



Estructura poblacional y agentes polinizadores de *Catasetum ochraceum* en los farallones de la cordillera occidental (La Vorágine, Colombia)*

John Sebastián Zapata Hoyos^a ■ Carlos José Maldonado Figueroa^b
■ Daniel Alberto Arteaga Morales^c ■ Óscar Julián Valdez Benítez^d
■ Francisco López Machado^e ■ Joel Tupac Otero Ospina^f

Resumen: *Catasetum ochraceum* es una orquídea terrestre con distribución discontinua en Colombia y Venezuela. Una población fue monitoreada durante cuatro años en La Vorágine, Valle del Cauca, Colombia. Se realizaron observaciones de polinización y se hizo un censo de los individuos de la población. Se sabe que las *Catasetum* spp son polinizadas por abejas euglosinas machos, así que para identificar los polinizadores locales ubicamos trampas con los atrayentes 1-8 cineol y salicilato de metilo para coleccionar abejas con polinarios de *Catasetum*. Un total de 50 individuos fueron registrados, medidos y mapeados para hacerles seguimiento desde 2016 hasta 2020. Durante el periodo de observación, ninguna planta marcada produjo frutos y 22 plantas sobrevivieron hasta el final del muestreo. En cuanto a la colecta de abejas, 18 especímenes de ocho especies diferentes fueron registrados: *Eulema nigrita*, *Exaerete smaragdina*, *Euglossa despecta*, *Eg. ignita*, *Eg. modestior*, *Eg. tridentata*, *Eg. deceptrix* y *Eg. liopoda*. De estas, *Eg. deceptrix* y *Eg. liopoda* portaron polinarios de *C. ochraceum*. Se concluye que esta población de orquídeas podría estar amenazada, pero se desconocen las razones del declive poblacional. Además, se identifican dos especies de polinizadores potenciales en la zona de estudio.

Palabras clave: abejas euglosinas; dimorfismo sexual; orquídeas; polinización

Recibido: 6 de agosto de 2020

Aceptado: 20 de octubre de 2020

Disponible en línea: 27 de agosto de 2021

* Artículo de investigación.

a Estudiante de Ingeniería Agrícola, Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia.

Correo electrónico: jszapatah@unal.edu.co ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0264-8914>

b Estudiante de Ingeniería Agrícola, Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia.

Correo electrónico: cjaldonadof@unal.edu.co ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9757-219X>

c Estudiante de Ingeniería Agrícola, Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia.

Correo electrónico: daarteagam@unal.edu.co ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9231-1532>

d Maestría en Ciencias Agrarias, Biólogo. Departamento de Agronomía, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia.

Correo electrónico: ojvaldez@unal.edu.co ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8808-5816>

e Biólogo, Universidad del Valle. Fotógrafo especialista en Ciencia y Naturaleza. Cali, Colombia.

Correo electrónico: f.lopezmachado@gmail.com ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-3961-9997>

f PhD en Biología, Biólogo especialista en Botánica. Departamento de Ciencias Básicas, Facultad de Ingeniería y Administración, Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia.

Correo electrónico: jtoteroo@unal.edu.co ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-0810-183X>

Cómo citar: J. S. Zapata Hoyos, C. J. Maldonado Figueroa, D. A. Arteaga Morales, Óscar J. Valdez Benítez, F. López Machado, y J. T. Otero Ospina, «Estructura poblacional y agentes polinizadores de *Catasetum ochraceum* en los farallones de la cordillera occidental (La Vorágine, Colombia)», *Rev. Fac. Cienc. Básicas*, vol. 16, n.º 2, pp. 31-40, ago. 2021.

Population Structure and Catasetum Ochraceum Pollinating Agents in the Western Mountain Range Cliffs (La Vorágine, Colombia)

Summary: *Catasetum ochraceum* is a terrestrial orchid with discontinuous distribution in Colombia and Venezuela. A population was monitored for four years in La Vorágine, Valle del Cauca, Colombia. Pollination observations were made, as well as a census of individuals in the population was carried out. *Catasetum* spp is known to be pollinated by male euglossine bees, so to identify local pollinators, traps were located with attractants 1-8 cineol and methyl salicylate to collect bees with *Catasetum* polynaries. A total of 50 individuals were recorded, measured and mapped for follow-up from 2016 to 2020. During the observation period, no marked plants produced fruit and 22 plants survived until the end of the sampling. As for the collection of bees, 18 specimens of eight different species were recorded: *Eulema nigrita*, *Exaerete smaragdina*, *Euglossa despecta*, *Eg. ignita*, *Eg. modestior*, *Eg. tridentata*, *Eg. deceptrix* and *Eg. liopoda*. From these, *Eg. deceptrix* and *Eg. liopoda* carried polynaries of *C. ochraceum*. Therefore it is concluded that this population of orchids could be threatened, but the reasons for the population decline are unknown. In addition, two potential pollinator species are identified in the study area.

Keywords: euglossine bees; sexual dimorphism; orchids; pollination

Estrutura populacional e agentes polinizadores de Catasetum ochraceum nas rocas da cordilheira ocidental (La Vorágine, Colômbia)

Resumo: *Catasetum ochraceum* é uma orquídea terrestre com distribuição descontínua na Colômbia e na Venezuela. Uma população foi monitorada durante quatro anos em La Vorágine, Valle del Cauca, Colômbia. Foram realizadas observações de polinização e foi feito um censo dos indivíduos da população. Sabe-se que as *Catasetum* spp são polinizadas por abelhas Euglossini machos ("abelhas das orquídeas"), assim que, para identificar os polinizadores locais, localizamos armadilhas com os atraentes 1-8 cineol e salicilato de metilo para coletar abelhas com polinários de *Catasetum*. Um total de 50 indivíduos foram registrados, medidos e mapeados para fazer acompanhamento desde 2016 até 2020. Durante o período de observação, nenhuma planta marcada produziu frutos e 22 plantas sobreviveram até o final da amostra. Quanto à coleta de abelhas, 18 espécimes de oito espécies diferentes foram registrados: *Eulema nigrita*, *Exaerete smaragdina*, *Euglossa despecta*, *Eg. ignita*, *Eg. modestior*, *Eg. tridentata*, *Eg. deceptrix* e *Eg. liopoda*. Destas, *Eg. deceptrix* e *Eg. liopoda* portaram polinários de *C. ochraceum*. Conclui-se que essa população de orquídeas poderia estar ameaçada, mas são desconhecidas as razões da decadência populacional. Além disso, duas espécies são identificadas de polinizadores potenciais na zona de estudo.

Palavras-chave: abelhas euglossini; dimorfismo sexual; orquídeas; polinização

Introducción

La polinización, entendida como el proceso de transporte de granos de polen desde la antera hasta el estigma [1], es un proceso fundamental para la conservación de especies vegetales [2], que ha sido referenciado desde la época de Darwin [3] quien tuvo un gran interés en la polinización de la familia *Orchidaceae* [4]. Los mecanismos de polinización que actúan dentro de esta familia varían según los polinizadores, los síndromes de polinización, la presencia o no de recompensa floral, la hora de dehiscencia y las fragancias emitidas para la atracción de polinizadores [5], generando una amplia gama de sistemas de polinización de carácter específico en las orquídeas [6]. Los agentes polinizadores más reconocidos de orquídeas son dípteros, colibríes e himenópteros [4], entre los cuales se destaca el papel de las abejas sobre las orquídeas [7, 8].

La tribu *Euglossini* es uno de los grupos de polinizadores más reconocidos en la zona neotropical. Se destaca y está conformado por cinco géneros (*Aglae*, *Eufriesea*, *Euglossa*, *Eulaema* y *Exaerete*), que representan cerca del 25% de la diversidad de abejas de los bosques de tierras bajas del neotrópico [9]. *Euglossini* pertenece a la subfamilia *Apinae* junto con *Bombini* (abejorros sociales), *Meliponini* (abejas sin aguijón) y *Apini* (abejas mieleras) [10]. Los machos de *Euglossini* son polinizadores exclusivos de varios grupos de orquídeas incluyendo *Dichaea*, *Stanhopeinae* y *Catasetinae*, de donde obtienen compuestos volátiles que utilizan para el despliegue sexual [11]. Por su parte, las hembras visitan flores para obtener resinas para la construcción de sus nidos, néctar y polen para alimentar las crías [12, 13].

A partir del comportamiento de colecta de fragancias de los machos de abejas euglossinas [14], se ha ampliado su conocimiento y se han desarrollado métodos de captura más eficientes, facilitando considerablemente los muestreos e inventarios biológicos de las euglossinas, por lo que han sido consideradas como bioindicadores de calidad de hábitat [15]. Diversos métodos para la captura de machos de abejas euglossinas han sido implementados para estudios ecológicos. Algunos usan

cebos de fragancias impregnando papel filtro o algodón en puntos fijos para la colecta activa con redes entomológicas [16-20]. El uso de trampas cebadas con fragancias permite hacer colectas en zonas de difícil acceso tales como laderas empinadas o el dosel del bosque [15, 21]. Las primeras trampas utilizaron la McPhail añadiendo aromas en su entrada y agua jabonosa en la base para capturar a las abejas en su interior [22, 23]; sin embargo, dicha trampa es letal para las abejas y dificulta su identificación y manipulación debido al daño de los individuos dentro del agua jabonosa.

Como solución, se han implementado una serie de trampas no letales. Las Trampas Folsom son artefactos de una gran envergadura que limitan la movilidad e implementación de ellas [24]. La trampa botella [22], aunque es no letal, puede inducir la muerte y el deterioro de las abejas atrapadas debido al estrés generado en las abejas en su interior (observ. personal). Como solución a las problemáticas mencionadas se desarrolló la trampa Sandino [25], la cual permite un adecuado manejo de los individuos a pequeña y gran escala y en diferentes hábitats [15, 21, 25].

El mecanismo de polinización de *Catasetum* ha sido estudiado desde épocas de Darwin [3, 8]. Las orquídeas de este género tienen un dimorfismo sexual en el cual las flores masculinas son resupinadas y poseen un par de setas sensibles al tacto que disparan violentamente los polinarios en el tórax del polinizador. Por el contrario, las flores femeninas son no resupinadas y tienen el estigma en la parte inferior de la flor, de tal modo que la abeja pueda depositar el polinario cuando la visita. En Colombia hay 38 especies reportadas de *Catasetum* [26], pero la información específica sobre sus polinizadores aún es escasa para la mayoría de las especies. Una de las especies poco estudiadas en el país es *C. ochraceum* Lindley.

El objetivo principal de este estudio es determinar los polinizadores *C. ochraceum* en una localidad de la vereda La Vorágine, Cali, Valle del Cauca, Colombia. Se parte del supuesto de que *C. ochraceum* es polinizada por abejas euglossinas en la zona de estudio, ya que dicha especie tiene reportes de polinización por *Eg. modestior* y *Eg. gaiani* en otras zonas de su distribución [27].

Adicionalmente, se pretende hacer un seguimiento poblacional de *C. ochraceum* para evaluar su estabilidad poblacional.

Metodología

Área de muestreo

Este estudio se realizó en la vereda La Vorágine, corregimiento de Pance, Municipio de Cali, Valle del Cauca (3° 20' 22" N, 76° 36' 01" W), en la zona de vida del bosque seco tropical (BST) sobre ultisoles ácidos y rojizos. Las plantas se registraron anualmente a una elevación entre 1380 y 1470 m.s.n.m, entre 2016 y 2020. La temperatura promedio de la localidad es de 20°C y la precipitación promedio anual es de 1300 mm en un régimen bimodal con picos de lluvia en abril y octubre. La vegetación natural de la zona está conformada por pastizales relictuales con zonas de helechales de *Dichranopteris* sp y con zonas de arbustos pequeños dominados por varias especies de Melastomataceas.

Especie estudiada

Catasetum ochraceum (Figura 1) es una orquídea terrestre de suelos lateríticos ácidos del bosque seco tropical de Venezuela, Colombia y Brasil. Etimológicamente, el epíteto específico proviene del griego *ocher* que se refiere a su color amarillo oscuro un poco café [28]. La especie fue descrita por Lyndley en 1844, basado en una planta colectada de Colombia por K.T. Hartweg. Taxonómicamente pertenece a la alianza de *Catasetum luridum* (Link.) Lindley, al igual que *Catasetum globiflorum* Hooker y *Catasetum hookeri* Lindley [28]. En Colombia, se ha reportado para el departamento del Valle del Cauca [29-32], para Venezuela en el estado del Amazonas [27]. Las flores de *C. ochraceum* son bisexuales usualmente dioicas poco diferenciadas y producen fragancia durante el día [28]. Las flores masculinas poseen un par de setas que al ser tocadas liberan el polinario disparándolo abruptamente [28]. Las flores femeninas tienen el estigma desarrollado.

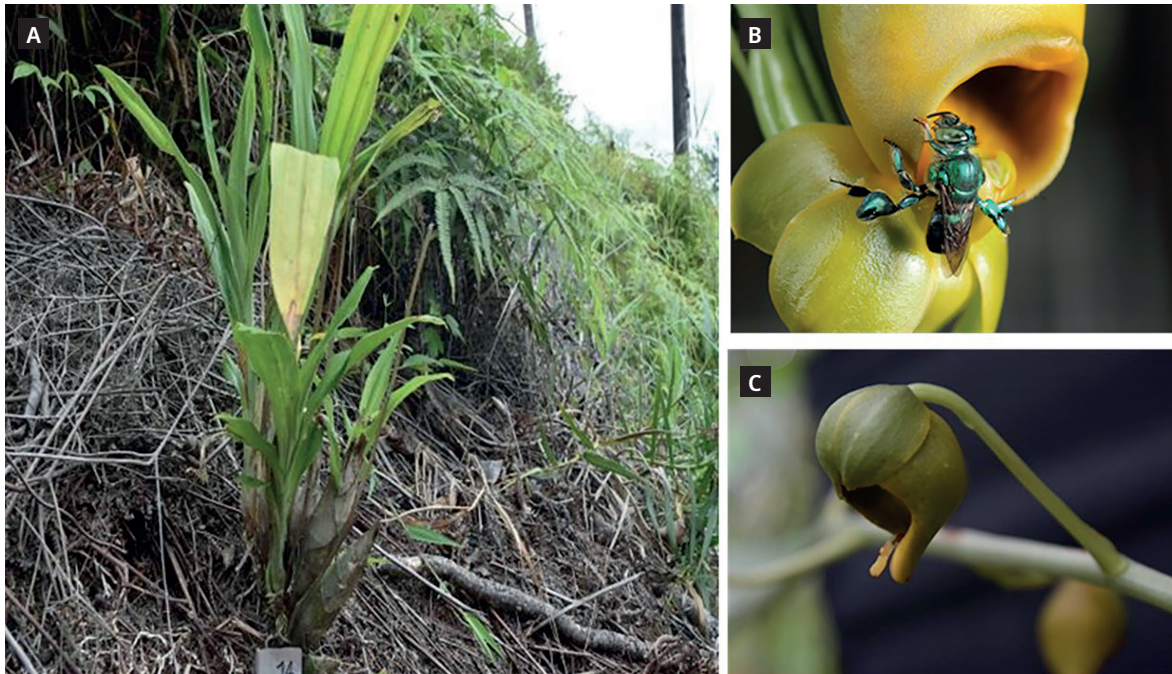


Figura 1. *Catasetum ochraceum*. A. Hábito de la planta en el sitio de estudio. B. Flor femenina visitada por *Euglossa* sp. C. Flor masculina.

Fuente: elaboración propia.

Fenología de *C. ochraceum*

Entre agosto y noviembre de 2016, marzo y abril del 2017, noviembre y diciembre de 2018, y junio de 2020, se realizaron muestreos en la zona de estudio, en los cuales se marcaron y enumeraron 50 individuos de *C. ochraceum* a los que se les hizo seguimiento. Dos censos detallados se realizaron en 2016 y 2018, en los que se midieron parámetros estructurales de los individuos marcados como número de pseudobulbos, número de inflorescencias y número de hojas. Para cada uno de los dos censos específicos de estudio se realizó un seguimiento semanal de las plantas marcadas para determinar la floración y para evaluar el éxito reproductivo de cada individuo. A cada planta se le tomaron los puntos de georeferenciación y se obtuvo un mapa con los puntos exactos de cada planta. Los especímenes vegetales de referencia se depositaron en el Herbario José Cuatrecasas Arumi (JTO 1483, Valle), de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira.

Monitoreo de polinizadores euglosinos

Se realizó un monitoreo de abejas euglosinas de la zona para identificar individuos con polinarios de *Catasetum*. La captura de polinizadores se realizó mediante trampas híbridas Botella-Sandino (THBS) (Figura 2), elaboradas con botellas plásticas, medias veladas, plástico de aislamiento con un tubo de 1.5 mL y relleno de algodón donde se colocó el cebo (Eucaliptol). Se realizaron cuatro muestreos en donde para cada muestreo se dispuso de ocho trampas THBS separadas al menos 200 metros entre sí. Cada faena de muestreo fue realizada de las 07:00 a las 13:00 horas con la finalidad de obtener la mayor cantidad de hora de muestreo.

Se realizó una recolección de cinco individuos por cada especie registrada a lo largo de este estudio, los cuales fueron identificados con caracteres morfológicos [34]. El resto fueron liberados. Con la finalidad de identificar los polinizadores de *C. ochraceum*, las abejas con polinario fueron recolectadas e incluidas dentro de la Colección Entomológica del Museo de la Universidad Nacional, sede Palmira.



Figura 2. Trampa de captura de abejas euglosinas utilizada en este estudio.

Fuente: elaboración propia.

Análisis de los Datos

Los análisis de diversidad de abejas euglosinas de la zona de estudio se realizaron mediante el Programa PAST 3.24 [35]. A los datos de los censos de *C. ochraceum* se les realizó un análisis de chi cuadrado para evaluar la independencia de los parámetros evaluados con la mortalidad de las plantas.

Resultados

Censo de *Catasetum ochraceum*

Durante el primer censo (2016), se marcaron 50 plantas de las cuales hubo 29 juveniles y 21 adultos (Tabla 1). En el censo de 2020 se registró una disminución en la población de orquídeas y también se notó un crecimiento descontrolado del helecho *Dicranopteris* sp. El patrón de distribución de los individuos a lo largo del estudio fue agregado. En el periodo de estudio solo se observaron flores masculinas.

La hoja más larga de cada planta tuvo un promedio de 26.5 cm (sd=10.6, n=50) y su ancho promedio fue 5.4 cm (sd=1.9, n=50). Las plantas tuvieron 7.7 (sd 4.3, n=50) hojas y 5.2 (sd 3.1, n=50) pseudobulbos en promedio. Durante el estudio no se observaron flores femeninas ni remoción de polinios a las flores masculinas de las plantas marcadas.

Tabla 1. Censos de la población de *C. Ochraceum* en la vereda la Voragine, Cali, Valle del Cauca, Colombia

Censo	Adultos	Juveniles	Total
2016	21	29	50
2017	17	28	45
2018	18	29	47
2020	10	5	15

Fuente: elaboración propia.

Polinizadores

En La Vorágine se encontraron ocho especies de abejas euglossinas (Figura 3), dentro de las cuales se pueden clasificar: una especie del género *Eulaema*, una especie del género *Exaerete* y seis especies del género *Euglossa* (Tabla 2). Las especies de abejas encontradas en La Vorágine fueron: *Eulaema nigrita*, *Exaerete smaragdina*, *Euglossa despecta*, *Eg. ignita*, *Eg. modestior*, *Eg. tridentata*, *Eg. deceptrix* y *Eg. liopoda*. De estas, se lograron capturar dos abejas del género *Euglossa* (*Eg. deceptrix* y *Eg. liopoda*), que presentaban un polinario de *C. ochraceum*. La comunidad de abejas euglossinas estaba dominada por *El. nigrita*. Y presentó un índice de diversidad de Shanon $H= 1.776$. Con un índice de dominancia $D = 0.2098$ y de equitatividad $J= 0.8539$. El muestreo correspondió a una submuestra de la población estimada de 14 especies (Chao-1).



Figura 3. Vista lateral, frontal, posterior y superior de las abejas registradas en este estudio. A. *Eulaema nigrita* (forma rubia), B. *Eulaema nigrita*, C. *Exaerete smaragdina*, D. *Euglossa despecta*. E. *Euglossa ignita*, F. *Euglossa modestior*, G. *Euglossa tridentata*, H. *Euglossa deceptrix*, I *Euglossa liopoda* con polinizador de *Catasetum ochraceum*, J. *Euglossa deceptrix* con polinario de *C. ochraceum*.

Fuente: elaboración propia.

Tabla 2. Censo abejas euglosinas de la vereda la Voragine, Cali, Valle del Cauca, Colombia

Especie	Número de individuos	N.º de abejas con polinarios
<i>Eulaema nigrita</i>	8	0
<i>Exaerete smaragdina</i>	1	0
<i>Euglossa despecta</i>	1	0
<i>Eg. ignita</i>	3	0
<i>Eg. modestior</i>	3	0
<i>Eg. tridentata</i>	1	0
<i>Eg. deceptrix</i>	5	1
<i>Eg. liopoda.</i>	1	1
Total	23	2
H'	1.776	

Fuente: elaboración propia.

Discusión

En este estudio se registraron ocho especies dentro de tres géneros de abejas euglosinas en la zona rural de la ciudad de Cali, en la vereda de La Voragine. De estas especies, dos se colectaron con polinarios de *C. ochraceum* sugiriendo que son los polinizadores de la especie en la localidad. A pesar del alto grado de degradación de las condiciones ambientales, aún se conserva la interacción de polinización de *C. ochraceum* y abejas del género *Euglossa*. Se sabe que, en Venezuela, la *C. ochraceum* es polinizada por *Euglossa gaiani* y por *E. modestior* [27], las abejas de la tribu *Euglossini* también conocidas como polinizadoras de orquídeas que se encuentran a lo largo de América del sur y América central.

Eulema nigrita es una abeja grande de amplia distribución. Se conocen aspectos de su nidificación [36-37]. La especie está reportada en Brasil, Colombia [34], Costa Rica [38] y Panamá [39]. En Colombia se conoce en una distribución altitudinal desde el nivel del mar hasta 2500 m.s.n.m. [40]. En Brasil se ha reportado como polinizador de *Notylia nemorosa* [41]. También se ha reportado polinizando las siguientes orquídeas: *Catasetum discolor* [40], *Aspasia principissa* [16], *Catasetum pileatum* [42], *C. macrocarpum* [40], *C. viridiflavum* [16], *Clowesia warczewitzii* [43], *Cycnoches*

aureum [44], *C. aurea* [45], *C. egertonianum* [42], *Dressleria kerryae* [43], *Houlletia tigrina* [46], *Cochleanthes lipscombiaem* [47], *Mormodes colossus* [48], *M. igneum* [40], *M. uncia* [49].

Exaerete smaragdina es una abeja cleptoparásita de nidos de *El. nigrita* [50]. Penetran en los nidos, abren una celda ovipositada y ponen un huevo antes de cerrarla de nuevo, los huevos de *Ex. smaragdina* se desarrollan en larvas que utilizan las provisiones de las celdas parasitadas [50]. La especie está reportada en Brasil [51], Colombia [34], Costa Rica [38], Panamá [16] y Perú [52]. La especie poliniza *Clowesia russelliana* [53], *Cycnoches egertonianum*, *Gongora atropurpurea*, *G. bufonia* [40], *G. tricolor* [11], *Notylia xyphorius* [49], *Peristeria elata* [11], *Sobralia violacea* [49].

Dentro del género *Euglossa*, la *Eg. despecta* es una abeja de tamaño mediano reportada en Colombia y Perú. Es polinizadora de *Coryanthes maculata*, *Dichaea panamensis* [16], *Gongora quinquenervis* [40] y *Stanhopea panamensis* [54]. *Euglossa ignita* posee una amplia distribución geográfica en el norte de Suramérica y Centroamérica [40]. Se ha reportado como polinizador de *Aspidogyne longicornuh* [55], *Catasetum discolor* [56], *C. saccatum* [57], *Coryanthes leucocorys*, *C. trifoliata* [57] y *Cycnoches egertonianum* [48]. La *Eg. modestior* se reporta como polinizadora de un *Catasetum* indeterminado y de *Gongora quinquenervis* [40]. A su vez, la *Eg. tridentata* está reportada como polinizadora de *Catasetum bicolor* [48], *Coryanthes elegantium* [58]. La *Eg. deceptrix* de Colombia y Panamá y la *Eg. liopoda* de Brasil, Colombia y Perú son polinizadoras de *Catasetum bicolor* y *C. barbatum* [40] respectivamente.

Uno de los objetivos centrales de esta investigación fue el reconocimiento y la identificación de los polinizadores de *C. ochraceum* en la zona de La Voragine. Durante los muestreos se lograron capturar *E. deceptrix* y *E. liopoda* con polinarios de *C. ochraceum*. Estos resultados contrastan con reportes previos en Venezuela, donde la especie es visitada por *Eg. gaianii* y *E. modestior* [27]. Aunque *E. modestior* fue recolectada en La Voragine, no se observó la presencia de polinarios en los especímenes colectados. Un muestreo más prolongado podría revelar su eficiencia como polinizadora de

C. ochraceum en Colombia, así como la de otras especies de *Euglossa*.

Identificamos elementos de la comunidad de abejas euglosinas de La Vorágine y pudimos determinar dos especies de potenciales polinizadores de *Catasetum ochraceum*. Ya que en la localidad no se han registrado otras especies de *Catasetum* [30], asumimos que los polinarios de *Catasetum* corresponden a aquellos de *C. ochraceum*. Este estudio abre las posibilidades para entender mejor una interacción muy llamativa en la biodiversidad neotropical.

La estructura poblacional de *C. ochraceum* en La Voragine tiende a tener una proporción similar entre juveniles y adultos; sin embargo, los eventos reproductivos son poco frecuentes. En el último censo se identificó una reducción significativa de la población, debido a la expansión del helecho *Dicranopteris* sp. Teniendo en cuenta que la distribución de *C. ochraceum* en el Valle del Cauca abarca el piedemonte oriental de la cordillera occidental y que las semillas de las orquídeas se dispersan por el viento largas distancias, es necesario incluir estudios en otras áreas de su distribución para comprender las dinámicas a escalas espaciales más amplias.

Agradecimientos

Agradecemos a Mayra Alejandra Mendoza y Yasmín Alomía por su apoyo en el trabajo de campo durante el primer censo. A Laura Cerezo, que facilitó una cámara fotográfica y apoyo logístico al proyecto. A la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, por facilitar sus laboratorios y equipos para la identificación y tratamientos de las muestras recolectadas en campo. La oficina de Investigación y extensión Dipal de la Universidad Nacional de Colombia aportó al desarrollo de este trabajo mediante los proyectos 39274, 37423 y 24744.

Referencias

- [1] K. Faegri y L. Van der Pijl, *Principles of pollination ecology*. Oxford: Elsevier, 2013.
- [2] C. A. Kearns, D. W. Inouye y N. M. Waser, "Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions", *Annu Rev Ecol Evol Syst*. Vol. 29, n.º 1, pp. 83-112, 1998. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83>
- [3] C. R. Darwin, *The various contrivances by which orchids are fertilized by insects*, 2ª ed., London: John Murray, 1877. doi: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.57232>
- [4] L. Van Der Pijl y C. H. Dodson, *Orchid flowers: their pollination and evolution*, Coral Gables, Florida: Fairchild Tropical Garden and the University of Miami Press, 1966.
- [5] N. A. Van Der Cingel, *An atlas of orchid pollination: European orchids*, Rotterdam: CRC Press, 2001.
- [6] R. L. Tremblay, "Trends in the pollination ecology of the Orchidaceae: evolution and systematics", *Can J Bot*. Vol. 70, n.º 3, pp. 642-650, 1992. doi: <https://doi.org/10.1139/b92-083>
- [7] R. L. Dressler, "Biology of the orchid bees (Euglossini)", *Annu Rev Ecol Evol Syst*. Vol. 13, pp. 373-394, 1982. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.002105>
- [8] G. Gerlach, "La pesadilla de Lindley-La biología sexual de *Catasetum* y *Cycnoches*", *Lankesteriana*. Vol 13, n.º 1-2, pp. 39-46, 2013. doi: <https://doi.org/10.15517/lank.v0i0.11532>
- [9] D. W. Roubik y P. E. Hanson, *Abejas de orquídeas de la América tropical: Biología y guía de campo*, San Jose: Editorial INBio, 2004.
- [10] S. A. Cameron, "Phylogeny and biology of Neotropical orchid bees (Euglossini)", *Annu Rev Entomol*. Vol. 49, pp. 377-404, 2004. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.072103.115855>
- [11] R. L. Dressler, "Pollination by euglossine bees", *Evolution*. Vol. 22, n.º 1, pp. 202-210, 1968. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1968.tb03463.x>
- [12] J. T. Otero, "Biología de *Euglossa nigropilosa* Moure (Apidae: Euglossinae) I: características de nidificación en la Reserva Natural La Planada", *Bol Mus Entom Uni Vall* Vol. 4, n.º 1, pp. 1-19, 1996.
- [13] J. T. Otero, P. Ulloa-Chacón, P. A. Silverstone-Sopkin y T. Giray, "Group nesting and individual variation in behavior and physiology in the orchid bee *Euglossa nigropilosa* Moure (Hymenoptera, Apidae)", *Insectes Soc*. Vol. 55, n.º 3, pp. 320-328, 2008. doi: <https://doi.org/10.1007/s00040-008-1009-2>
- [14] C. H. Dodson, R. L., Dressler, H. G. Hills, R. M. Adams y N. H. Williams, "Biologically active compounds in orchid fragrances", *Science*. Vol. 164, n.º 3885, pp. 1243-1249, 1969. doi: <https://doi.org/10.1126/science.164.3885.1243>
- [15] J. T. Otero y J. C. Sandino, "Capture Rates of Male Euglossine Bees across a Human Intervention Gra-

- dient, Chocó Region, Colombia”, *Biotropica*. Vol. 35, n.º 4, pp. 520-529, 2003. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00608.x>
- [16] J. D. Ackerman, “Diversity and seasonality of male euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in Central Panama”, *Ecology*. Vol. 64, n.º 2, pp. 274-283, 1983. doi: <https://doi.org/10.2307/1937075>
- [17] C. M. S de Brito y M. M. C. Rêgo, “Community of male Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in a secondary forest, Alcântara, MA, Brazil”, *Braz J Biol*. Vol. 61 n.º 4, pp. 631-638, 2001. doi: <https://doi.org/10.1590/S1519-69842001000400012>
- [18] D. W. Roubik y J. D. Ackerman, “Long-term ecology of euglossine orchid-bees (Apidae: Euglossini) in Panama”, *Oecologia*. Vol. 73, n.º 3, pp. 321-333, 1987. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00385247>
- [19] F. S. Silva y J. M. M. Rebêlo, “Population dynamics of Euglossinae bees (Hymenoptera, Apidae) in an early second-growth forest of Cajual Island, in the state of Maranhão, Brazil”, *Braz J Biol*. Vol. 62, n.º 1, pp. 15-23, 2002. doi: <https://doi.org/10.1590/S1519-69842002000100003>
- [20] A. Tonhasca Jr, G. S. Albuquerque y J. L. Blackmer, “Dispersal of euglossine bees between fragments of the Brazilian Atlantic Forest”, *J Trop Ecol*. Vol. 19 n.º 1, pp. 99-102, 2003. doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467403003122>
- [21] J. T. Otero y A. Sallenave, “Vertical stratification of euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in an Amazonian forest”, *Pan-Pac Entomol*. Vol. 79, n.º 1, pp. 151-159, 2003.
- [22] L. A. Campos, F. A. D. Silveira, M. L. D Oliveira, C. V. Abrantes, E. F. Morato y G. A. de Melo, “Utilização de armadilhas para a captura de machos de Euglossini (Hymenoptera, Apoidea)”, *Rev Bras Zool*. Vol. 6, n.º 4, pp. 621-626, 1989. doi: <https://doi.org/10.1590/S0101-81751989000400008>
- [23] A. Nemsio y E. F. Morato, “The orchid-bee fauna (Hymenoptera: Apidae) of Acre state (northwestern Brazil) and a re-evaluation of euglossine bait-trapping”, *Lundiana*. Vol 7, n.º 1, pp. 59-64, 2006.
- [24] J.P. Folsom, “Dos nuevas técnicas para capturar y marcar abejas machos de la tribu Euglossini (Hymenoptera: Apidae)”, *Actual Biol*. Vol. 14, n.º 51, pp. 20-25, 1985.
- [25] J. C. Sandino, “Are there any agricultural effects on the capture rates of male euglossine bees (Apidae: Euglossini)?”, *Rev Biol Trop*. Vol. 52, n.º 1, pp. 115-118, 2004. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v52i1.14759>
- [26] M. M. Bonilla, A. C. Aguirre, D. Yépez, E. Gallego y J.T. Otero, “*Catasetum* (Orchidaceae: catasetinae) en Colombia: Lista Actualizada”, *Rev Cienc Bás*. Vol. 12, n.º 1, pp. 22-35, 2016. doi: 10.18359/rfcb.1851. doi: <https://doi.org/10.18359/rfcb.1851>
- [27] G. A. Romero y C. E. Nelson, “Sexual dimorphism in *Catasetum* orchids: forcible pollen emplacement and male flower competition”, *Science*. Vol. 232, n.º 4757, pp. 1538-1540, 1986. doi: <https://doi.org/10.1126/science.232.4757.1538>
- [28] A. W. Holst, *The world of Catasetums*, Portland: Timber Press, 1999.
- [29] J. E. Orejuela, “Orchids of a regenerated tropical dry forest in the Cali river watershed, Municipality of Cali, Colombia”, *Lankesteriana*. Vol. 7, n.º 1-2, pp. 71-82, 2007. doi: <https://doi.org/10.15517/lank.v7i1-2.18443>
- [30] G. A. Reina-Rodríguez y J. T. Otero, *Guía ilustrada de las orquídeas del Valle Geográfico del río Cauca y Piedemonte Andino Bajo*, Santiago de Cali: Sociedad Vallecaucana de Orquideología, 2011.
- [31] G. A. Reina-Rodríguez, N. H. Ospina-Calderón, A. Castaño, I. Soriano y J. T. Otero, “Catálogo de las orquídeas del Valle geográfico del río Cauca y su piedemonte andino bajo, Sur-occidente colombiano”, *Cespedesia*. Vol. 32, n.º 90-91, pp. 7-22, 2010.
- [32] G. A. Reina-Rodríguez, J. E. Rubiano, F. A. C. Llanos y J. T. Otero, “Spatial distribution of dry forest orchids in the Cauca River Valley and Dagua Canyon: towards a conservation strategy to climate change”, *J Nat Conserv*. Vol. 30, n.º 1, pp. 32-43, 2016. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2016.01.004>
- [33] H. G. Hills, N. H. Williams y C. H. Dodson, “Floral fragrances and isolating mechanisms in the genus *Catasetum* (Orchidaceae)”, *Biotropica*. Vol. 4, n.º 2, pp. 61-76, 1972. doi: <https://doi.org/10.2307/2989728>
- [34] M. A. Bonilla-Gómez y G. Nates-Parra, “Abejas euglossinas de Colombia (Hymenoptera: Apidae) I. Claves ilustradas”, *Caldasia*. Vol. 17, n.º 1, pp. 149-172, 1992. doi: 10.15446/caldasia.
- [35] Ø. Hammer, D. A. T. Harper y P. D. Ryan, “PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis”, *Palaeontol Electronica*. Vol. 4 n.º 1, pp. 1-9, 2001.
- [36] R. Zucchi, S. F. Sakagami y J. M. de Camargo. “Biological Observations on a Neotropical Parasocial Bee, *Eulaema nigrita*, with a Review on the Biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae): A Comparative Study”, *J Fac Sc Hok U, series. Zoology*. Vol. 17, n.º 2, pp. 271-380, 1969.
- [37] M. L. Santos y C. A. Garófalo, “Nesting biology and nest re-use of *Eulaema nigrita* (Hymenoptera: Apidae, Euglossini)”, *Insectes Soc*. Vol. 41, n.º 1, pp. 99-110, 1994. doi: <https://doi.org/10.1007/BF01240577>

- [38] D. H. Janzen, P. J. deVries, M. L. Higgins y L. S. Kimsey, “Seasonal and site variation in Costa Rican euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forests”, *Ecology*. Vol. 63, n.º 1, pp. 66-74, 1982. doi: <https://doi.org/10.2307/1937032>
- [39] J. D. Ackerman, A. M., Montalvo, “Longevity of euglossine bees”, *Biotropica*. Vol. 17, n.º 1, pp. 79-81, 1985. doi: [10.2307/2388384](https://doi.org/10.2307/2388384). doi: <https://doi.org/10.2307/2388384>
- [40] S. C. Ramírez, R. L. Dressler y M. Ospina, “Abejas euglosinas (*Hymenoptera: Apidae*) de la Región Neotropical: Listado de especies con notas sobre su biología”, *Biota colomb*. Vol. 3, n.º 1, pp. 7-118, 2002.
- [41] R. B. Singer y S. Koehler, “Notes on the pollination biology of *Notylia nemorosa* (Orchidaceae): do pollinators necessarily promote cross pollination?”, *J Plant Res*. Vol. 116, n.º 1, pp. 19-25, 2003. doi: <https://doi.org/10.1007/s10265-002-0064-4>
- [42] C. H. Dodson y H. G. Hills, “Gas chromatography of orchid fragrances”, *American Orchid Society Bulletin*. Vol. 35, n.º 1, pp. 720-725, 1966.
- [43] C. H. Dodson, “*Dressleria* and *Clowesia*: a new genus and an old one revived in the Catasetinae (Orchidaceae)”, *Selbyana*. Vol. 1, n.º 2, pp. 130-137, 1975.
- [44] R. L. Dressler, “Why do euglossine bees visit orchid flowers”, *Atas do simpósio sobre a biota amazônica*. Vol. 5, pp. 171-180, 1967.
- [45] R. L. Dressler, “How to study orchid pollination without any orchids”, en *Proceedings of the Eighth World Orchid Conference*, K. Senghas, Ed. Frankfurt: German Orchid Society, pp. 534-537, 1976.
- [46] D. W. Roubik, *Ecology and natural history of tropical bees*, Cambridge: Cambridge University Press, 1992.
- [47] J. D. Ackerman, “Euglossine bee pollination of the orchid, *Cochleanthes lipscombiae*: a food source mimic”, *Am J Bot*. Vol. 70, n.º 6, pp. 830-834, 1983. doi: [10.2307/2442934](https://doi.org/10.2307/2442934). doi: <https://doi.org/10.2307/2442934>
- [48] R. L. Dressler, “Observations on orchids and euglossine bees in Panama and Costa Rica”, *Rev Biol Trop*. Vol. 15 n.º 1, pp. 143-183, 1968.
- [49] C. H. Dodson, “Pollination and variation in the subtribe Catasetinae (Orchidaceae)”, *Ann Mo Bot Gard*. Vol. 49, n.º 1/2, pp. 35-56, 1962. doi: <https://doi.org/10.2307/2394740>
- [50] C.A. Garófalo y J. G. Rozen Jr., “Parasitic behavior of *Exaerete smaragdina* with descriptions of its mature oocyte and larval instars (*Hymenoptera: Apidae: Euglossini*)”, *Am Mus Novit*. N.º 3349, pp. 1-28, 2001. doi: [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2001\)349<0001:P-BOESW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2001)349<0001:P-BOESW>2.0.CO;2)
- [51] A. Nemesio, “Orchid bees (*Hymenoptera: Apidae*) of the Brazilian Atlantic Forest”, *Zootaxa*. Vol. 2041 n.º 1, pp. 1-242, 2009. doi: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2041.1.1>
- [52] D. L. Pearson y R. L. Dressler, “Two-year study of male orchid bee (*Hymenoptera: Apidae: Euglossini*) attraction to chemical baits in lowland south-eastern Peru”, *J Trop Ecol*. Vol.1, n.º 1, pp. 37-54, 1985. doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467400000067>
- [53] L. S. Kimsey, “An illustrated key to the genus *Exaerete* with descriptions of male genitalia and biology (*Hymenoptera: Euglossini, Apidae*)”, *J Kans Entomol Soc*. Vol. 52, n.º 4, pp. 735-746, 1979.
- [54] N. H. Williams y W. M. Whitten, “Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade”, *Biol Bull*. Vol. 164, n.º 3, pp. 355-395, 1983. doi: <https://doi.org/10.2307/1541248>
- [55] R. B., Singer y M. Sazima. “Flower morphology and pollination mechanism in three sympatric Goodyerinae orchids from southeastern Brazil”, *Ann Bot*. Vol. 88, n.º 6, pp. 989-997, 2001. doi: <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1534>
- [56] C. H. Dodson, “The *Catasetums* (Orchidaceae) of Takupuma, Guyana”, *Selbyana*. Vol. 2, n.º 2/3, pp. 159-168, 1978.
- [57] C. H. Dodson, “Ethology of some bees of the tribe Euglossini (*Hymenoptera: Apidae*)”, *J Kans Entomol Soc*. Vol. 39, n.º 4, pp. 607-629, 1966.
- [58] A. H. Gentry y C. H. Dodson, “Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes”, *Ann Mo Bot Gard*. Vol. 74, n.º 2, pp. 205-233, 1987. doi: <https://doi.org/10.2307/2399395>