos de la polinización de palmas e.g *Mystrops cercus* en *Manicaria saccifera* (Capítulo 4) *Mystrops lobanobi* en *Socratea exorrhiza* (capítulo 5), *Mystrops dalmasi* en *Mauritia flexuosa* (Capítulo 3), *Mystrops* sp 29 en *Chryosophila kalbreyeri* (Capítulo 1).

El patrón de asociación de *Mystrops* y palmas muestra que estos pequeños coleópteros presentan mutua asociación y responsables principales de la polinización con todas las especies de los géneros *Attalea*, *Astrocaryum*, *Ceroxylon*, *Mauritia*, *Chryosophila*, *Socratea*, *Iriartea* y *Wettinia*. Una participación compartida con especies de los géneros *Oenocarpus*, *Syagrus*, *Prestoea* y asociaciones particulares con especies de los géneros *Bactris*, *Geonoma*, *Elaeis*, y *Euterpe*

Con respecto a la variación espacial, el análisis de los patrones de diversidad mostró que (a) la riqueza total de especies de visitantes florales no presenta un patrón de variación regular a lo largo de las zonas de distribución de especies como *Manicaria saccifera*, *Socratea exorrhiza*, *Oenocarpus bataua*, y *Syagrus sancona*

El capítulo sobre los *Cyclocephala* (14) reveló que aunque la asociación existe su papel en la polinización es mínimo determinado por factores como bajas abundancia, baja frecuencia en la visita en flores femeninas, sin embargo existen notorias diferencias entre las especies de las familias Annonaceae, Araceae que son polinizadas por especies de escarabajos, dentro de las principales causas están la carencia de epolinización que no se presenta en palmas

El estudio sobre la ecología de la polinización con un enfoque multiespecífico (Capítulos 4) y multi temporal (Capítulos 4) ha mostrado constancia en los polinizadores de las palmas respectivas

La evidencia de polinización por grupos particulares de insectos determina una fuerte evidencia de la existencia de síndrome de polinización postulados por Henderson (1986) por, pero en algunos casos hay que redefinir o complementar los criterios y apartir estricta evaluación categorizar la participación de los diferentes grupos de insectos que visitan las flores como polinizadores de palmas. Uno de los casos que proponemos se redefinan tienen que ver con la cantarofilia aunque evidentemente en palmas existe es importante subdividirla de acuerdo al grupo particular de coleópteros que actúa, es decir hablar de polinización cantarofila por *Mystropini*, polinización por gorgojos (*Curculionidae*) y así para cada uno de los grupos en que se demuestre de manera cuantitativa la participación.

La familia *Curculionidae* es quizás la que presenta mayor diversidad de visitantes florales, especies de gorgojos son altamente específicos y diversos en flores de palmas pero solo una fracción participa en la polinización, lo que determina que la sola presencia no es un factor determinante en la polinización de palmas.

El capítulo 12 descubrieron y presentaron tres nuevas especies para la ciencia muestra la importancia de los estudios de visitantes florales con miras a conocer la verdadera diversidad que poseemos, muchas interacciones y los componentes de ellas permanecen aún sin describir, las tres nuevas especies muestran la especificidad de la asociación pero

En el capítulo 5 se aprovechó la existencia de una especie ampliamente distribuida como *Socratea exorrhiza* la cual ocupa y cuyo elenco de polinizadores se conocía por las observaciones realizadas durante el estudio comunitario, para explorar la relación existente entre las diferencias entre sitios en el elenco de visitantes florales y las variaciones a lo largo del gradiente en la calidad y cantidad de las recompensas florales.

Las diferencias encontradas sugieren que el gradiente de precipitación influye en la calidad de las recompensas debido a una respuesta de las plantas al estrés abiótico (según sugirieron Aizen y Ezcurra 1998); sin embargo, el cambio en las recompensas parece desacoplado de los cambios en el elenco de polinizadores. Tal vez más interesante aún es el hecho

Este es el primer estudio que aplica el enfoque de redes complejas para estudiar relaciones intraespecíficas para un mismo grupo de plantas al análisis de redes planta-polinizador completas. Es decir, esta tesis constituye el primer avance para establecer en qué medida influye un gradiente geográfico de precipitación sobre las interacciones de polinización en el nivel de comunidad. En este contexto, es notorio que el patrón de reemplazo de moscas por abejas sea similar al encontrado en mayor escala en distintas regiones del globo (Kearns 1992, Michener 1979, 2000 y referencias incluidas) ya que aporta

El patrón reportado en el capítulo 3, en el cual especies supergeneralistas regionales coexisten con especies especialistas de distribución acotada a lo largo del gradiente, revela que algunas especies revisten una importancia fundamental a nivel regional ya que en muchos sitios forman parte del núcleo de especies dominantes y altamente interconectadas del cual dependen las especies especialistas. Esto debería ser considerado en las políticas de conservación ya que son unas pocas especies supergeneralistas las que “sostienen” las redes planta-polinizador en la región.

Pasos a seguir

Esta tesis deja pendientes varias hipótesis y preguntas que pueden ser exploradas en el futuro. En primer lugar, en el capítulo 2 se mostró que los patrones regionales en la composición en el nivel de orden de las redes planta polinizador fueron casi igualmente explicados por las diferencias altitudinales (i.e. de temperatura) como por las diferencias

Conclusiones generales

A pesar de que la variación geográfica en precipitación es muy superior a la variación en altitud, el efecto confundido de ambos factores (que en la Patagonia andina se

encuentran altamente correlacionados) afectó la capacidad de los análisis estadísticos de discriminar entre esas variables. Observaciones adicionales en sitios con diferentes

En segundo lugar, la poca variabilidad espacial de las comunidad de visitantes de las especies de amplia distribución encontrados, constituye un escenario propicio para poner a prueba hipótesis ecológicas sobre la efectividad de los distintos visitantes como polinizadores o hipótesis evolutivas sobre la presión de selección ejercida por diferentes elencos de polinizadores sobre los caracteres florales de poblaciones de una especie de distribución amplia

¿los curculionidos son tan eficientes como polinizadores palmas como los Mystropini?
¿Ejercen cada grupo de coleópteros una presión de selección ¿Varía el éxito reproductivo de palmas a lo largo del gradiente como producto de su interacción con diferentes grupos de polinizadores?

Es necesario construir una red de interacción de gorgojos en un gradiente ambiental y regional más amplio, para validar la alta especialización encontrada en esta tesis y las encontradas también en bosques amazónicos