



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN/RESEARCH ARTICLE

POLINIZACIÓN POR ABEJAS EN *Syagrus orinocensis* (ARECACEAE) EN LA ORINOQUIA COLOMBIANA

Bee pollination in *Syagrus orinocensis* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia

Luis Alberto NUÑEZ AVELLANEDA¹, Javier Isnardo CARREÑO².

^{1,2} Grupo de investigación bioprospección y conservación biológica, Programa de Biología, Departamento de Ciencias Básicas, Universidad de La Salle. Cra. 2 n°. 10-70. Bogotá, Colombia.

For correspondence. lananunez@gmail.com

Received: 7th July 2016, **Returned for revision:** 27th February 2017, **Accepted:** 24th April 2017.

Associate Editor: John Charles Donato Rondón.

Citation/Citar este artículo como: Núñez Avellaneda LA, Carreño JI. Polinización por abejas en *Syagrus orinocensis* (Arecaceae) en la Orinoquia colombiana. Acta biol. Colomb. 2017;22(2):221-233. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v22n2.58925>

RESUMEN

La ecología de la polinización de *Syagrus orinocensis* fue estudiada durante tres períodos reproductivos, en un bosque de piedemonte en Casanare, Orinoquia colombiana. *Syagrus orinocensis* crece hasta 10m., produce de una a cuatro inflorescencias bisexuales aunque ocasionalmente son unisexuales. Las bisexuales presentan flores estaminadas y pistiladas agrupadas en tríadas, y las unisexuales llevan sólo estaminadas en díadas. Las inflorescencias protándricas abren de día, y permanecieron activas 26 días; la fase masculina se extendió los primeros 15 días, siguió una fase inactiva por ocho días, y finalmente, la fase pistilada por tres días. Las inflorescencias fueron visitadas por 43 especies de insectos de los órdenes Coleoptera, Hymenoptera y Diptera. Los insectos visitaron las inflorescencias en fase masculina, donde buscaban polen y lugares para reproducirse, mientras que en la fase femenina buscaban néctar. Los polinizadores más efectivos fueron abejas meliponinas (Apidae, Meliponini), que transfirieron adherido a su cuerpo el 83 % del polen. La presencia, constancia y eficiencia de abejas durante el estudio son evidencia sólida de melitofilia en palmas. Este caso de melitofilia permitió proponer los criterios para redefinir este tipo de polinización en palmas silvestres neotropicales.

Palabras clave: Arecaceae, melitofilia, polinizador eficiente, síndrome de polinización.

ABSTRACT

The pollination ecology of the *Syagrus orinocensis* was studied in the course of three consecutive yearly flowering seasons in a foothill forest in Casanare, Colombian Orinoco region. *Syagrus orinocensis* palms grow up to 10 m high and produce one to four bisexual, occasionally unisexual, inflorescences. The bisexual inflorescences bear staminate and pistillate flowers arranged in triads, whereas the unisexual inflorescences carry only staminate flowers in dyads. The inflorescences are protandric and open during daytime, remaining active for 26 days. The male phase extends for the first 15 days, which are followed by 8 days of an inactive phase; the pistillate phase lasts up to three days. The inflorescences of *S. orinocensis* were visited by 43 species of insects belonging to the orders Coleoptera, Hymenoptera and Diptera. The presence of anthophilous insects was primarily restricted to the male phase of anthesis, during which the visitors searched for pollen and breeding sites; those which visited inflorescences during the female phase sought out nectar. The most effective pollinators of *S. orinocensis* were stingless bees (Apidae, Meliponini), as they transferred in average 83% of the pollen that reached receptive inflorescences. The presence, constancy and efficiency of stingless bees during this study constitute solid evidence of melittophily in *S. orinocensis* and allows us to propose criteria to redefine this pollination syndrome in Neotropical wild palms.

Keywords: Arecaceae, mellitophilia, pollinators efficient, pollination syndrome.



INTRODUCCIÓN

La polinización de las palmas tropicales es realizada principalmente por insectos (Henderson, 1986; Barfod *et al.*, 2011), los cuales son atraídos en gran número y diversidad a las inflorescencias en busca de polen, para encontrar pareja, reproducirse y desarrollar su ciclo de vida en diferentes partes de estas (Bernal y Ervik, 1996; Núñez y Rojas, 2008; Núñez, 2014; Núñez *et al.*, 2015).

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. 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 (Núñez, 2014).

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 y Zamora, 2005). Por esto, sólo a partir de la comprobación de la permanencia del polinizador en varios períodos reproductivos y en varias localidades, se podrá validar la relación evolutiva entre la planta y el polinizador, y de esta manera confirmar la especialización y por lo tanto un síndrome particular de polinización.

El tema de los síndromes de polinización en plantas siempre ha generado amplio debate (Waser *et al.*, 1986) 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 congéneras (Listabarth, 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 y 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.

Por su tamaño, la producción continua de inflorescencias y la densidad de la población estudiada, *Syagrus orinocensis* (Spruce) Burret, 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 estudio tuvo como objetivo registrar los principales aspectos de la ecología de la polinización de la palma *S. orinocensis* 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. Debido a que no existe información sobre aspectos de su biología reproductiva y ecología de la polinización, este trabajo constituye el primer aporte para estudios en esta especie, y una contribución también para conocer las estrategias de reproducción en el género.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en un bosque de Piedemonte en el Departamento de Casanare, Orinoquia de Colombia, donde predominan especies de palmas como *Attalea maripa*, *Iriarteia deltoidea*, *Oenocarpus bataua* y *Socratea exorrhiza*. 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 s.n.m. 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 2013).

Especie de estudio

Syagrus orinocensis (Spruce) Burret. Conocida en Colombia como “Churrubay”, 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 y Bernal, 2010), y en Venezuela en los estados de Amazonas y Anzoátegui, Apure, Bolívar, Carabobo, Falcón, Miranda, Yaracuy (Henderson *et al.*, 1995). Las hojas se usan ocasionalmente para techar casas, y los tallos para construcción; presenta gran potencial como planta ornamental (Galeano y Bernal, 2010).

Morfología de la inflorescencia y fenología reproductiva

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 en tres periodos reproductivos, con dos visitas cada mes y por tres años (36 meses) consecutivos. Se contaron todas las inflorescencias producidas en la población y se determinó la producción mensual de inflorescencias en la población. Se realizó una prueba estadística Mann-Whitney para evaluar las diferencias en la producción de inflorescencias en los tres periodos florales.

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 ocho 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 y 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 diez 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 Clinistix™ (Bayer AG, Leverkusen, Germany), y la cantidad de néctar se evaluó con una microgeringa, la concentración de azúcar 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. Apomixia, sin polinización. 2. Alogamia, polinizando con polen de diferentes individuos dentro de la población. 3. Geitonogamia, polinizando con polen de flores masculinas de otra inflorescencia del mismo individuo. 4. Polinización abierta, la que ocurrió en forma natural sin intervención. Para cada uno de los tratamientos se aislaron con malla sintética y luego se polinizaron 1.000 flores por tratamiento, 20 flores por raquilla en cinco raquillas por inflorescencia en diez 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, 100 días después se verificó la formación de frutos y se calculó el porcentaje de frutos formados para cada tratamiento.

Visitantes florales y polinizadores

Registramos la composición de visitantes florales de *S. orinocensis* en 72 inflorescencias, realizando observaciones y colectas cada mes y durante los tres años que duró el estudio. Las observaciones se realizaron directamente sobre la inflorescencia cada cuatro horas a lo largo del día y durante dos horas seguidas, desde la apertura de la flor y los dos primeros días de cada fase. 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. 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 cinco y diez individuos; **esporádicos** +, cuando las especies presentaban uno-cuatro individuos; **ausentes** -, cuando no se registraron visitantes en alguna de las dos fases.

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.

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 y 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 *et al.* (2005). Se calculó el índice de importancia como polinizador $IVIP=AB*CTP$ (modificado de Núñez y 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 Museo de Historia Natural de la Universidad de La Salle-Bogotá. Para facilitar los análisis de los visitantes y la definición del síndrome de polinización de *S. orinocensis* en los tres períodos reproductivos, reunimos y analizamos la participación en la polinización agrupando las especies de visitantes: *i.* coleópteros, *ii.* abejas, y *iii.* otros, en el que se incluyeron todas las demás órdenes de visitantes que llegaron a la fase femenina.

RESULTADOS

Morfología floral

La población estudiada de *S. orinocensis* tenía tallos con alturas de 5 a 7 m ($n = 44$) 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 (Fig. 1A). Es una palma monoica, con inflorescencias interfoliarias, péndulas en



Figura 1. *Syagrus orinocensis*. 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.

fruto (Fig. 1B y D), 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 1C y 1E).

Los individuos de *S. orinocensis* en estado reproductivo produjeron entre una y cuatro inflorescencias ($n=95$) que abrieron consecutivamente y fueron de dos tipos: inflorescencias unisexuales estaminadas (poco frecuentes, sólo 10 %) (Fig. 1B y 1C) 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 (Fig. 1D-1E). La tríada está conformada por dos flores masculinas ubicadas en los extremos y una pistilada ubicada en el centro; 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 seis 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 (Fig. 2). 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: 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 (Fig. 2). 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 (Fig. 2), 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, $p < 0.001$.

Las inflorescencias en cada palma floreció de forma alterna, por lo que algunas palmas permanecieron

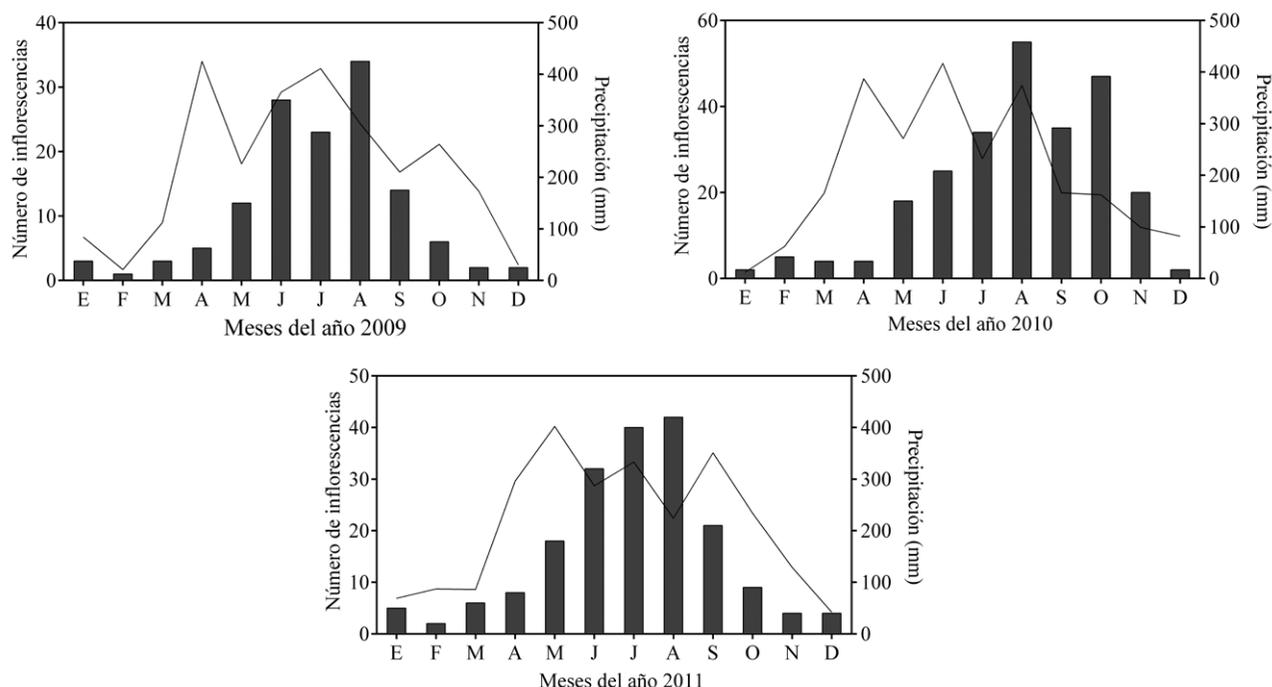


Figura 2. Producción de inflorescencias en *Syagrus orinocensis* durante tres años consecutivos, y su relación con la precipitación.

florecidas cerca de cuatro meses consecutivos o más. 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 ocho a 16 días ($n = 44$); continuó con una fase intermedia inactiva que tuvo una duración de ocho días ($n = 44$); y finalizó con una fase femenina que duró de dos a tres días ($n = 44$). En las inflorescencias estaminadas la funcionalidad duró lo que demoraron las flores en abrir y caer, que fue generalmente entre ocho 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. Las flores masculinas y femeninas entraron en anthesis 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 12.946 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.

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 apomixia; 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).

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 (Fig. 3). La mayor diversidad la presentaron coleópteros de la familia Curculionidae y abejas de la familia Apidae, tribu Meliponini (Tabla 2).

Una inflorescencia en fase masculina fue visitada hasta por 1.900 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 *Mystraps* sp.1 desarrollaron su ciclo de vida dentro de las flores, o en lugares específicos de la inflorescencia y de la bráctea peduncular. Las abejas meliponinas (Meliponini: Apidae) fueron los insectos más conspicuos y siempre se observaron diferentes especies sobrevolando las inflorescencias. El número de insectos que visitaron las inflorescencias en fase femenina durante los tres períodos reproductivos fue mucho menor que las masculinas; 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. Al igual que en la fase femenina, las abejas meliponinas fueron los insectos más conspicuos y siempre se observaron diferentes especies sobre las flores femeninas.

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

Tabla 1. 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.

Tratamiento	N° palmas / N° flores	N° frutos / % frutos formados
Apomixia	10/1000	0/0,0***
Alogamia	10/1000	660/66*
Polinización abierta	10/1000	725/72
Geitonogamia	10/1000	2/0.002***

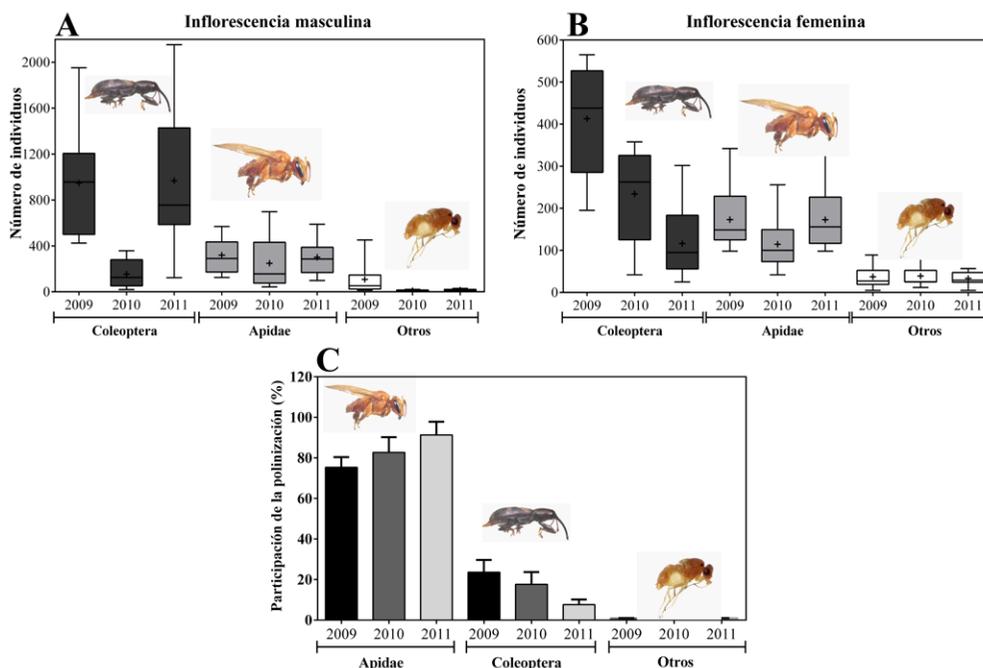


Figura 3. Box plot de la variación en la abundancia de grupos de visitantes. A. Fase masculina. B. Fase femenina, para tres períodos reproductivos de *Syagrus orinocensis* en la Orinoquia colombiana (C= coleópteros, A= Abejas, O= otros visitantes,). C. Participación porcentual de los grupos de visitantes en la polinización de *S. orinocensis* durante tres períodos reproductivos.

Tabla 2. Visitantes de las inflorescencias de *Syagrus orinocensis*. Abundancias indicadas como *** muy abundantes (≥ 200 individuos); **abundantes (100-200), *raro (5- 10), + esporádicos (1-4) y - ausente (-). M indica inflorescencia en fase masculina y F indica inflorescencia en fase femenina. Frecuencia indicada como Muy frecuente (FR), especies accesorias (AC), ocasionales (OC) y esporádicas. Polinizadores principales con alta eficiencia (POP), copolinizadores (COP) y polinizadores eventuales (PEV) y Sin participación en la polinización (-). IRP indica la importancia relativa de cada polinizador

ORDEN /FAMILIA/Género/especies	Abundancia		Frecuencia		Eficiencia	IRP
	M	F	M	F		
COLEOPTERA						
ANTHICIDAE						
sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
BRUCHIDAE						
<i>Pachymerus cardo</i>	+	-	ES	(-)	(-)	0
<i>Acanthoscelides obtectus</i>	+	-	ES	(-)	(-)	0
CARABIDAE						
<i>Lebiini</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
CURCULIONIDAE						
Acalyptini						
<i>Adranthobius</i> sp.1	*	*	OC	ES		0
<i>Anchylorhynchus centrosquamatus</i>	**	*	FR	AC	COP	1,03
<i>Celetes</i> sp. nov.1	**	*	FR	AC	COP	2,7
<i>Phyllotrops</i> sp.2	**	*	FR	AC	PEV	0
<i>Derelomus</i> sp.7	**	*	AC	ES	PEV	0
<i>Derelomus</i> sp.8	*	-	AC	ES	(-)	0
Baridinae						
<i>Bondariella</i> cf. <i>mimica</i>	**	-	FR	AC	(-)	0

	Abundancia		Frecuencia		Eficiencia	IRP
	M	F	M	F		
Baridinae Gen. 5 sp.1	**	-	FR	AC	COP	1,2
<i>Microstates</i> sp.2	**	*	AC	ES	COP	0,39
<i>Parisochoenus</i> sp.3	**	*	AC	ES	(-)	0
NITIDULIDAE						
<i>Mystrops debilis</i>	**	**	FR	FR	COP	3,3
<i>Coleopterus</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
STAPHYLINIDAE						
Aleocharinae						
<i>Aleochara</i> sp.1	+	-	OC	(-)	(-)	0
Staphylininae						
<i>Atheta brunnea</i>	+	-	ES	(-)	(-)	0
Tachyporinae						
<i>Coproporus</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
CHRYSOMELIDAE						
Alticinae						
<i>Cephaloleia</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
Galerucinae						
<i>Omohopita</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
<i>Omophoita</i> sp.2	+	-	ES	(-)	(-)	0
PHALACRIDAE						
sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
HYMENOPTERA						
Meliponinae						
<i>Nannotrigona melanocera</i>	**	**	FR	FR	POP	20,2
<i>Scaura latitarsis</i>	**	**	FR	FR	COP	1,8
<i>Partamona peckolti</i>	**	**	FR	FR	POP	12,5
<i>Partamona</i> sp.1	*	*	AC	AC	COP	0
<i>Tetragonisca angostula</i>	**	**	AC	AC	COP	25,5
<i>Trigona (Trigona)amalthea</i>	**	**	AC	AC	COP	2,4
<i>Trigona (Tetragonisca)angostula</i>	**	**	AC	AC	POP	0
<i>Trigona spinipes</i>	**	**	AC	AC	POP	25,6
<i>Trigona</i> sp.1	*	*	AC	AC	COP	0
<i>Trigonisca cf. dobzhanskyi</i>	**	**	AC	AC	COP	1,15
<i>Trigonisca</i> sp.1	**	**	AC	AC	COP	0
<i>Scaptotrigona</i> sp.1	**	**	AC	AC	COP	1,4
<i>Scaptotrigona</i> sp.2	**	**	AC	AC	PEV	0
HALICTIDAE						
<i>Pseudagochlora</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
VESPIDAE						
<i>Polybia</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
DIPTERA						
DROSOPHILIDAE						
<i>Drosophila melanogaster</i>	+	-	ES	(-)	(-)	0
MUSCIDAE						
<i>Neomyia</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
PHORIDAE						
<i>Pericydocera</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
<i>Phora</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
SYRPHIDAE						
<i>Eristalis</i> sp.1	+	-	ES	(-)	(-)	0
<i>Eristalis</i> sp.2	+	-	ES	(-)	(-)	0

disminución progresiva de las abundancias de los coleópteros en la fase femenina (Fig. 3A). Las abundancias de las abejas, en cambio, se mantuvieron constantes en los tres períodos reproductivos y en las dos fases florales (Fig. 3B).

La hora de llegada de los visitantes en la fase masculina y en la femenina fue diurna; desde las 06:30 hasta las 17:00 horas, y coincidió con la presentación del polen, la receptividad de los estigmas y la liberación de un dulce aroma de las flores que permaneció durante toda la fase floral. A medida que las flores entraban en antesis, pequeños grupos de visitantes de los tres órdenes 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 en la mayoría de los casos 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, en ocasiones las inflorescencias se llenaban de enjambres completos de varias especies.

De los tres órdenes 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. nov.1., *Phytotribus* sp.2, *Microstates* sp.1, *Derelomus* sp.5 y *Mystrups 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 *Mystrups debilis*, *Anchylorhynchus centrosquamatus*, Baridinae Gen. 5 sp.1 y *Celetes* sp. nov.1., participaron con menor eficiencia en la polinización de la palma ya que

accedían en bajas abundancias o centraron su actividad únicamente en la fase masculina y las visitas a las flores pistiladas fueron ocasionales.

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 (Fig. 3C). La participación de otros visitantes, principalmente moscas, fue mínima, ya que pocos visitaron las inflorescencias en fase femenina, y cuando lo hacían llegaban pocos individuos o sin polen en sus cuerpos.

DISCUSIÓN

Fenología

El patrón de floración continuo y sincrónico observado en *S. orinocensis* (Fig. 2), parece corresponder a un patrón de floración común en el género *Syagrus*, ya que también ha sido registrado en *S. coronata*, *S. smithii*, *S. flexuosa*, *S. pseudococos* y *S. romanzoffiana* (Raimundo, 2009; Genini *et al.*, 2009; Freire *et al.*, 2013; Galeano *et al.*, 2013;); tan sólo se ha registrado estacionalidad en *S. petrea* aunque dicha estacionalidad puede deberse a bajo número de individuos en la población muestreada (Silberbauer-Gottsberger *et al.*, 2013). 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 que crecen formando poblaciones densas (Adler y Lambert, 2008; Rojas y Stiles, 2009; Núñez y Carreño, 2013; Olivares y Galeno, 2013). En contraste, la floración estacional, que también ocurre en muchas otras palmas se ha relacionado con poblaciones en bajas densidades o poblaciones aisladas (Cabrera y Wallace, 2007).

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 Arecaceae. Para una especie con polinización xenogámica, la floración continua aumenta la coincidencia temporal y espacial de las fases masculina y femenina en las palmas monoicas dicogámicas y entre los sexos de las palmas dioicas (Núñez y Carreño, 2013), y mantiene también las recompensas florales, con lo cual asegura la constancia y fidelidad de los polinizadores (Núñez *et al.*, 2015).

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 *et al.*, 2004; Aliaga-Rossel, 2011).

En el caso de *S. orinocensis*, la floración continua es un factor fundamental para asegurar el éxito reproductivo, debido a la dependencia que tienen por las abejas polinizadores más eficientes que buscan polen y néctar, y de

un reducido grupo de coleópteros polinizadores eventuales, los cuales se reproducen dentro de las inflorescencias. La continua floración en *S. orinocensis* es fundamental para su reproducción ya que así produce el polen y néctar necesarios para mantener la constancia floral de las especies de abejas.

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, y en la eficiente participación en la polinización (Fig. 3A-3C), la cual fue progresiva en los tres períodos reproductivos con 76, 83 y 91 % del polen depositado en los tres años (Fig. 3C), y se derivó en eficiencia reproductiva, ya que en promedio para los tres años el 66 % de las flores se convirtieron en frutos. Estudios de Núñez y Carreño (2017) muestran que en la mayoría de los casos cuando las abejas acceden a las flores su participación como polinizadores es secundario debido precisamente a que no existe constancia floral por parte de este grupo de insectos. En palmas muestran una baja participación de abejas.

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. 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* (Núñez, 2014) 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 y Rojas, 2008; Núñez *et al.*, 2015), *Euterpe* (Kuchmeister *et al.*, 1997), *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 y para ello se necesita mayor seguimiento a varios grupos de palmas monoicas. 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* (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 en fase pistilada. Esto explica la aparente

asociación mutualista que se presenta entre *S. orinocensis* y las abejas meliponíneas: 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 (Henderson, 1986; Kuchmeister *et al.*, 1997). En consecuencia, presentar nectarios en las flores pistiladas de las palmas monoicas, debe ser considerado como un rasgo de la morfología floral indispensable para la confirmación de polinización por abejas en palmeras, debido a que su presencia asegura fuera del polen en las flores estaminadas una recompensa en las flores pistiladas y con ello la constancia floral poco frecuente cuando la recompensa para polinizadores es exclusivamente de polen.

Sistema reproductivo

Los resultados indican que en *S. orinocensis* no hay formación de frutos vía apomixia, 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 protógimas (Borchsenius, 1993; Scariot *et al.*, 1991, Núñez *et al.*, 2005; Núñez y Rojas, 2008; Núñez *et al.*, 2015).

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), *Oenocarpus* (Núñez y Rojas, 2008; Núñez *et al.*, 2015), 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; Consiglio y Bournet, 2001; Padilha *et al.*, 2003), *Bactris* (Morales y Sarmiento, 1992) 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 Hymenoptera, fueron las abejas sin aguijón (Apidae Meliponini) el grupo de visitantes que contribuyó de manera más eficiente en la polinización (Tabla 2). La importancia relativa como polinizadores (IRP) calculada para este grupo de abejas, mostró alta eficiencia y constancia en el transporte de polen durante los tres ciclos reproductivos, en total las abejas transfirieron en promedio 83 % del total del polen que fertilizó las flores pistiladas. Todas las abejas transfirieron el 76 % del polen en el primer año, el 83 % y el 91 % en el segundo y tercer año (Fig. 3C) con lo cual se determina su papel como polinizadores principales de *S. orinocensis*. Entre tanto, el segundo grupo de insectos, conformado por especies de coleópteros (Tabla 2) son polinizadores secundarios participando en el transporte del polen restante, pero contrario a lo que sucede con las abejas donde la constancia de su papel se mantuvo a lo largo del estudio, la polinización por coleópteros fue ocasional debido a la variación temporal que presentaron (Fig. 3-A- 3B), y a que su comportamiento se concentró en la 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, es un caso atípico para el género *Syagrus*, ya que en otras especies como *S. sancona* (Núñez, 2014), *S. coronata* (Raimundo, 2009), *S. petrea* (Silberbauer-Gottsberger *et al.*, 2013) y *S. smithii* (Galeano *et al.*, 2013), predomina la polinización tipo cantarófila, siendo especies polinizadas por diferentes especies de coleópteros. En *S. romanzoffiana*, Thum y Costa (1998) registraron como visitantes florales a varias especies de abejas; sin embargo, no valoraron su participación como polinizadores; en *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 congéneras del género *Syagrus* evidencia la divergencia en los mecanismos de polinización, las causas aún están sin resolver y estudios futuros en otras de las 65 especies que conforman el género (Noblick, 2017) podría dar mejor evidencia del patrón de polinización predominante en este grupo importante de palmas Neotropicales.

En Arecaceae la regla es que las especies de un mismo género comparten mecanismos de polinización aunque se presente especificidad de los polinizadores (Núñez, 2014; Núñez *et al.*, 2015, Nuñez y Carreño, 2016), 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 (2014) encontró 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 (Runquist y Moeller, 2014), y ha sido interpretada como una de las causas de la especiación en angiospermas pues constituye uno de los mecanismos de aislamiento reproductivo entre especies congéneras 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), 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 en realidad mínimo (Núñez y Carreño, 2016; Núñez y Carreño, 2017), a pesar de que sean polinizadores principales y muy efectivos de otras familias de plantas y que en palmeras usualmente se presenta alta diversidad, frecuencia de visita y alta abundancia (Bernal y Ervik, 1996; Consiglio, 1990; Núñez y Rojas 2008; Fava *et al.*, 2011; Núñez *et al.*, 2015; Núñez y Carreño, 2016; Núñez y Carreño, 2017). 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.

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, pero para la población de *S. orinocensis* de la Orinoquia colombiana, después de ser seguida durante tres períodos reproductivos, el papel de las abejas como polinizadores principales no deja ninguna duda y éste estudio se convierte en un caso más dentro de los pocos que existen donde se cuantifica y cualifica el papel de dichos insectos como polinizadores de palmeras.

CONCLUSIONES

Este estudio muestra, por primera vez, de manera cualitativa y cuantitativa, la constancia y eficiencia de un grupo de especies de abejas como principales polinizadores de una especie de palma presente en bosques de galería de la Orinoquia colombiana. 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, estos fueron propuestos por Henderson (1986). Los nuevos criterios cuales deben incluir: *i.* Ocurrencia de acceso a las flores y contacto con estigmas; *ii.* Antesis diurna; *iii.* Recompensas de néctar en flores o fase femenina; *iv.* Constancia floral durante varios períodos reproductivos; *v.* Sincronía y simultaneidad de fases florales; *vi.* Abundancia de abejas que puedan transferir polen al alto número de flores que produce cada inflorescencia; *vii.* Llevar polen

viable en su cuerpo y depositarlo en las flores pistiladas cuando los estigmas estén receptivos.

AGRADECIMIENTOS

En memoria y agradecimiento a Gloria Galeano. A los evaluadores anónimos que sugirieron mejoras al texto. Este estudio hace parte de la tesis de Doctorado, Programa en Ciencias-Biología, Universidad Nacional de Colombia de L. A. Núñez. Agradecemos a los entomólogos Bruno de Medeiros, Diego Campos, Jhon Cesar Neita, Víctor Hugo González (Apidae) por la identificación de las especies. Al Laboratorio de Biología de la Universidad de La Salle.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare that they have no conflict of interest.

REFERENCIAS

- Adler G, Lambert Y T. Spatial and temporal variation in the fruiting phenology of palms in isolated stands. *Plant Species Biol.* 2008;23:9-17. Doi:10.1111/j.1442-1984
- Aliaga-Rossel E. Phenology and Germination of the Chonta Palm, *Astrocaryum gratum*, in a Sub-montane Forest Palms. 2011;55(2):84-92.
- Barfod A., Hagen M, Borchsenius F. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Ann Bot.* 2011;108:1503-1516. Doi:10.1093/aob/mcr192
- Bernal R, Ervik F. Floral Biology and Pollination of the Dioecious Palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An Adaptation to Staphylinid Beetles. *Biotropica.* 1996;28(4):682-696.
- Borchsenius F. Flowering biology and insect visitation of three Ecuadorean *Aiphanes* species. *Palms.* 1993;37:139-150.
- Búrquez A, Sarukhan A, Pedraza A. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Bot J Linn Soc.* 1987;94:407-419. Doi:10.1111/j.1095-8339.1987.tb01058.x
- Cabrera H, Wallace R. Patrones fenológicos de ocho especies de palmeras en el bosque amazónico de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 2011;21:1-18.
- Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2007;31:343-366. Doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343
- Consiglio T, Bournet A. 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. Doi:10.1017/S0266467401001432
- Dafni A. Pollination ecology. A practical approach. Oxford University Press: Oxford; 1992.
- Fava W, Covre W, Sigrist Y. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the pantanal, Brazil. *Flora* 2011;206:575-584. Doi:10.1016/j.flora.2011.02.001
- Freire C, Closel M, Hasui E, Ramos F. Reproductive phenology, seed dispersal and seed predation in *Syagrus romanzoffiana* in a highly fragmented landscape. *Ann Bot Fenn.* 2013;50(4):220-228. Doi:10.5735/086.050.0403
- 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. 2010. 688 p.
- Galeano G, Peñuela M, Núñez L. A. Guía de las palmas de la estación Biológica El Zafiré, Amazonas Colombia. (1ra edición). Leticia, Amazonas: Editorial Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia; 2013. 144 p.
- Genini J, Galetti M, Morellato L. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforeste land-bridge island. *Flora.* 2009;204:131-145. Doi:10.1016/j.flora.2008.01.002
- Gómez J, Zamora R. Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology.* 2005;80:796-805. Doi:10.1890/0012-9658(1999)080
- Genovese-Marcomini P, Mendonca M, Carmello-Guerreiro S. Morphoanatomy of the flower of *Syagrus inajai* (SPRUCE) Becc. (Arecaceae- Arecoideae- Attaleinae), Amazon. *Braz J Biol.* 2013; 73(3):649-661. Doi:10.1590/S1519-69842013000300025
- 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. 356 p.
- Henderson A, Pardini R, Dosantos J, Vanin S, Almeida D. Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. *Brittonia.* 2000;52:160-171. Doi:10.2307/2666507
- Ideam. Instituto de estudios ambientales datos climáticos 2000 y 2012. 2013. p.
- Kearns C, Inouye D. Techniques for pollination biologist. University Press of Colorado, Niwot, CO. 1993. 578 p.
- Küchmeister H, Silberbauer-gottsberger I, Gottsberger G. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Syst Evol.* 1997;206:71-97. Doi:10.1007/BF00987942
- Listabarth C. Palm pollination by bees, beetles and flies: Why pollinator taxonomy does not matter. The case of *Hyospathe elegans* (Arecaceae, Arecoideae, Arecaceae, Euterpeinae). *Plant Species Biol.* 2001;16(2):165-181. Doi:10.1046/j.1442-1984.2001.00061.x
- Morales R, Sarmiento J. Contribución al estudio biología reproductiva de una especie de *Bactris* (Palmae) en un bosque de galería Depto. Beni, Bolivia. *Bull Inst Fra Études Andines.* 1992;21(2):685-698.

- Noblick L.R. A revision of the genus *Syagrus* (Arecaceae). *Phytotaxa*. 2017;294(1):1-262. Doi:10.11646/phytotaxa.294.1.1
- Núñez L A, Bernal R, Knudsen J. Diurnal palm pollination by mystropine beetles: is it weather-related? *Plant Syst Evol*. 2005;254:149-171. Doi:10.1007/s00606-005-0340-6
- Núñez L A, Rojas R. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia*. 2008;30(1):99-122.
- Núñez L A, Carreño J. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. p.450. In: VII: Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela). Lasso C. A., Rial A, González V, editors. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia. 2013, 563 p.
- Núñez L.A Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá Colombia. 2014, 250 p.
- Núñez L A, Isaza C., Galeano G. Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia colombiana. *Rev Biol Trop*. 2015; 63(1):35-55. Doi:10.15517/rbt.v63i1.13030
- Núñez L A, Carreño J. Las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) visitantes florales de palmas (Arecaceae) en Colombia, y su papel en la polinización. Capítulo 16. In: Nates-Parra Guiomar, editor. Iniciativa Colombiana de Polinizadores-Abejas-ICPA. Bogotá, D. C. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. 2016, 364 p.
- Núñez L A, Carreño J. Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del Moriche (*Mauritia flexuosa*: Arecaceae) en Colombia. 131-155 p. In: XIV: Morichales, Cananguchales y otros palmares de Suramérica Parte II. Lasso, C. A., Colonello G, Moraes M, editors. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia. 2017. 569 p.
- Olivares I, Galeano G. Leaf and inflorescence production of the wine palm (*Attalea butyracea*) in the dry Magdalena River Valley, Colombia. *Caldasia*. 2013;35(1):37-48.
- Padilha O, Couturier G, Beserra P. Biología da polinização da Palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. *Acta Bot Bras*. 2003;17(3):343-353.
- Pellmyr O. Pollination by animals. In: Herrera CM, Pellmyr O, editors. Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Oxford: Blackwell Science Publishing. 2002. 325 p.
- Raimundo K. Biología reproductiva da Palmeira Licuri (*Syagrus coronata*) (Mart.) Becc. (Arecaceae) na Ecorregião do Raso da Catarina, Bahia. M. Sc. Thesis, Universidade Federal Rural de Pernambuco. 2009. 159 p.
- Ramalho M, Silva M, Carvalho A. Dinâmica de uso das fontes de polen por *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae) uma análise comparativa com *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) no domínio tropical atlântico. *Neotrop Entomol*. 2004;36(1):38-45. Doi:10.1590/S1519-566X2007000100005
- Runquist R, Moeller D. Floral and mating system divergence in secondary sympatry: testing an alternative hypothesis to reinforcement in *Clarkia*. *Ann Bot*. 2014;113(12):223-235. Doi:10.1093/aob/mct218
- Rojas-Robles R, Stiles G. Analysis of supra-annual cycle: Reproductive phenology of the palm *Oenocarpus bataua* in a forest of the Colombian Andes. *J Trop Ecol*. 2009;25:41-51. Doi:10.1017/S026646740800552X
- Scariot A, Lleras E, Hay J. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*. 1991;23(1):12-22.
- Silberbauer-Gottsberger I. Pollination and evolution in palm. *Phyton*. 1990;30:213-233.
- Silberbauer-Gottsberger I, Vanin S, Gottsberger G. Interactions of the cerrado palms *Butia paraguayensis* and *Syagrus petraea* with parasitic and pollinating insects. *Sociobiology*. 2013;60: 306-316. Doi:10.13102/sociobiology.v60i3.306-316
- Stauffer F, Rutishauser R, Endress P. Morphology and development of female flowers in *Geonoma interrupta* (Arecaceae). *Am J Bot*. 2002;89:220-229. Doi:10.3732/ajb.89.2.220
- Thum A, Costa E. Entomofauna visitante das inflorescências de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassm. (Palmae). *Revista das Faculdades de Zootecnia Veterinária e Agronomia*. 1998;5(6):43-47.
- Voeks R. Reproductive ecology of the piassava palm *Attalea funifera* of Bahia Brazil. *J Trop Ecol*. 2002;18:121-136.
- Waser N. Flower constancy: definition, cause, and measurement. *Am Nat*. 1986;127:593-603.