



UNIVERSIDAD REGIONAL AMAZÓNICA IKIAM

Facultad Ciencias de la Vida

Ingeniería en Ecosistemas

**Biología reproductiva de la palma *Socratea rostrata* Burret
en la Reserva Biológica Colonso Chalupas, Napo- Ecuador**

Mariela Elizabeth Bustillos Lema

Cinco de abril del 2021, ciudad de Tena, Napo, Ecuador

DECLARACIÓN DE DERECHO DE AUTOR, AUTENTICIDAD Y RESPONSABILIDAD

Tena, 5 de abril de 2021

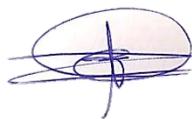
Yo, Mariela Elizabeth Bustillos Lema con documento de identidad N° 0503286296, declaro que los resultados obtenidos en la investigación que presento en este documento final, previo a la obtención del título de Ingeniero en Ecosistemas son absolutamente inéditos, originales, auténticos y personales.

En virtud de lo cual, el contenido, criterios, opiniones, resultados, análisis, interpretaciones, conclusiones, recomendaciones y todos los demás aspectos vertidos en la presente investigación son de mi autoría y de mi absoluta responsabilidad.

Por la favorable atención a la presente, suscribo de usted,

Atentamente,

Firma:



Mariela Elizabeth Bustillos Lema

CERTIFICADO DE DIRECCIÓN DE TRABAJO DE INTEGRACIÓN CURRICULAR

Tena, 5 de abril de 2021

Certifico que el trabajo de integración curricular titulado: “Biología reproductiva de la palma *Socratea rostrata* Burret en la Reserva Biológica Colonso Chalupas, Napo- Ecuador” en la modalidad de: proyecto de investigación en formato tesis, fue realizado por: Mariela Elizabeth Bustillos Lema, bajo mi dirección.

El mismo ha sido revisado en su totalidad y analizado por la herramienta de verificación de similitud de contenido; por lo tanto, cumple con los requisitos teóricos, científicos, técnicos, metodológicos y legales establecidos por la Universidad Regional Amazónica Ikiam, para su entrega y defensa.

Firma:



.....

María Cristina Peñuela Mora

C.I: 1756861496

AGRADECIMIENTOS

Agradezco infinitamente a mis padres y hermanos por todo el apoyo brindado durante toda mi carrera universitaria

A mi profesora, amiga y tutora de tesis María Cristina Peñuela por ser la guía que ayudo a formar mi camino en la investigación y mi amor por las palmas amazónicas. Además, agradezco por todos sus consejos tanto personales y profesionales que me ayudaron durante toda mi formación y por todas las experiencias vividas. Este trabajo de tesis no se hubiera podido realizar sin su motivación, apoyo y exigencia.

Al Consorcio alemán – ecuatoriano de biodiversidad (BIO-GEEC) por el financiamiento de las salidas de campo y colectas de muestras para completar este trabajo de tesis.

A Jonathan, Adrián y Ángel quienes fueron un apoyo muy importante durante el trabajo de campo y supieron brindarme su ayuda.

A mis amigos y amigas que estuvieron dándome ánimos y apoyándome durante cada una de las decisiones tomadas.

A todos mis profesores, quienes aportaron durante cada semestre todos sus conocimientos a mi formación y sembraron en mí el amor por la ciencia.

DEDICATORIA

Este trabajo está dedicado con todo el amor a mis padres Alfredo y Elena, quienes son la razón y motivación de cada uno de mis actos y logros. Ellos son los que creyeron en mí incondicionalmente y apoyaron cada una de mis decisiones y merecen toda la gratitud y reconocimiento.

A mis sobrinas Ana Paula y Victoria que son la alegría de mi vida y me recargan de ánimo con su cariño y me motivan a ser mejor cada día.

A mis hermanos Mauricio y Viviana, que fueron guías en mis decisiones, me han brindado su apoyo cada día y me han sabido llenar de consejos.

A mi mejor amiga y compañera de vida Shirley, quien fue un apoyo incondicional durante cada decisión profesional y personal que he tomado.

Mariela Bustillos-Lema

INDICE GENERAL

DECLARACIÓN DE DERECHO DE AUTOR, AUTENTICIDAD Y RESPONSABILIDAD	ii
CERTIFICADO DE DIRECCIÓN DE TRABAJO DE INTEGRACIÓN CURRICULAR	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
DEDICATORIA	v
INDICE GENERAL	vi
INDICE DE TABLAS	vii
INDICE DE FIGURAS	viii
INDICE DE ANEXOS	ix
RESUMEN	x
ABSTRACT	xi
CAPITULO I: PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	12
Antecedentes	12
Planteamiento del problema	19
Justificación de la investigación	21
Objetivos de la investigación	22
CAPITULO II: MARCO METODOLÓGICO	24
Sitio de estudio	24
Fenología de la floración y fructificación	25
Colecta y preparación de muestras	26
Análisis de datos	28
CAPITULO III: PRESENTACIÓN DE DATOS Y RESULTADOS	30
Morfología y producción de flores y frutos	30
Fenología reproductiva	31
Visitantes florales	33
CAPITULO V: CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	44
REFERENCIAS	47
ANEXOS	59

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de visitantes florales reportados para 27 especies de la subfamilia Arecoideae, Calamoideae, Ceroxyloideae y Coryphoideae, reportados en Núñez-Avellaneda et al. [20], Oviedo et al. [24], Barfod et al. [28], Silva et al. [38], Lara et al. [39] y Núñez-Avellaneda et al. [40].....	16
Tabla 2. Características morfológicas de las inflorescencias e infrutescencias de <i>S. rostrata</i> en el bosque piemontano de la RBCCH, provincia de Napo.	30
Tabla 3. Correlación de Pearson entre las partes reproductivas de <i>S. rostrata</i> y las variables climáticas: Temperatura, humedad relativa y precipitación.....	33
Tabla 4. Visitantes florales de <i>S. rostrata</i> en la Reserva Biológica Colonso Chalupas. Abundancia indicada así: *** = muy abundantes, ** = abundantes, * = raras, + = esporádicos y – = ausente. Frecuencia indicada así: FR = muy frecuentes, AC = especies accesorias y ES = especies esporádicas.	34
Tabla 5. Número de visitantes florales de <i>S. rostrata</i> colectadas a diferentes altitudes en la Reserva Biológica Colonso Chalupas	36
Tabla 6. Estudios realizados en cinco especies de la tribu Iriarteeae, incluyendo este estudio	38

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sitio de estudio. Sendero de Shitig en la Reserva Biológica Colonso Chalupas Napo-Ecuador. Los puntos representan palmas adultas que fueron monitoreadas de marzo 2019-septiembre 2020, entre los 800- 1300 m s.n.m.	24
Figura 2. Fenofases de la palma <i>Socratea rostrata</i> . (a) yema, (b) Inflorescencia con flores pistiladas, (c) inflorescencia con flores estaminadas, (d) inflorescencia polinizada, (e) Infrutescencia verde e (f) infrutescencia madura.	26
Figura 3. Actividades realizadas para la colecta y preparación de inflorescencias y de visitantes florales. a) equipo e) escalada b) Inflorescencia masculina c) medición de raquillas y conteo de flores d) separación de insectos; e y f) separación de morfotipos en el laboratorio de biología de la Universidad Regional Amazónica Ikiam, Tena, Napo.	28
Figura 4. Número de palmas de <i>S. rostrata</i> con inflorescencias, infrutescencias verdes y maduras observadas desde marzo del 2019 hasta septiembre 2020.	32
Figura 5. Precipitación y temperatura (promedio, máxima, mínima) obtenidas del Servicio Hidrometeorológico Ikiam.	32
Figura 6. Morfoespecies encontradas en las inflorescencias <i>S. rostrata</i> en la Reserva Biológica Colonso Chalupas. Curculionidae : <i>Derelomus</i> sp (a), Curculionidae sp1 (b), Curculionidae sp2 (c), Curculionidae sp3 (d), Curculionidae: <i>Baridae</i> sp (e), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp1 (f), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp2 (g), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp3 (h), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp4 (i), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp5 (j), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp6 (k), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp7 (l), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp8 (m), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp9 (n), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp10 (o), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp11 (p), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp12 (q), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp13 (r), Nitidulidae: <i>Mystrops</i> sp14 (s), Staphylinidae sp (t), Anthocoridae sp (u), Tingitidae sp (v), Drosophilidae: <i>Drosophila</i> sp1 (w), Diptera sp1 (x), Diptera sp2 (y), Drosophilidae: <i>Drosophila</i> sp2 (z), Formicidae sp (aa), Otros: Insecta inmaduro (larva) sp1 (ab), Insecta inmaduro (larva) sp2 (ac), Insecta inmaduro (larva) sp3 (ad).	34

INDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Curva de acumulación de visitantes florales de <i>S. rostrata</i>	59
---	----

RESUMEN

Socratea rostrata es una palma de piedemonte que ofrece frutos y materia prima a las comunidades humanas locales, con pocos estudios acerca de su ecología reproductiva. El objetivo de este trabajo fue estudiar aspectos de la biología reproductiva de *S. rostrata*, como morfología de flores y frutos, fenología reproductiva y visitantes florales; por lo tanto se observó la morfología y mensualmente la fenología y visitantes florales de 90 individuos en la Reserva Biológica Colonso Chalupas, entre marzo del 2019 y septiembre del 2020. Los visitantes florales fueron colectados durante la apertura de las inflorescencias y colocados en fundas de plástico con alcohol al 96% para su clasificación en el laboratorio. La floración fue sincrónica (71.1%), entre agosto y noviembre mostrando una relación con la época más seca del año 2020. Hubo una producción de 360 inflorescencias y 327 infrutescencias durante el muestreo. La formación de frutos duró entre cinco y seis meses. Con respecto al número de visitantes florales, *S. rostrata* presentó 30 morfotipos pertenecientes a cuatro ordenes de insectos: Coleoptera, Hemiptera, Diptera e Hymenoptera. El 67% de los morfotipos son coleópteros pertenecientes a las familias Nitidulidae y Curculionidae, por lo que posiblemente son los principales polinizadores de esta palma. La relación mostrada entre la floración y la temperatura es importante dentro del contexto de cambio global, puesto que alteraciones en esta variable podría conllevar un cambio en esta relación con los polinizadores y generar cambios poblacionales alterando la estructura y funcionamiento del bosque. La información es un aporte al conocimiento de la diversidad del país, además de ser útil en la elaboración de planes de manejo para la protección de la palma y las especies asociadas.

Palabras clave: Amazonía, inflorescencias, infrutescencias, fenología

ABSTRACT

Socratea rostrata is a piedmont palm that offers fruits and raw material to local human communities but with few studies about its reproductive ecology. The objective of this work was studying biology aspects of *S. rostrata*, such as flower and fruit morphology, phenology and floral visitors hence, in this study we observe the morphology, and monthly monitored the phenology and floral visitors of 90 individuals in the Colonso Chalupas Biological Reserve in the Ecuadorian Amazon, between 2019 and September 2020. Flowering was synchronous (71.1%), between August and November showing a relationship with the driest time of the year 2020. There was a production of 360 inflorescences and 327 infructescences during the sampling. Fruit formation lasted between five and six months. Regarding the number of floral visitors, *S. rostrata* presented 30 morphotypes of four insect orders: Coleoptera, Hemiptera, Diptera and Hymenoptera. The 67% of morphotypes are coleoptera belonging to the Nitidulidae and Curculionidae families, so they are possibly the main pollinators of this palm. The relationship shown between flowering and temperature is important in the context of global change, since changes in this variable could lead to a change in this relationship with pollinators and generate population changes, altering the structure and functioning of the forest. The information is a contribution to the knowledge of biodiversity in the country and is useful in management plans to protect the palm and associated species.

Key words: Amazon, inflorescences, infructescences, phenology

CAPITULO I: PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

Antecedentes

En el mundo existen cerca de 2400 especies de palmas, 789 están en América [1] concentradas principalmente en tres regiones de altas temperaturas y precipitaciones que favorecen su abundancia: mesoamérica, la región del Chocó y la cuenca del Amazonas [2]. En Sudamérica existen 476 especies pertenecientes a 50 géneros [2] y en Ecuador se concentra el mayor número de géneros (32) y de especies (136) por unidad de área.

Las palmas pertenecen a la familia Arecaceae que es considerada clave dentro de los bosques tropicales ya que prestan múltiples servicios ecosistémicos como: (1) aprovisionamiento de alimento a animales y humanos, de medicinas y de material de construcción [3]; (2) soporte como en el proceso de reciclaje de nutrientes [4,5] o la captura de grandes cantidades de carbono [6,7]; (3) regulación del agua como los pantanos donde predomina la palma *Mauritia flexuosa* L.f. [8] o a través del proceso de evapotranspiración [9] y, (4) cultural proporcionando materiales para adornos o festividades [9, 10, 11].

La familia se clasifica en 5 subfamilias: Calamoideae, Ceroxyloideae, Coryphoideae, Nypoideae y Arecoideae abarcando un total de 30 tribus. La subfamilia Arecoideae es la más abundante a nivel global y sudamericano con 12 tribus y 112 géneros [11,12]. Entre las tribus se encuentra Iriarteeae con 30 especies distribuidas en cinco géneros de palmas *Dictyocaryum*, *Iriarteia*, *Iriartella*, *Socratea* y *Wettinia* [13] localizados entre América Central y del Sur. El género *Dictyocaryum* se distribuye desde los 200 hasta los 2000 m s.n.m., *Iriarteia* desde los 0-1300 m s.n.m., *Iriartella* entre los 0 -1000 m s.n.m. [14], *Socratea* entre 0-1800 m s.n.m. y *Wettinia* desde 0-2600 m s.n.m.[3].

Entre las palmas más abundantes de la Amazonia se encuentran dos especies de la tribu Iriarteeae: los géneros *Iriarteia* y *Socratea* [15]. Se sugiere, que esta abundancia está relacionada a la acción de grupos humanos pasados, que enriquecieron sus sitios de habitación con palmas y otras especies útiles, lo que incrementó la actual diversidad y abundancia de las mismas en los bosques [16].

El género *Socratea* se caracteriza principalmente por tener palmas con raíces de gran tamaño en forma de zancos, dotadas de espinas cónicas, cortas y punzantes [14]. Estas palmas son polinizadas principalmente por escarabajos [17]. El género incluye cinco

especies monoicas: *S. exorrhiza*, *S. hecatonandra* Bernal, *S. karstenii* Bernal & Hend, *S. rostrata* Burret, *S. salazarii* H.E. Moore. *S. rostrata* está restringida a los Andes de Perú, Ecuador y Colombia, en las cordilleras costeras caribeñas y las montañas guyanesas [2] en un gradiente altitudinal entre 700 y 1 800 m s.n.m [18].

S. rostrata fue descrita morfológicamente en Colombia y Ecuador en 1985, sobre los 1000 m s.n.m, en donde puede alcanzar los 25 m de altura y entre 10-13 cm de diámetro. Tiene raíces zancos muy separadas de hasta 4 m de altura, con espinas de 2 cm, posee de 4-7 hojas, el tamaño de las inflorescencias es de hasta 90 cm, con flores estaminadas de 10 * 15 mm y flores pistiladas de 10 mm [17]. En Colombia se registra su presencia entre los bosques nublados y la vertiente amazónica entre los 900 y 1800 m s.n.m., con inflorescencias entre 60 - 82 cm y frutos de 3.5 - 3.6 cm de diámetro [18].

Para que las poblaciones de palmas se mantengan en equilibrio en los ecosistemas es necesario que exista una buena producción de frutos, lo cual a su vez depende de la fenología reproductiva, de la producción de flores, del número de flores polinizadas efectivamente, de la ontogenia de las semillas y los frutos, entre otros aspectos que se analizan bajo el contexto de la biología reproductiva [19]

Biología reproductiva en palmas

La biología reproductiva estudia aspectos de la reproducción sexual que incluyen el desarrollo y organización de las flores, características de la polinización, fertilización, formación y dispersión de semillas y germinación [20]. La fase reproductiva en el ciclo de vida de las plantas con flores o angiospermas es esencial para el incremento de la variabilidad genética y por lo tanto la adaptación y la posibilidad de una amplia distribución [21]. En palmas la reproducción es diversa en expresión sexual; ya que las flores varían ampliamente en términos de morfología en inflorescencias, brácteas y órganos florales [22]. Hay diferencias morfológicas entre flores femeninas y masculinas, diferencias temporales en el ciclo anual, y en el tiempo de apertura de unas u otras [23].

El estudio de la biología reproductiva es útil para establecer un manejo adecuado y responsable de las especies y para su conservación, en especial de aquellas con gran valor alimenticio, ecológico, social y económico [19,24], como se ha demostrado en especies como *Oenocarpus bacaba* Mart. en Brasil [25], y en Colombia [26] con *Attalea butyracea*

(Mutis ex L. f.), *Sabal mauritiformis* (H. Karst.) [26] y *Wettinia quinaria* (O.F. Cook & Doyle)[27]; que han sido puestas bajo directrices de manejo y protección, poniendo en práctica acciones pertinentes de conservación tanto en las palmas como en sus polinizadores garantizando así la conservación de la especie [26]

Flores, visitantes florales y polinizadores

Las flores son estructuras especializadas en producir los gametos masculinos y femeninos, que fertilizadas mediante la polinización desarrollan frutos y semillas para garantizar el éxito reproductivo y supervivencia de la especie [28]. Las flores de las palmas se encuentran adheridas a las inflorescencias [14] cuya estructura puede variar en tamaño desde 5 cm en *Bactris simplicifrons* Mart. hasta > 2 m en *Mauritia flexuosa* [29]. Según como se encuentren las flores, las palmas pueden denominarse: (1) hermafroditas cuando las especies tienen órganos femeninos y masculinos en la misma flor; (2) monoicas cuando tienen flores femeninas y masculinas en el mismo individuo y pueden ser palmas monoicas unisexuales, cuando las flores femeninas se encuentran en una inflorescencia y las masculinas en otra y palmas monoicas bisexuales cuando las flores masculinas y femeninas están dentro de la misma inflorescencia; y (3) dioicas cuando poseen flores masculinas y femeninas en diferentes individuos, es decir existen palmas hembra y palmas macho [29]. El 17% de las especies de palmas son hermafroditas, el 52% monoicas y el 30% son dioicas. En la subfamilia Arecoideae, el 98% de las especies son monoicas y el 2% de son dioicas [23]. Las diferencias sexuales mencionadas generan diversas formas de reproducción y cada una con diferentes recompensas florales para sus visitantes florales, que logran cumplir su objetivo de garantizar la polinización y una posterior viabilidad en la formación de frutos [23].

Las flores recurren a diversas estrategias para garantizar que el polen de las flores masculinas fecunde a las flores femeninas. Algunas ofrecen recompensas al polinizador como alimento (polen, tejidos y néctar) o sitios de oviposición o refugio [30]. Los polinizadores varían de acuerdo a la morfología, tamaño, química, color y simetría de las flores. En este sentido, se ha observado un patrón de preferencia de los polinizadores especialistas por las flores zigomorfas que presentan simetría bilateral y los polinizadores generalistas tienden a buscar las flores actinomorfas que presentan una simetría radial [31,32]. Los polinizadores especialistas dependen exclusivamente de uno o pocos taxones

de plantas como fuentes de alimento y están adaptados morfológicamente o conductualmente para recolectar néctar o polen de esas únicas especies, mientras que los generalistas tienen una gama amplia de especies que pueden servir como fuente de alimento [33–35]. En palmas, en las subfamilias más abundantes Coryphoideae y Arecoideae la mayoría de flores son actinomorfas y tríadas que consiste en dos flores masculinas y una flor femenina central[14].

Los principales polinizadores en plantas son los insectos y mantienen una relación mutualista de gran importancia para la conservación de la biodiversidad y la continuidad de las comunidades [36]. La distribución de los polinizadores varía a lo largo del gradiente de precipitación, temperatura y elevación. A mayor altitud, existe una disminución de temperatura y debido a que los insectos son ectotermos y dependen de la temperatura externa para su metabolismo, existe una menor riqueza de especies polinizadores generalistas a medida que aumenta la elevación [37,38].

Los polinizadores más importantes en palmas, son los coleópteros (escarabajos) polinizando el 29% de éstas, seguidos por himenópteros (abejas) con 26%, dípteros (moscas) que polinizan el 8%, un 3% son polinizadas por mamíferos y 7% por el viento. El restante 18% de las palmas son polinizadas por varios grupos de insectos en general y 9% por el viento [30].

Entre los escarabajos predominan las familias Nitidulidae y Curculionidae [39], en las abejas, especialmente la familia Halictidae y la tribu Meliponini en los trópicos. En el caso de las moscas las familias más abundantes son Caliporidae, Tachinidae y Platytymatidae [30].

A pesar de la importancia de las palmas para las comunidades humanas y de los polinizadores para las palmas, solamente alrededor de 30 especies de palmas de América han sido estudiadas en términos de sus visitantes florales (Tabla 1). Particularmente de la tribu Iriarteae que comprende 30 especies, solamente 4 han sido estudiadas.

Tabla 1. Número de visitantes florales reportados para 28 especies de la subfamilia Arecoideae, Calamoideae, Ceroxyloideae y Coryphoideae, reportados en Núñez-Avellaneda et al. [22], Oviedo et al. [26], Barfod et al. [30], Silva et al. [40], Lara et al. [41] y Núñez-Avellaneda et al. [42]

Subfamilia	Tribu	Especie de palma	Nº de especies visitantes florales	Referencia
Arecoideae	Cocoseae	<i>Aiphanes erinacea</i> (H.Karst.) H. Wendl	28	[30]
Arecoideae	Cocoseae	<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. Ex Mart	29	[30]
Arecoideae	Cocoseae	<i>Astrocaryum murumuru</i> Mart	7	[40]
Arecoideae	Cocoseae	<i>Attalea alleni</i> H.E.Moore	21	[30]
Arecoideae	Cocoseae	<i>Attalea butyraceae</i> (Mutis ex L.f)	25	[26]
Arecoideae	Cocoseae	<i>Attalea huebneri</i> (Burret) Zona	6	[40]
Arecoideae	Cocoseae	<i>Bactris guineensis</i> (L.) H.E. Moore	27	[26]
Arecoideae	Cocoseae	<i>Bactris major</i> Jacq	5	[40]
Arecoideae	Cocoseae	<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart	4	[40]
Arecoideae	Cocoseae	<i>Maximiliana maripa</i> (Aubl.) Mart.	10	[40]
Arecoideae	Cocoseae	<i>Syagrus orinocensis</i> (Spruce) Burret	43	[42]
Arecoideae	Geonomateae	<i>Geonoma irena</i> Borchs.	7	[30]
Arecoideae	Euterpeae	<i>Euterpe oleracea</i> Mart.	10	[40]
Arecoideae	Euterpeae	<i>Hyospathe elegans</i> Mart.	60	[30]
Arecoideae	Euterpeae	<i>Oenocarpus bataua</i> Mercado.	81	[22]
Arecoideae	Iriarteae	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz&Pav.	16	[43]
Arecoideae	Iriarteae	<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H.Wendl	4-39	[40,43]
Arecoideae	Iriarteae	<i>Wettinia quinaria</i> (O.F. Cook & Doyle)	52	[30]
Arecoideae	Iriarteae	<i>Wettinia kalbreyeri</i> (Burret) R. Bernal	39	[41]
Arecoideae	Manicarieae	<i>Manicaria saccidera</i> Gaertn.	3	[40]
Calamoideae	Calameae	<i>Calamus rudentum</i> Lour.	12	[30]
Calamoideae	Lepidocayeae	<i>Mauritia flexuosa</i> Lf	11	[40]
Ceroxyloideae	Phytelepheae	<i>Phytelephas seemanii</i> OFCook	26	[30]
Coryphoideae	Cryosophileae	<i>Cocothrinax argentata</i> (Jacq.) L.H.Bailey	5	[30]
Coryphoideae	Livistoneae	<i>Licuala spinosa</i> Wurmb.	29	[30]
Coryphoideae	Cryosophileae	<i>Cryosophila kalbreyeri</i> (Dammer ex Burret)	14	[26]
Coryphoideae	Sabaleae	<i>Sabal etonia</i> Swingle ex Nash	30	[30]
Coryphoideae	Sabaleae	<i>Sabal mauritiiformis</i>	75	[26]

Fenología reproductiva

La fenología reproductiva muestra la variación anual de las fases reproductivas (fenofases) y su relación con algunas de las variables climáticas [19]. En general, las fenofases estudiadas en las plantas son florecimiento –producción de polen y fertilización–, fructificación –desarrollo de semilla y fruto, germinación y crecimiento, [19]. En palmas, las fenofases registradas son producción de yemas, floración (flores abiertas masculinas y femeninas), fructificación (frutos verdes y maduros) y se ha incluido la caída de hojas como

una medida de crecimiento de varias especies de palmas [44]. Esta información sirve para determinar la proporción de individuos en una población que manifiestan una fenofase al mismo tiempo, lo cual se denomina porcentaje de sincronía [44,45]

La fenología de la floración y fructificación están regulados en muchas especies por variables climáticas, mostrando asociaciones entre estos y la temperatura, la precipitación o incluso la humedad relativa [39,41,46]. Las relaciones existentes entre las variables de temperatura y desarrollo de las plantas en latitudes medias y altas, han hecho que las observaciones fenológicas lleguen a convertirse en indicadores sensibles para evaluar los impactos de cambio climático [47].

En palmas se han observado diversos patrones: en algunas especies como *Astrocaryum murumuru*, *Attalea butyracea*, *Euterpe precatoria* Mart., *Wettinia maynensis* Spruce, existe mayor producción de flores en época seca, mientras que en especies como *Iriarteia deltoidea*, *Socratea exorrhiza*, *Mauritia flexuosa*, *Oenocarpus bataua* se observa mayor producción en época húmeda. Finalmente, existen otras palmas donde se registra producción durante todo el año como en *Wettinia kalbreyeri* [41,46,48]. En especies de la tribu Iriarteae, se ha observado una mayor productividad de flores y frutos de *I. deltoidea* y *S. exorrhiza* en épocas de mayor humedad o en la época de transición húmedo-seco en Madre de Dios, una zona con una precipitación anual de 1874.2 mm y una temperatura media de 24.3 °C [48]. En *W. quinaria* se reportó una correlación positiva entre la precipitación y la producción de flores femeninas y masculina en el Departamento del Chocó - Colombia [39]. En *W. maynensis*, en el bosque piemontano del oriente de Ecuador se registró una relación inversa entre la producción de flores estaminadas con la humedad relativa y una relación positiva con la temperatura [46]. Sin embargo, en *W. kalbreyeri* en el norte de la Cordillera Occidental de los Andes colombianos, no se observó relación entre alguna variable climática y la producción de flores, registrándose oferta durante todo el año [41].

Por lo tanto, los estudios fenológicos contribuyen a entender los procesos de desarrollo y formación de flores y disponibilidad frutos, así como las asociaciones de estos eventos con el clima; factores que unidos pueden contribuir a generar estrategias de manejo de la especie [49,50] como vedas de corte, protección de los dispersores de semillas, colecta de frutos y cuidar el proceso de germinación [47]. También permite

establecer predicciones de la productividad ante escenarios de cambio climático y, finalmente, pueden ayudar a garantizar la calidad de las semillas, que en el futuro puedan ser utilizadas como semilleros en programas de reforestación y restauración [51].

Planteamiento del problema

Los efectos del cambio global como la pérdida de hábitat, la fragmentación y el cambio de uso de suelo han diezmando las poblaciones naturales de palmas y han vulnerado las interacciones palma-polinizador [52,53], palma-dispersor y con especies asociadas [54]. Por lo tanto, es necesario estudiar la fenología de las palmas [48] y sus polinizadores, para en el futuro poder determinar si existen cambios en la diversidad o el comportamiento de los mismos [30].

Se ha demostrado que varias especies de palmas han cambiado el comportamiento fenológico provocando afectaciones en las fases de la reproducción. El colapso de una de estas fases genera una reacción en cadena que puede ir desde la disminución de la floración, afectando las interacciones con los polinizadores, hasta la del reclutamiento [55], o por el contrario el aumento en rangos de distribución nuevos. Por ejemplo, *Trachycarpus fortunei* (Hook.) H. Wendl (100 – 2400 m s.n.m), una especie de palma ornamental del sudeste asiático ha cambiado el rango de distribución altitudinal histórico debido al aumento en 2 °C de la temperatura ambiente regional [56]. Hoy día se observan individuos hasta los 3000 m s.n.m. en los Alpes suizos [57]. Otra especie, *Phoenix dactylifera* L., la palma que produce los dátiles, también ha variado su distribución hacia mayores elevaciones, dejando las áreas actuales inadecuadas para su cultivo, debido al estrés de humedad generado por el cambio en las condiciones climáticas de incremento de la temperatura y disminución de la precipitación, especialmente en el norte de África [58].

Las consecuencias de los cambios globales pueden ser contradictorios, por ejemplo en América, un estudio desarrollado en Brasil con el género *Attalea* reportó que la fragmentación del área de distribución ha generado una mayor producción de frutos comparado con áreas no fragmentadas, como consecuencia en la disminución de mamíferos depredadores de semillas [59]. Sin embargo, esto está en detrimento de la dispersión de semillas a otros lugares.

Las interacciones planta-polinizador también se han visto afectadas por el cambio global. Memmott y colaboradores [60] demostraron que entre el 17 y el 50% de la

disponibilidad de recursos florales está disminuyendo; por lo tanto, existe una reducción de la presencia de los polinizadores [60]. De igual manera, se ha observado una disminución en la diversidad de insectos, que puede variar de acuerdo al género y distribución de las plantas [61], como consecuencia de la aplicación de pesticidas, la contaminación ambiental, la introducción de especies exóticas, la propagación de patógenos, el cambio climático [60,62,63] y la deforestación [64].

Considerando que la floración y la actividad de los polinizadores están fuertemente afectadas por la temperatura [65] y que las proyecciones de cambio climático sugieren un aumento de ésta, es necesario monitorear el comportamiento de estos procesos en el corto y mediano plazo. Las respuestas tanto de plantas como de polinizadores [65] pueden provocar efectos en cascada sobre las redes ecológicas, extendiéndose la afectación a muchas otras especies, teniendo en cuenta que las interacciones entre plantas y polinizadores o dispersores son mutualistas [66].

Un claro ejemplo de este fenómeno se observa en abejas (Apidae), en Estados Unidos y en Europa, cuyas poblaciones han disminuido alrededor de 59% y 25% respectivamente [63]. En Europa además ha reportado que un 36% de las especies de abejorros se encuentran en riesgo climático debido a que habitan principalmente zonas frías y con la elevación de temperatura perderán las capacidades de dispersión y alimentación como consecuencia de la falta de disponibilidad de flores silvestres y sitios de anidación, se teme que podrían llegar a perder más del 80% del territorio de su distribución actual [67]. De la misma manera, la familia Megachilidae de la superfamilia Apoidea ha presentado una mortalidad de entre el 30% y el 75% debido al incremento entre 1.8 - 2.6 °C de la temperatura [68]. Por otro lado, se ha detectado en zonas templadas y tropicales una disminución del 50% en la riqueza de polinizadores cuando existe fragmentación del hábitat. En las abejas silvestres se mostró que a mayor distancia del hábitat natural, menor es la riqueza de polinizadores [69].

Entre los escarabajos, se ha reportado que el género *Mystrops* de la familia Curculionidae ha disminuido en abundancia en zonas fragmentadas de la región montañosa en México, afectando a la producción de frutos de *Astrocaryum mexicanum* [52]. Aunque no existen otros reportes en palmas, si ha habido registros de cambios en la distribución de familias de escarabajos. La familia Carabidae mostró cambios en su rango altitudinal de

aproximadamente 300 m sobre su altitud histórica a los 4270 m s.n.m, este estudio realizado en Pichincha-Ecuador atribuyó el cambio en el rango altitudinal a los cambios de temperatura desde el año de 1880 hasta el 2014, que fue de aproximadamente de 1 °C [70]. Por otro lado, se reportó que las poblaciones de la subfamilia Rutelinae de la familia Scarabaeidae en Ecuador continental disminuyeron debido a la pérdida y fragmentación de su hábitat [71].

Por último, vale la pena resaltar que el Convenio de Diversidad Biológica (CDB) y la Conferencia de las Partes, de los cuales Ecuador es signatario, a partir del año 2000 destacó la relevancia de promover el monitoreo de polinizadores; tanto de información taxonómica como de estudios de impacto, debido a la importancia de los mismos en la sostenibilidad de los ecosistemas y la agricultura. [72,73]. Se suma a nivel nacional el Plan toda una vida 2017-2021, en el cual Ecuador pretende garantizar los derechos de la naturaleza para las actuales y futuras generaciones [74]. Por lo tanto los esfuerzos en programas de investigación en esta temática son necesarios para apoyar las políticas de conservación de los polinizadores [75] y por lo tanto de las especies asociadas a las palmas como dispersores y otras plantas.

Justificación de la investigación

En Ecuador, *S. rostrata* ha sido registrada únicamente en las estribaciones de la cordillera oriental [76] restringida a la franja de bosque piemontano y montano entre 700 y 1200 m de elevación [77]. Algunas áreas de esta franja se encuentran dentro de zonas protegidas como: el Parque Nacional Sumaco – Napo - Galeras, el Parque Nacional Sangay, el Parque Nacional Llanganates y la Reserva Biológica Colonso Chalupas [78,79]. A pesar de ser consideradas como áreas protegidas, existen actividades de deforestación en las zonas de amortiguamiento, así como extracción de recursos sin planes de manejo, que han generado presiones antrópicas sobre las palmas [80].

Particularmente, *S. rostrata* era empleada en la construcción. Los tallos en la elaboración de paredes de las viviendas o como varas de soporte para el techo. Las raíces, por sus espinas, se utilizaban como herramienta para rallar o pulverizar los tubérculos como yuca. Las semillas se usan en la elaboración de artesanías y el capitel de la palma se emplea para juguete simulando una escopeta [18]. El uso en construcción requiere de la tumba del individuo, lo que disminuye las poblaciones de adultos en las comunidades de

palmas. En Ecuador, los tallos de la especie están siendo comercializados como postes de luz y soporte de plantas productoras de flores o de banano de exportación [81,82].

Los frutos del género *Socratea* son alimento de diversas especies de mamíferos como *Cuniculus paca* Linnaeus, *Dasyus novemcinctus* Linnaeus y *Hadrosciurus igniventris* Wagner [54,83]. Recientemente, en Ecuador se ha asociado a *S. rostrata* con especies poco conocidas como *Speothus venaticus* Lund, [54].

Considerando que: (1) esta especie es de gran importancia ecológica dentro del ecosistema piemontano por ser alimento de mamíferos y aves [54], (2) tiene una distribución restringida entre 700 y 1800 m s.n.m, vulnerable a la intervención antropogénica debido a la deforestación por cambio del uso del suelo [80], (3) la demanda de sus tallos está creciendo a nivel nacional [82,84], (4) no existe información ecológica de la especie ni en Ecuador ni en ninguno de los países que la alberga, y (5) las palmas e insectos son susceptibles a los cambios de temperatura, es indispensable conocer diferentes aspectos de la biología reproductiva que permitan el manejo y mantenimiento de la especie. Por lo cual nos planteamos las siguientes preguntas de investigación:

1. ¿Cómo es la morfología floral de *S. rostrata*?
2. ¿Cómo es la fenología reproductiva de *S. rostrata* y como ésta se relaciona (producción de flores y frutos) con variables ambientales como temperatura, precipitación y humedad relativa en el área de estudio?
3. ¿Existen diferencias entre la diversidad y abundancia de visitantes florales y polinizadores de *S. rostrata* en un gradiente altitudinal entre 900 - 1300 m s.n.m. (2.6 ° C de diferencia)?

Objetivos de la investigación

General

Estudiar aspectos de la biología reproductiva de *Socratea rostrata* en la reserva biológica Colonso Chalupas, Napo, Ecuador.

Específicos

1. Describir la morfología de las inflorescencias e infrutescencias de *S. rostrata* en el área de muestreo.

2. Estudiar la fenología de la floración y fructificación de *S. rostrata* y su relación con las variables ambientales temperatura, precipitación y humedad relativa.
3. Determinar la riqueza y abundancia de visitantes florales y polinizadores de *S. rostrata* en un gradiente altitudinal entre los 900 y 1300 m s.n.m.

CAPITULO II: MARCO METODOLÓGICO

Sitio de estudio

La investigación se llevó a cabo en la Reserva Biológica Colonso Chalupas ubicada en el cantón Tena de la provincia de Napo- Ecuador (Figura 1). El área está dentro del Bosque siempreverde piemontano del norte-centro de la cordillera oriental de los Andes [77]. La temperatura promedio es de 22.8 °C, la precipitación anual de 4571 mm y la humedad relativa de 91.7% [85].

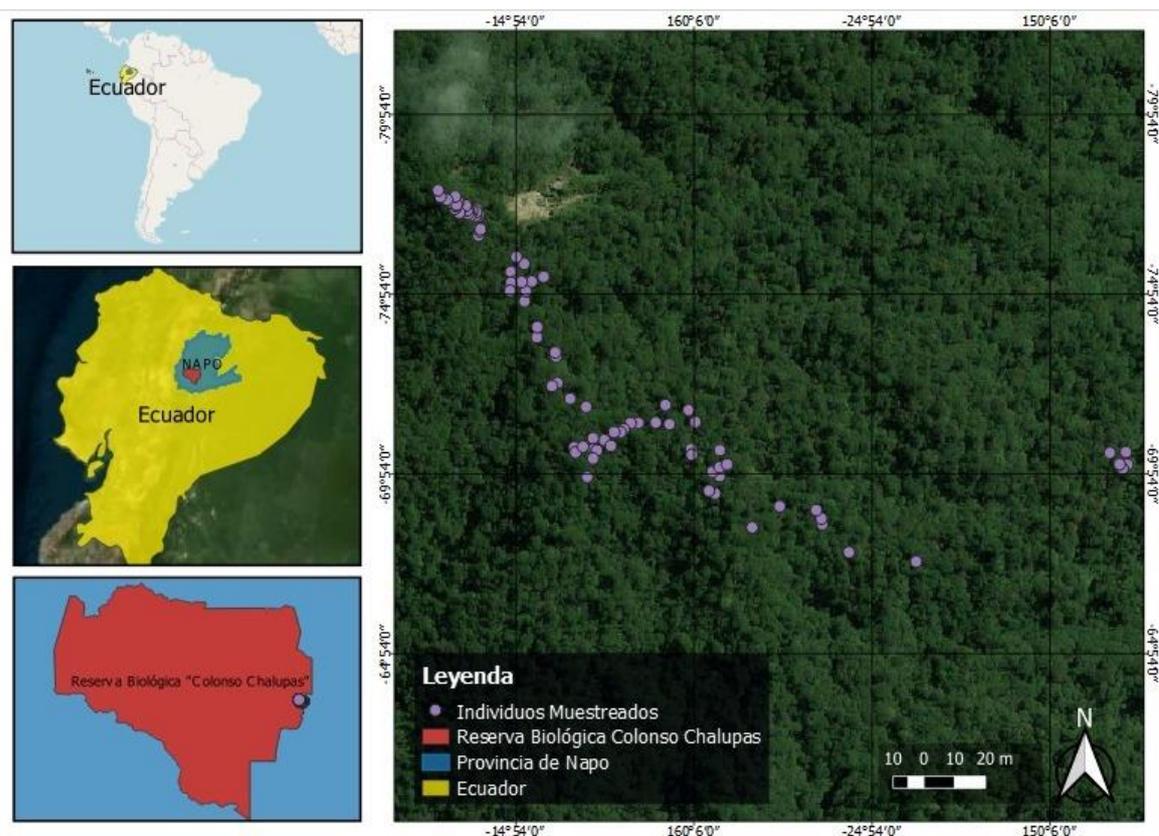


Figura 1. Sitio de estudio. Sendero de Shitig en la Reserva Biológica Colonso Chalupas Napo-Ecuador. Los puntos representan palmas adultas localizadas entre los 900 - 1300 m s.n.m. que fueron monitoreadas de marzo 2019 a septiembre 2020.

Fenología de la floración y fructificación

Para determinar la fenología de la palma, se marcaron 90 individuos (Fig. 2) que presentaban inflorescencias pasadas o actuales, en el transecto de Shitig en la RBCCH que va de los 900 a los 1300 m s.n.m. De estas palmas, 40 habían sido previamente marcadas por Lips en 2017, y aunque el autor las había identificado como *S. exorrhiza* luego de examinar la morfología de sus frutos se comprobó que se trataban de *S. rostrata* [43]. Todas las palmas fueron monitoreadas quincenalmente, mediante el uso de binoculares, entre marzo del 2019 hasta septiembre del 2020. El monitoreo consistió en visitar cada palma y registrar el estado fenológico de las siguientes fenofases: formación de inflorescencias, número de inflorescencias con flores, número de infrutescencias con frutos en formación (polinizada), frutos verdes, maduros y número de hojas [46] (Figura. 2 a,b,c).



Figura 2. Fenofases de la palma *Socratea rostrata*. (a) yema, (b) Inflorescencia con flores pistiladas, (c) inflorescencia con flores estaminadas, (d) inflorescencia polinizada, (e) Infrutescencia verde e (f) infrutescencia madura.

Colecta y preparación de muestras

Para determinar el número de frutos y la eficiencia reproductiva de la especie, se colectaron infrutescencias de las palmas con la metodología de escalada, que consiste en escalar con un equipo adecuado y no invasivo, hasta la altura de las inflorescencias o infrutescencias para su colecta. En el laboratorio, se registraron: el número de frutos

presentes, número de cicatrices donde estuvieron los frutos, longitud de la raquila, longitud del pedúnculo. Cada una de las fases fue fotografiada (Fig. 2 d,e,f).

Con el objetivo de tomar medidas morfológicas de las inflorescencias, así como de los visitantes florales y polinizadores, se colectaron mediante la técnica de escalada, seis inflorescencias. El número de muestra empleado se determinó basado en trabajos realizados en palmas [40,86–88] y considerando que *S. rostrata* es una palma protógina, es decir la floración femenina se desarrolla antes que la masculina, por lo que las muestras recolectadas son suficientes para obtener los visitantes florales en inflorescencias funcionalmente activas en la fase femenina [87]. La curva de acumulación en este tipo de palmas, llega a la asíntota con las primeras inflorescencias. En este caso, para *S. rostrata* con 6 inflorescencias la curva se aplanó, llegando a la asíntota (Anexo 1).

La obtención de las inflorescencias se realizó escalando la palma mediante el empleo de un equipo de escalada [39,40], una vez en la parte alta de la palma se guardó la inflorescencia en una bolsa plástica con alcohol al 96% hasta ser llevada al laboratorio de biología de la Universidad Regional Amazónica Ikiam [39–41] (Fig. 3 a, b).

De cada inflorescencia se midió el pedúnculo, el número y longitud de raquillas y de éstas se registró el número de flores (femeninas y masculinas). En el laboratorio, se sacudieron las inflorescencias en la bolsa para que los insectos de las inflorescencias quedaran en el fondo de ella y luego los que quedaron en las raquillas se separaron con ayuda de pinzas y pinceles. El resto de insectos fueron removidos de entre las flores cuidadosamente con la ayuda de pinceles. Todos los insectos se colocaron en frascos de vidrio con alcohol al 96% y posteriormente, separados en morfotipos, con la ayuda de lupas o de un estereoscopio Moltz SMZ -161 y se colocaron en envases con alcohol al 96% (Fig.3 d-f).

Para la identificación de morfotipos, se utilizó la bibliografía disponible y estudios que han sido realizados en palmas [22,41–43,89,90]. Una vez divididos en morfotipos, se agruparon, en ordenes, familias y cuándo fue posible llegar hasta género. Cada morfotipo separado, fue fotografiado y medido con la cámara acoplada al estereoscopio Olympus SZ2-ILST del laboratorio de Geociencias de la Universidad Regional Amazónica Ikiam. Finalmente, se seleccionaron los individuos para su posterior identificación molecular y conservación de museo para proyectos futuros.

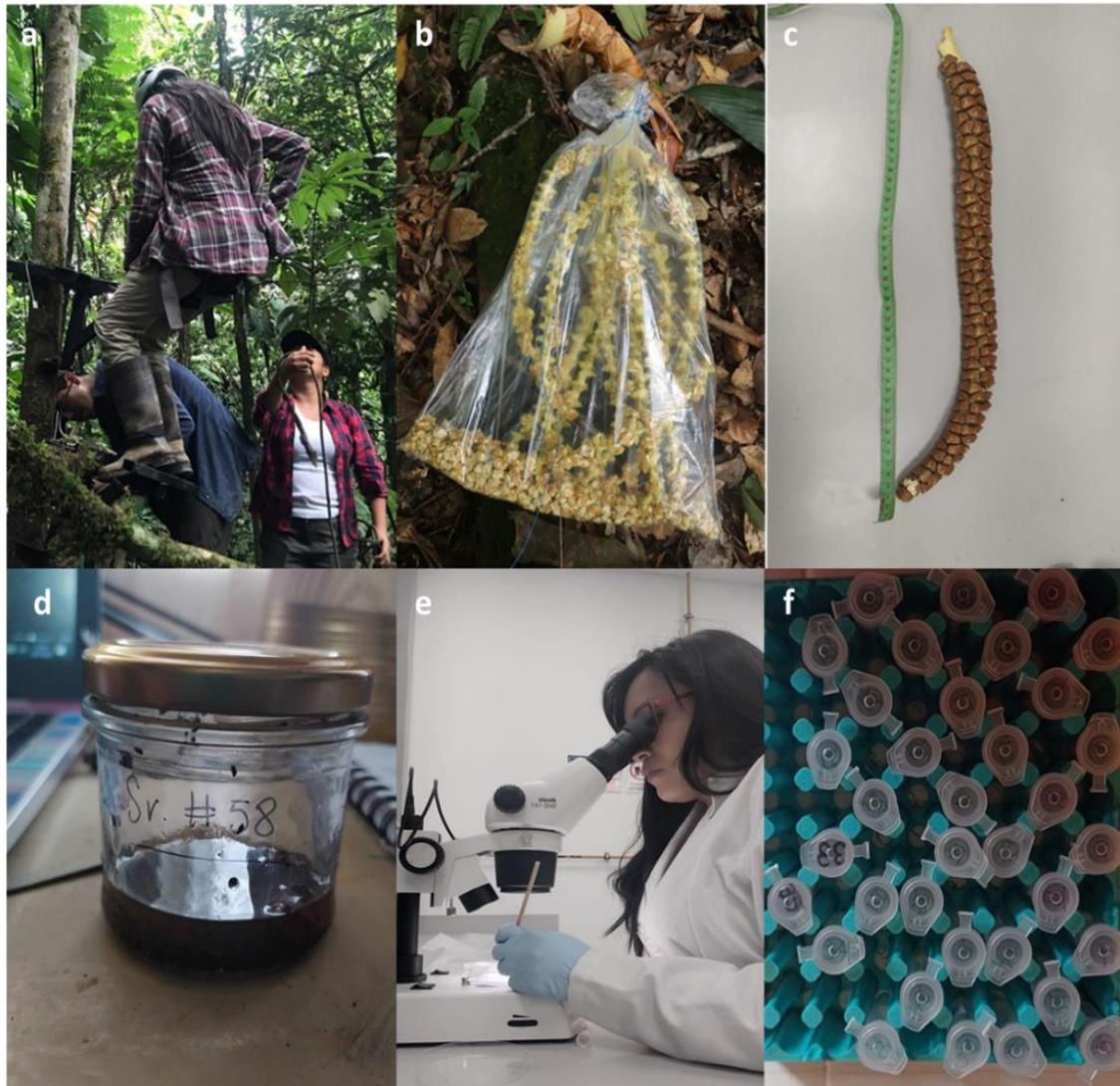


Figura 3. Actividades realizadas para la colecta y preparación de inflorescencias y de visitantes florales de *Socratea rostrata* a) escalando la palma b) Inflorescencia masculina c) medición de raquilas y conteo de flores d) separación de todos los insectos; e y f) separación de morfotipos en el laboratorio de biología de la Universidad Regional Amazónica Ikiám, Tena, Napo.

Análisis de datos

Fenología de floración y fructificación

Para determinar la sincronía de la especie se registraron en cada visita las frecuencias de las palmas que tenían inflorescencias pistiladas o estaminadas y se empleó el criterio de sincronía descrito por Bencke & Morellato [44]. Se considera que la población es asincrónica cuando menos del 20% de los individuos de la población se encuentra en la misma fase; de baja sincronía cuando entre el 20 y el 60% de los individuos se encuentran

en la misma fase, y de alta sincronía cuando más del 60% de los individuos están en la misma fase.

Con el fin de analizar la relación de las fenofases con el clima se utilizó una correlación de Pearson [41,46] con el paquete básico en el Programa RStudio [91]. Los datos climáticos de precipitación, temperatura y humedad relativa se obtuvieron de la estación climática de la Universidad Regional Amazónica Ikiam, localizada a menos de 3km del sitio de estudio, [85].

Visitantes florales

Se registró la composición de visitantes florales de *S. rostrata* en tres inflorescencias pistiladas y tres estaminadas (Tabla 5.), determinando la riqueza de especies encontradas.

Para la abundancia de los visitantes florales fueron clasificados según Núñez & Rojas [22] en las categorías: (a) muy abundantes, cuando sobrepasaba los 500 individuos, (b) abundantes, cuando estaban entre los 100 y 450 individuos, (c) raro, cuando estaban entre 5 y 20 individuos, (d) esporádicos cuando se encontraban de uno a cuatro individuos y (e) ausente, cuando no se encontraban en ninguna de las fase. Esta categorización se realizó para darle un valor de importancia a la diferencias encontradas entre las abundancias de los visitantes florales.

También se calculó la frecuencia del visitante floral y se empleó el criterio propuesto por Oviedo & Núñez [26] que menciona cuatro categorías: especies muy frecuentes (FR) cuando se encuentran en más del 75 % de las capturas, especies accesorias (AC) presentes entre el 50 y 74% de las capturas, especies ocasionales (OC) presentes entre el 25 y 49% y las especies esporádicas (ES) presentes en al menos el 25% de las capturas.

CAPITULO III: PRESENTACIÓN DE DATOS Y RESULTADOS

Morfología y producción de flores y frutos

Los individuos monitoreados de *S. rostrata* presentaron una altura promedio de 15 m (sd = ± 3 m). Las palmas observadas presentaron un promedio de 8 hojas (5 – 10 hojas) y se observó un promedio de inflorescencias de cinco en una misma palma.

Las 90 palmas de *S. rostrata* produjeron durante los 19 meses de muestreo, un total de 360 inflorescencias y 327 infrutescencias. La producción de flores y frutos fue variable y se representa en la Tabla 2. Sin embargo, la eficiencia reproductiva fue del 70.72%; en donde la mayoría de flores lograron formar frutos, es decir, en promedio una inflorescencia produjo 751.66 flores de las cuales 531.6 se convirtieron en frutos.

Tabla 2. Características morfológicas de las inflorescencias e infrutescencias de *Socratea rostrata* en el bosque piemontano de la RBCCH, provincia de Napo.

Característica	<i>Socratea rostrata</i>	
	Valor	Rango
N= 6		
Inflorescencia		
No. Raquillas	11 \pm 1.58	
Longitud de raquila (cm)	45.14 \pm 6.75	
No. Flores por raquila		
Femenina	75.32 \pm 12.33	
Masculino	157.55 \pm 20.66	
No. flores/inflorescencia		
Femenina	751.66 \pm 238.21	290 - 1115
Masculino	1660 \pm 396.38	875 - 2230
Tamaño de flor (mm)		
Femenina	0.73 \pm 0.17	
Masculina	2.10 \pm 0.35	
Infrutescencia		
No. Raquillas	12	
Longitud de raquila (cm)	36.93 \pm 4.78	
No. frutos por raquila	45.83 \pm 6.28	
No. frutos/infrutescencia	531.6 \pm 80.77	458-640
Tamaño de fruto (cm)	3.96 \pm 0.25	
Diámetro del fruto (cm)	6.85 \pm 0.24	

Fenología reproductiva

S. rostrata mostró un pico de producción de inflorescencias en los meses de septiembre - octubre del 2019 y septiembre de 2020, registrándose una alta sincronía (71.11 % de los individuos). El inicio de la floración empezó a finales del mes de agosto hasta inicios del mes de noviembre (Figura 4) coincidiendo con el periodo de mayor temperatura registrada durante el año (Figura 5). En este sentido, se encontró una correlación positiva significativa entre la producción de inflorescencias y la temperatura promedio ($r=0.83$) (Tabla 3) y una correlación negativa con la humedad relativa mínima ($r=0.81$). Fue frecuente encontrar más de una inflorescencia floreciendo al mismo tiempo en la palma, por lo que es posible que ocurra geitonogamia, que hace referencia a una posible polinización entre flores de la misma planta.

Para la producción de infrutescencias no se encontró correlación con ninguna variable climática. Las infrutescencias permanecieron entre cinco y seis meses adheridas a la palma. Se observó frutos en el piso durante el mes de noviembre del 2019.

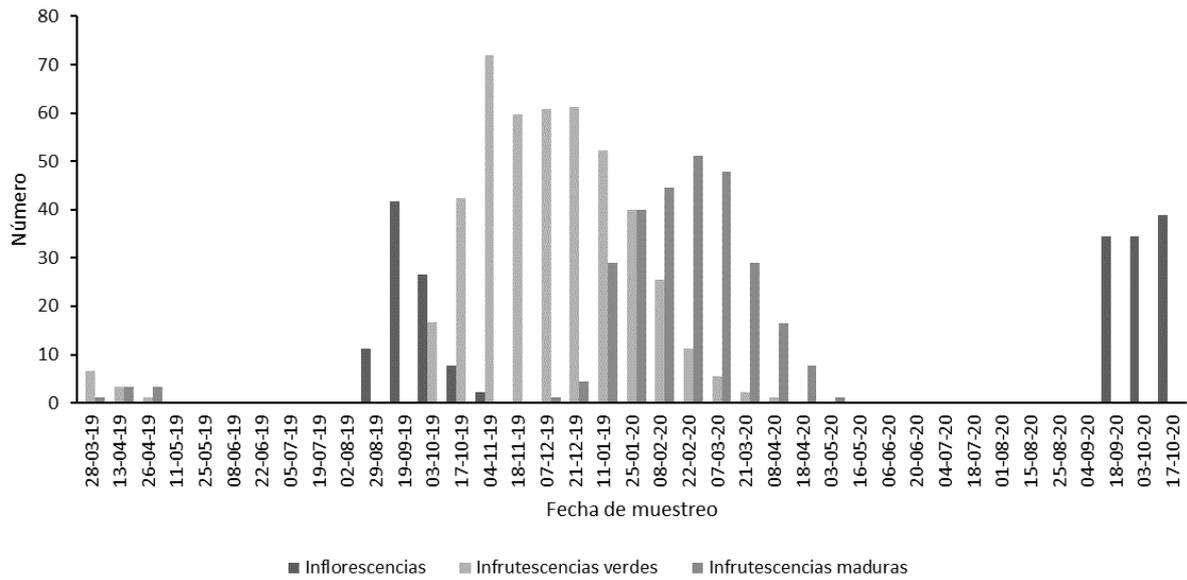


Figura 5. Número de palmas de *S. rostrata* con inflorescencias, infrutescencias verdes y maduras observadas desde marzo del 2019 hasta septiembre de 2020.

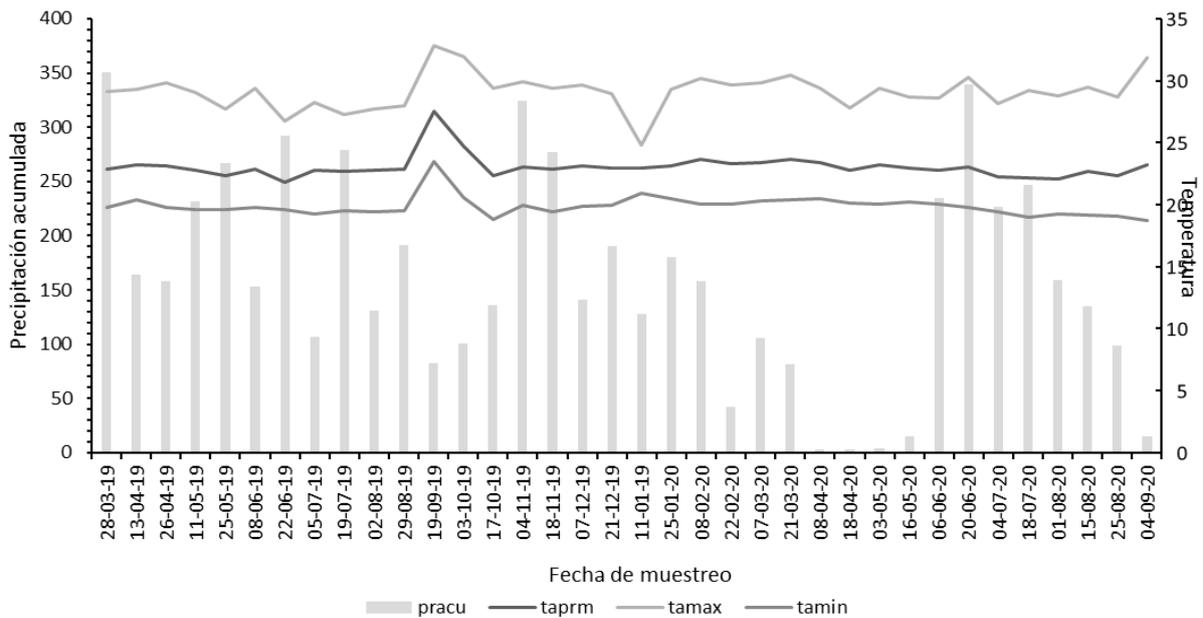


Figura 4. Precipitación y temperatura (promedio, máxima, mínima) de marzo del 2019 a septiembre de 2020, obtenidas del Servicio Hidrometeorológico Ikiam localizado a menos de 4 km del sitio de estudio.

Tabla 3. Correlación de Pearson entre las partes reproductivas de *S. rostrata* y las variables ambientales: Temperatura, humedad relativa y precipitación. Los números resaltados indican una significancia de $p < 0.05$. El coeficiente de determinación es la cercanía de la variable ambiental a la variable real, es decir el modelo encontrado, explica en un 70% a la variable real.

	Temperatura			Humedad relativa			Precipit
	Promedio	Máxima	Mínima	Promedio	Máxima	Mínima	
Correlación de Pearson							
Inflorescencias	0.83	0.52	0.66	-0.60	-0.20	-0.81	-0.15
Infrutescencias verdes	0.01	-0.03	0.05	0.15	0.14	0.06	0.21
Infrutescencias maduras	0.15	0.03	0.27	0.20	0.22	0.07	-0.28
Coefficiente de determinación							
Inflorescencias	0.70	0.27	0.44	0.36	0.04	0.66	0.02
Infrutescencias verdes	0.00	0.00	0.00	0.02	0.02	0.00	0.04
Infrutescencias maduras	0.02	0.00	0.07	0.04	0.05	0.01	0.08

Visitantes florales

Se encontró 30 morfoespecies de visitantes florales pertenecientes a cuatro órdenes; el 67% pertenece al orden Coleoptera, 13% al orden Diptera, 7% a Hemiptera, 3% a Hymenoptera y el 10% a otros que no se pudo identificar debido a que se encuentran en estado larvario (Figura 6).

Entre las morfoespecies más importantes se destaca *Mystrops sp3* (Coleoptera: Nitidulidae), que mostró una diferencia enorme en su abundancia con respecto a las demás morfoespecies, siendo tres veces más abundante que las demás especies nominadas **muy abundantes** (Tabla 4).

Derelomus sp (Coleoptera: Curculionidae), *Curculionidae sp2* (Coleoptera: Curculionidae), *Mystrops sp1* (Coleoptera: Nitidulidae), *Mystrops s2* (Coleoptera: Nitidulidae), *Mystrops sp3* (Coleoptera: Nitidulidae), *Mystrops sp7* (Coleoptera: Nitidulidae) y *Drosophila sp1* (Diptera: Drosophilidae) son las siete especies consideradas como muy abundantes y además frecuentes (Tabla 4), por lo que pueden ser consideradas como los polinizadores potenciales de *S. rostrata*, así como son consideradas en otras especies de palmas.

Con respecto a la variación del número de visitantes florales a lo largo del gradiente altitudinal, no se encontró un patrón claro (Tabla 5). La riqueza de morfoespecies oscila entre 24 a 28 morfotipos de visitantes florales por inflorescencia.

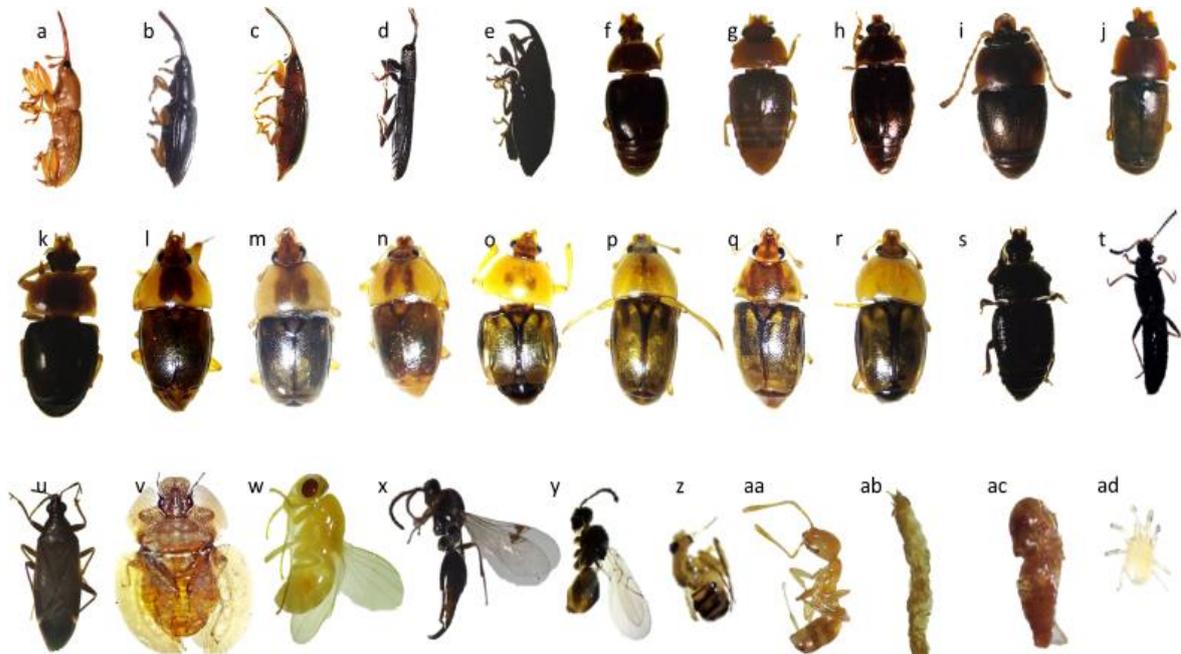


Figura 6. Morfoespecies encontradas en las inflorescencias *S. rostrata* en la Reserva Biológica Colonso Chalupas. Curculionidae : *Derelomus sp* (a), Curculionidae *sp1* (b), Curculionidae *sp2* (c), Curculionidae *sp3* (d), Curculionidae: *Baridae sp* (e), Nitidulidae: *Mystrops sp1* (f), Nitidulidae: *Mystrops sp2* (g), Nitidulidae: *Mystrops sp3* (h), Nitidulidae: *Mystrops sp4* (i), Nitidulidae: *Mystrops sp5* (j), Nitidulidae: *Mystrops sp6* (k), Nitidulidae: *Mystrops sp7* (l), Nitidulidae: *Mystrops sp8* (m), Nitidulidae: *Mystrops sp9* (n), Nitidulidae: *Mystrops sp10* (o), Nitidulidae: *Mystrops sp11* (p), Nitidulidae: *Mystrops sp12* (q), Nitidulidae: *Mystrops sp13* (r), Nitidulidae: *Mystrops sp14* (s), Staphylinidae *sp* (t), Anthocoridae *sp* (u), Tingitidae *sp* (v), Drosophilidae: *Drosophila sp1* (w), Diptera *sp1* (x), Diptera *sp2* (y), Drosophilidae: *Drosophila sp2* (z), Formicidae *sp* (aa), Otros: Insecta inmaduro (larva) *sp1* (ab), Insecta inmaduro (larva) *sp2* (ac), Insecta inmaduro (larva) *sp3* (ad).

Tabla 4. Abundancia y frecuencia de visitantes florales de *S. rostrata* según la metodología de Nuñez [22] y Oviedo y Nuñez [26] en la Reserva Biológica Colonso Chalupas. Abundancia indicada así: *** = muy abundantes, ** = abundantes, * = raras, + =

esporádicos y – = ausente. Frecuencia indicada así: FR = muy frecuentes, AC = especies accesorias y ES = especies esporádicas.

Orden/Familia /Géneros	Abundancia	Frecuencia
COLEOPTERA		
Curculionidae		
<i>Derelomus sp</i>	***	FR
Curculionidae <i>sp1</i>	**	FR
Curculionidae <i>sp2</i>	***	FR
Curculionidae <i>sp3</i>	*	AC
<i>Baridae sp</i>	*	ES
Nitidulidae		
<i>Mystrops sp1</i>	***	FR
<i>Mystrops sp2</i>	***	FR
<i>Mystrops sp3</i>	***	FR
<i>Mystrops sp4</i>	**	FR
<i>Mystrops sp5</i>	**	FR
<i>Mystrops sp6</i>	*	FR
<i>Mystrops sp7</i>	***	FR
<i>Mystrops sp8</i>	**	FR
<i>Mystrops sp9</i>	*	OC
<i>Mystrops sp10</i>	*	OC
<i>Mystrops sp11</i>	*	AC
<i>Mystrops sp12</i>	*	OC
<i>Mystrops sp13</i>	**	FR
<i>Mystrops sp14</i>	*	FR
Staphylinidae		
Staphylinidae <i>sp</i>	*	FR
HEMIPTERA		
Anthocoridae		
Anthocoridae <i>sp</i>	+	AC
Tingitidae		
Tingitidae <i>sp</i>	*	AC
DIPTERA		
Diptera <i>sp1</i>	*	FR
Diptera <i>sp2</i>	*	AC
Drosophilidae		
<i>Drosophila sp1</i>	***	FR
<i>Drosophila sp2</i>	*	OC
HYMENOPTERA		
Formicidae		
Formicidae <i>sp</i>	+	OC
OTROS		
Insecta inmaduro (larva) <i>sp1</i>	**	FR

	Insecta inmaduro (larva) <i>sp2</i>	+	ES
	Insecta inmaduro (larva) <i>sp3</i>	*	AC

Tabla 5. Número de visitantes florales de *S. rostrata* colectados a diferentes altitudes en la Reserva Biológica Colonso Chalupas

Fenofase	Elevación	Riqueza de especies	Número de flores
Pistilada	950	24	870
Pistilada	1100	25	682
Pistilada	1200	28	1050
Estaminada	900	26	1552
Estaminada	1110	25	1220
Estaminada	1250	26	1423

CAPITULO IV: INTERPRETACIÓN Y DISCUSIÓN

Morfología de flores y frutos

Este es el primer trabajo sobre la biología reproductiva en *S. rostrata* en Ecuador. Los valores sobre el tamaño de flores y frutos reportados en este trabajo (Tabla 2), están dentro de los rangos reportados para la especie en Colombia [72]. De los caracteres más importantes se destaca la proporción en la producción de flores, puesto que *S. rostrata* produce el doble de flores estaminadas con respecto a las pistiladas, siendo la proporción más baja entre las especies estudiadas de la tribu, seguida de *W. maynensis* (Tabla 6). Filogenéticamente son las especies más antiguas del grupo [92]. En estudios previos se sugiere que mientras más antiguo es el origen del grupo, los polinizadores son más especialistas y no tienen necesidad de mantener una mayor proporción entre flores estaminadas y pistiladas [46]. Esto debido a que al tener polinizadores especialistas, el nivel de polinización es alto y el individuo debe maximizar su aptitud produciendo flores pistiladas [93] para la formación de frutos, mientras que los polinizadores generalistas tienen una amplia oferta de fuentes de alimento [33], haciendo que la planta produzca más flores estaminadas [93] para garantizar la llegada de visitantes florales y la polinización. En efecto, en la Tabla 6 se observa que las especies más antiguas de esta tribu son las que poseen una proporción más cercana entre las flores estaminadas y pistiladas, respaldando la afirmación anterior [46]. Sin embargo, se vuelve necesario realizar más estudios con especies de la tribu Iriarteae, especialmente de los géneros *Socratea* y *Wettinia* que son géneros con escasos estudios [92] y de importancia ecológica [15], con el objetivo tener un mejor entendimiento y de la relación entre la producción de flores estaminadas y pistiladas y su relación con la polinización.

Con respecto a la producción de inflorescencias, 90 individuos de *S. rostrata* produjeron 360 inflorescencias (en promedio 4 inflorescencias por individuo), que es un valor similar a la proporción de la producción de *W. quinaria* en el Chocó colombiano, en donde 73 individuos produjeron 308 inflorescencias [39]. Por otro lado, 100 individuos de *W. kalbreyeri* en los andes colombianos produjeron 125 inflorescencias [41]. En un estudio realizado en *W. maynensis* en la región amazónica ecuatoriana, en la misma Reserva Biológica Colonso Chalupas (RBCC) 101 palmas produjeron 504 inflorescencias [46] que es una producción muy alta en comparación con la registrada en *S. rostrata*. Esto puede

deberse a que el periodo de floración de *W. maynensis* se extiende durante todo el año (Tabla 6) a diferencia de *S. rostrata* que presentó un período restringido de solo dos meses.

Los frutos de *S. rostrata* fueron encontrados en el piso durante el mes de noviembre que podría atribuirse a la alta precipitación de este mes. Así también, durante el mes de noviembre se registró la presencia de la especie *Speothos venaticus* [83] en el mismo sendero donde se realizó el presente trabajo de *S. rostrata*. Esta información puede ser indicador de la asociación de *Speothos venaticus* con *S. rostrata*, reafirmando la importancia de mantener estudios interacción palma – animal.

Tabla 6. Estudios de fenología realizados en cinco especies de la tribu Iriarteeae, incluyendo este estudio*

Especie	Clado(Baco n et al. 2016 [92])	Tiempo de floración	Tiempo de fructificación	Proporción		Referencia
				flores estaminada: pistilada	Inflorescencias por individuo	
<i>W. quinaria</i>	Oeste	Todo el año	NA	13:1	4.2	[39]
<i>W. kalbreyeri</i>	Oeste	Todo el año	9.2	3.38:1	0.8	[41]
<i>W. praemorsa</i>	Este	Todo el año	NA	NA	NA	[22]
<i>W. maynensis</i>	Este	Todo el año	5-8 meses	2.74:1	4.99	[46]
<i>S. rostrata*</i>	Oeste	Agos- Nov	5-6 meses	2:1	4	Este estudio

Fenología reproductiva y correlación con variables climáticas

El patrón observado en *S. rostrata* mostró una estacionalidad en la producción de inflorescencias entre agosto y noviembre con un pico de floración en septiembre y octubre del año en estudio. Por lo anterior la producción se considera intensiva, debido a que ocurre en un corto periodo de tiempo, lo cual puede ser una estrategia de la palmas para atraer visitantes florales [26], al igual que ocurre en otras especies como *Astrocaryum murumuru*, *Attalea butyracea*, *Euterpe precatoria*[48], *Bactris gasipaes* observadas en la

amazonia brasileña [94], *Butia purpuascens* (Glassman) en el cerrado brasileño [95] y *Euterpe edulis* en Sao Paulo [50]. De la tribu Iriarteeae *S. rostrata*, *W. maynensis* y *W. quinaria* coinciden con el patrón de producción en época seca, mientras que *I. deltoidea* y *S. exorrhiza* en Madre de Dios presentaron una mayor producción de flores y frutos en la época de transición húmedo-seco [48]. La alta sincronía de floración en *S. rostrata* ha sido reportada también para *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman [50], en otras palmas como *W. maynensis* [46], *W. quinaria* [39] y *W. kalbreyeri* [41] se ha mostrado una floración asincrónica o en algunos estudios sobre palmas la sincronía aún no ha sido considerada. En el caso de la fructificación, *S. rostrata* no mostró alguna relación con la variables ambientales, este tipo de patrón también ha sido encontrado en especies de la tribu [46] como en *W. kalbreyeri* [41].

La correlación entre la floración y la temperatura promedio fue positiva y además se obtuvo una correlación negativa con la humedad relativa mínima (Tabla 3), esto debido a que la temperatura esta inversamente relacionada con la humedad relativa. En ambas correlaciones, el r^2 explica el 70% de la relación mostrada. La relación encontrada entre la floración de *S. rostrata* y la temperatura es fundamental, pues la temperatura es considerada como el principal motor de cambio en la fenología de las especies [96]. Estos cambios no son iguales en todos los lugares y se han documentado diferentes escenarios en palmas: como en *Trachycarpus fortunei* Gancho , donde cambios en la temperatura han provocado que la especie suba en su gradiente de distribución [57]. Por otro lado, en *W. maynensis* en un contexto de incremento de temperatura, es posible que exista una reducción en la producción de flores pistiladas y como consecuencia en la disminución de frutos, o a su vez, exista una sobreproducción de flores estaminadas para garantizar la polinización cuando las condiciones sean idóneas [46]. Posiblemente este es el escenario que mejor se acople a *S. rostrata*, dado su comportamiento similar al de *W. maynensis*. Sin embargo, cualquiera que sea el cambio que ocurra en las especies ante un escenario de cambio climático, es de gran importancia que se profundice en este tipo de investigaciones relacionadas con las variables climáticas con el objetivo de encontrar y preparar posibles planes de manejo, proyectos de mitigación del cambio climático y políticas públicas con bases científicas.

Visitantes florales

El número de morfotipos de visitantes florales (30) encontrados en *S. rostrata* se encuentra dentro del rango encontrado para otras especies de la tribu (Tabla 1). El número es similar al número de morfoespecies encontradas en *W. kalbreyeri* (39 visitantes florales). En estos dos estudios la mayoría de morfoespecies pertenecen al orden Coleoptera, que corresponde al 85% en *W. kalbreyeri* y el 67% en *S. rostrata* [41].

Por otro lado, existe una diferencia marcada con *S. exorrhiza* donde se registraron únicamente cuatro visitantes florales [40], posiblemente debido a que la colecta de las inflorescencias no se realizó en el pico de floración. Para *W. quinaria* se registró un total de 52 morfoespecies, esta variación puede deberse a la diferencia de muestreo empleado, ya que también existió observación directa de los visitantes florales y la inclusión de una localidad adicional al sitio de estudio [39]. En *S. rostrata* y *W. quinaria* las morfoespecies de la familia Nitidulidae son consideradas como posibles polinizadores principales.

Lips 2018 [43] registró 16 morfoespecies para *I. deltoidea* y 39 para la especie que el autor consideró como *S. exorrhiza*, pero es *S. rostrata*. El número de morfoespecies encontradas por Lips, 2018 supera al presente trabajo, pero es importante destacar que para que los 39 visitantes florales sean acreditados a *S. rostrata* se debe verificar si todas las palmas estudiadas en el 2018 pertenecen a *S. rostrata*, pues es posible que se encuentren marcadas *S. exorrhiza* y *S. rostrata* en el mismo grupo. *I. deltoidea*, *S. exorrhiza* y *S. rostrata* que son palmas de la tribu Iriarteeae que mostraron a las familias Nitidulidae y Curculionidae como las familias de visitantes florales más abundantes y potenciales polinizadores.

Los coleópteros fueron los visitantes con mayor riqueza y abundancia en la especie (Figura 6), lo que define el síndrome de polinización de *S. rostrata* como cantarófila [30] como en la mayoría de las palmas [42]. Dentro del orden Coleoptera, la familia Nitidulidae fue la más común, representando 47% de los visitantes y Curculionidae el 17%, estas familias se han reportado como comunes para las palmas del neotrópico [28]. La familia Nitidulidae es saprofita y de hábitos variables, se alimentan de flores, frutos, savia, hongos, tejidos vegetales y animales. Su desarrollo es corto, pero su vida adulta longeva, lo que hace que fácilmente se adapten y dominen tipos de sustratos extremadamente diferentes [97].

Las palmas que presentan cantarofilia muestran un comportamiento común de polinizadores, en donde hay mayor presencia del género *Mystrops* y Curculiónidos de diversas especies [98]. No obstante, la presencia de otros órdenes de insectos dípteros, hemípteros e himenópteros es frecuente [17,30]. Debido a la abundancia notable de coleópteros del género *Mystrops* (Tabla 4) se sugiere que pueden ser los polinizadores principales de *S. rostrata* al igual que fue reportada en otras especies de la tribu Iriarteeae como *S. exorrhiza* (*S. rostrata*) [43], *W. kalbreyeri* [41,53], *W. quinaria* [39,53], *W. microcarpa*, *W. praemorsa*, *W. fascicularis* *W. aequalis*, *W. drudei* y *W. radiata* [53] y otras palmas, como *Oenocarpus bataua* y *O. mapora* H.Karst [22], destacando la importancia de los coleópteros para su conservación y adecuado manejo de las palmas.

En la clasificación de los morfotipos, se puede observar una gran cantidad de larvas de insectos y se vuelve indispensable realizar la identificación molecular de las morfoespecies y larvas encontradas. Esta información servirá primero para precisar el porcentaje de los órdenes expuestos y segundo para identificar las especies que desarrollan su ciclo de vida completo dentro de las inflorescencias, siendo dependientes de la palma y de gran importancia para su reproducción [98], estableciendo datos que ayuden a priorizar el manejo y preservación de polinizadores.

En cuanto a la riqueza de los visitantes florales en diferentes altitudes, no se encontraron tendencias marcadas (Tabla 5), y creyendo que podría relacionarse con el bajo número de inflorescencias muestreadas, se buscó esta misma correlación con los datos de Lips (2018) en *S. rostrata* (identificada como *S. exorrhiza*) y tampoco se encontró alguna relación, posiblemente a que no se encontró un patrón de variación considerable entre las altitudes seleccionadas. Sin embargo, cuando se analizó la composición de los visitantes florales de *S. rostrata* en las tres altitudes, el orden Coleoptera no mostró variación de riqueza a lo largo del gradiente estudiado. Esto corrobora el patrón encontrado en otros estudios realizados en angiospermas que no muestran cambios en la riqueza de coleópteros hasta los 1400 m s.n.m [99,100] y son polinizadores predominantes por encima de los 900 m s.n.m [99]. Hemiptera e Hymenoptera no presentaron cambios en la riqueza, mientras que en Diptera se observó un incremento en su riqueza sobre los 1000 m s.n.m, como lo reportado en Lefebvre et al., 2018 para angiospermas [99] donde la riqueza de Diptera incrementó con la altitud. Se ha reportado que sobre los 1400 m s.n.m el orden

Diptera se vuelve predominante [99,101] y existe un reemplazo de visitantes florales. Por lo tanto, es relevante continuar con estudios que contemplen altitudes desde los 1400 m s.n.m, donde se busque comprobar este aparente patrón en otras especies y entender las redes de polinización, es posible que la limitada variación de riqueza de visitantes florales a lo largo del gradiente, indique la especialización de los polinizadores con la palma, es decir, al ser especialistas la altitud no influye y los polinizadores se mantendrán como se ha reportado para *S. exorrhiza* [102] La especialización de visitantes florales ya se ha visto en especies protóginas [36,86,102] y no debe ser descartada para *S. rostrata*. Este tipo de estudios deben extenderse a un contexto geográfico más amplio y abarcar un rango de distribución más grande. Si la especificidad es alta, la relación palma-polinizador es vulnerable a cualquier cambio [103] variaciones en la palma tendrán como consecuencia cambios en los visitantes y polinizadores.

Es importante mencionar que, durante la colecta de visitantes florales, algunos insectos volaron y no pudieron ser atrapados en la bolsa de recolección. Aunque los insectos que salieron volando si fueron registrados en las inflorescencias no así su abundancia, por lo cual es recomendable emplear trampas que faciliten la colecta de este tipo de insectos, como las trampas pitfall que son efectivas para insectos voladores [70,104,105].

CAPITULO V: CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- *S. rostrata* es una palma de 15 m de altura, con aproximadamente de 8 hojas por año. Durante el tiempo de estudio se observó que 90 individuos produjeron 360 inflorescencias y 327 infrutescencias, siendo una palma altamente productiva que mostró 72% de eficiencia reproductiva. Los individuos produjeron una media de 752 flores pistiladas y 1660 flores estaminadas, con un promedio de 220 inflorescencias y 205 infrutescencias durante el tiempo de estudio. Estos valores estuvieron dentro de los rangos reportados para especies de la misma tribu.
- En algunos casos se pudo observar más de una inflorescencia floreciendo al mismo tiempo en una palma, por lo tanto no se debe descartar geitonogamia. Para comprobar esto, es necesario realizar experimentos de polinización donde se consideren los sistemas de autopolinización.
- La producción de flores en *S. rostrata* está asociada a la temperatura. El pico de floración ocurre durante la época menos lluviosa del año entre agosto y octubre. Este dato es importante para generar planes de manejo de la especie, ya que se sugiere evitar la tala de esta palma durante esta época para garantizar la reproducción de la misma. A pesar de la información proporcionada en este trabajo, es necesario profundizar en temas que faciliten la comprensión de la biología floral como antítesis floral para conocer exactamente las horas de receptividad de las flores, redes de interacción para poder conocer la interacción de esta palma con otras palmas del mismo sitio de estudio y poder determinar la especialización de los visitantes florales o a su vez, si comparten visitantes florales, entre otros temas. Por esto, se recomienda continuar con la observación y estudios del género *Socratea* y de la tribu Iriarteeae, los cuales tienen especies muy abundantes en el neotrópico.
- Se debe considerar la restringida distribución de *S. rostrata* y los aspectos de la biología reproductiva para contemplar la posibilidad de incluir a *S. rostrata* en alguna categoría de protección. Y además es importante realizar proyectos de germinación que incluyan procesos de restauración, dispersores y especies asociadas.
- El número de visitantes florales (30 morfotipos) fue similar a las encontradas en otras especies de la tribu Iriarteeae, sin embargo, es necesario respaldar esta

información con herramientas moleculares que ayuden a una identificación genética de los visitantes florales y posibles polinizadores para definir la riqueza de especies de visitantes en *S. rostrata* y diferenciar posibles sinonimias en la identificación tradicional de los morfotipos. Las larvas de los visitantes florales deben ser identificadas molecularmente y así obtener información sobre el ciclo de vida de los insectos dentro de las inflorescencias.

- Con respecto a la metodología en la recolección de los visitantes florales, se pudo observar que la técnica empleada funcionó bien para los órdenes Coleóptera, Díptera y Hemíptera. Sin embargo, en Himenóptera que es el orden de abejas y avispas algunos individuos salieron volando cuando se realizaba la recolección, por lo que se recomienda emplear una técnica de apoyo como las trampas pitfall.
- Las investigaciones futuras deben contemplar un mayor número de muestras que quizás pueda proyectar un patrón claro sobre el comportamiento de los visitantes florales e integrar estudios sobre la relación palma-polinizador como estudios sobre redes de polinizadores, donde se involucre más especies de palmas y se puedan encontrar cuales son las circunstancias ambientales que pueden afectar a estas comunidades, teniendo en cuenta que los cambios en las redes de polinizadores, se dan por cambios en el paisaje que pueden afectar a toda la comunidad y es urgente comprender como se forman estas redes de polinizadores y dispersores. Además, es importante incorporar diseños de muestreo garanticen la obtención de información.
- Es importante continuar con el estudio de *S. rostrata* pues aún quedan varias interrogantes por resolver y este trabajo sirve como línea de partida sobre la ecología de la palma. Es fundamental continuar con estudios de germinación y viabilidad de semillas que puedan aportar a planes de conservación y restauración de ecosistemas, estudios sobre plantas asociadas a la palma, dispersores primarios y secundarios de semillas que ayuden a comprender el rol ecológico de las especies asociadas, entre otros temas.
- Finalmente, se debe recalcar que *S. rostrata* es una especie conservada en la Reserva Biológica Colonso Chalupas debido a que su distribución esta entre los 900 y 1300 m s.n.m lo que hace difícil el acceso a estas áreas. Sin embargo, en el último año se ha observado una expansión en la frontera agrícola y turística en el área de

estudio, que ha ido disminuyendo la zona de amortiguamiento de la reserva, poniendo en riesgo esta especie. Por lo tanto, es fundamental priorizar planes de manejo con las comunidades aledañas y gobiernos autónomos para evitar que la especie sea talada y desaparezca localmente.

REFERENCIAS

1. Balslev H, Kahn F, Millan B, Svenning J-C, Kristiansen T, Finn Borchsenius &, et al. Species Diversity and Growth Forms in Tropical American Palm Communities. 2011;77: 381–425. doi:10.1007/s12229-011-9084-x
2. Pintaud J-C, Galeano G, Balslev H, Bernal R, Borchsenius F, Ferreira E, et al. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. Rev Peru Biol. 2008;15: 7–29. doi:10.15381/rpb.v15i3.2662
3. Borchsenius F, Moraes M. Diversidad y usos de palmeras andinas (Arecaceae). Botánica Económica los Andes Cent. 2006; 412–433.
4. García A. Determinación y comparación de la descomposición de hojarasca en bosques con diferentes grados de intervención en el noreste de Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 2009.
5. Ocampo-Duran Á, Fernández-Lavado A, Castro-Lima F. Aceite de la palma de seje *Oenocarpus bataua* Mart . por su calidad nutricional puede contribuir a la conservación y uso sostenible de los bosques de galería en la Orinoquia Colombiana Oil from seje palm *Oenocarpus bataua* Mart . due to its nutritional qual. Orinoquia. 2013;17.
6. Gilmore MP, Endress BA, Horn CM. The socio-cultural importance of *Mauritia flexuosa* palm swamps (aguajales) and implications for multi-use management in two Maijuna communities of the Peruvian Amazon. J Ethnobiol Ethnomed. 2013;9. doi:10.1186/1746-4269-9-29
7. van der Hoek Y, Solas SÁ, Peñuela MC. The palm *Mauritia flexuosa*, a keystone plant resource on multiple fronts. Biodivers Conserv. 2019;28: 539–551. doi:10.1007/s10531-018-01686-4
8. Bhomia RK, van Lent J, Rios JMG, Hergoualc'h K, Coronado ENH, Murdiyarsa D. Impacts of *Mauritia flexuosa* degradation on the carbon stocks of freshwater peatlands in the Pastaza-Marañón river basin of the Peruvian Amazon. Mitig Adapt Strateg Glob Chang. 2019;24: 645–668. doi:10.1007/s11027-018-9809-9
9. Renninger HJ, Phillips N, Salvucci GD. Wet- vs. dry-season transpiration in an

- amazonian rain forest palm *Iriarteia deltoidea*. *Biotropica*. 2010;42: 470–478. doi:10.1111/j.1744-7429.2009.00612.x
10. Cámara-Leret R, Paniagua-Zambrana N, Balslev H, Barfod A, Copete JC, Macía MJ. Ecological community traits and traditional knowledge shape palm ecosystem services in northwestern South America. *For Ecol Manage*. 2014;334: 28–42. doi:10.1016/j.foreco.2014.08.019
 11. Dransfield J, Uhl NW, Asmussen CB, Baker WJ, Harley MM, Lewis CE, et al. A New Phylogenetic Classification of the Palm Family, *Arecaceae*. *Source Kew Bull KEW Bull*. 2005;60: 559–569. doi:10.2307/25070242
 12. Asmussen C, Dransfield J, Deickmann Vi, Barfod A, Pintaud J-C, Baker WJ. A new subfamily classification of the palm family (*Arecaceae*): evidence from plastid DNA phylogeny doi:10.1111/j.1095-8339.2006.00521.x. *Bot J Linn Soc*. 2006;151: 15–38. Available: <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1095-8339.2006.00521.x>
 13. Bacon CD, Velásquez-Puentes FJ, Hoorn C, Antonelli A. *Iriarteae* palms tracked the uplift of Andean Cordilleras. *J Biogeogr*. 2018;45: 1653–1663. doi:10.1111/jbi.13350
 14. Dransfield J, Uhl NW, Asmussen C, Baker WJ, Harley MM, Lewis CE. *GENERA PALMARUM. The evolution and Classification of Palms*. Kew: Royal Botanic Gardens; 2008.
 15. ter Steege H, Pitman NCA, Sabatier D, Baraloto C, Salomão RP, Guevara JE, et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* (80-). 2013;342. doi:10.1126/science.1243092
 16. Levis C, Flores BM, Moreira PA, Luize BG, Alves RP, Franco-Moraes J, et al. How people domesticated Amazonian forests. *Front Ecol Evol*. 2018;5. doi:10.3389/fevo.2017.00171
 17. Henderson A. *Organization for Flora Neotropica. Brittonia*. New York Botanical Garden Press on; 1990. doi:10.2307/2805360
 18. Bernal R, Galeano G. *Guía Palmas de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales; 2010. Available:

<https://books.google.com.ec/books?id=II5KAQAIAAJ>

19. Pullaiah T, Balasubramanya S, Anuradha M. Red Sanders: Silviculture and Conservation. Pullaiah T, Balasubramanya S, Anuradha M, editors. Red Sanders: Silviculture and Conservation. Singapore: Springer Nature Singapore; 2019. doi:10.1007/978-981-13-7627-6
20. Tandon R, Koul M, Shivanna KR. Reproductive Ecology of Flowering Plants: An Introduction. Reproductive Ecology of Flowering Plants: Patterns and Processes. 2020. doi:10.1007/978-981-15-4210-7_1
21. Johri B, Srivastava P. Reproductive Biology of Plants. 1st editio. New Delhi: Narosa Publishing House; 2001. doi:10.1007/978-3-642-50133-3
22. Núñez-Avellaneda LA, Rojas-Robles R. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes Colombianos. *Caldasia*. 2008;30: 101–125. doi:10.2307/23642046
23. Nadot S, Alapetite E, Baker WJ, Tregear JW, Barfod AS. The palm family (Arecaceae): a microcosm of sexual system evolution. *Bot J Linn Soc*. 2016;182: 376–388. doi:10.1111/boj.12440
24. Ayasse M, Arroyo J. Pollination and plant reproductive biology. *Plant Biol*. 2011;13: 1–6. doi:10.1111/j.1438-8677.2010.00414.x
25. Brum HD, Nascimento HEM, Laurance WF, Andrade ACS, Laurance SG, Luizão RCC. Rainforest fragmentation and the demography of the economically important palm *Oenocarpus bacaba* in central Amazonia. *Plant Ecol*. 2008;199: 209–215. doi:10.1007/s11258-008-9425-y
26. Oviedo E, Núñez-Avellaneda LA. Biología reproductiva de la palma amarga (*Sabal mauritiiiformis*: Arecaceae): especie económicamente importante para la Costa Caribe colombiana. *Caldasia*. 2020;42: 1–11. Available: <https://dx.doi.org/10.15446/caldas.v42n2.75595>
27. Bernal R, Galeano G. Cosechar sin destruir. Aprovechamiento sostenible de las palmas colombianas. Bernal R, Galeano G, editors. Bogotá; 2013.
28. Kalra G, Lal M. Physiology of flowering. *Plant Physiol Dev Metab*. 2018; 797–819.

doi:10.1201/9781351075169

29. Galeano G, Peñuela-Mora MC, Nuñez LA. Guía de las palmas de la Estacion Biológica El Zafire, Amazonas. Colombia. Leticia: Instituto Amazónico de Investigaciones - IMANI; 2013.
30. Barfod AS, 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
31. Miller R, Owens SJ, Rørslett B. Plants and colour: Flowers and pollination. *Opt Laser Technol.* 2011;43: 282–294. doi:10.1016/j.optlastec.2008.12.018
32. Donoghue MJ, Ree RH, Baum DA. Phylogeny and the evolution of Flower Symmetry in the Asteridae. *Science (80-)*. 1998;3: 311–317.
33. Ashworth L, Aguilar R, Galetto L, Aizen MA. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *J Ecol.* 2004;92: 717–719. doi:10.1111/j.0022-0477.2004.00910.x
34. Motten A, Campbell D, Alexander D, Miller H. Pollination Effectiveness of Specialist and Generalist Visitors to a North Carolina Population of *Claytonia Virginica*. *Ecol Soc Am.* 1981;62: 1278–1287.
35. Cronk Q. Genetics of floral symmetry revealed. *Trends Ecol Evol.* 1997;12: 85–86. doi:10.1016/s0169-5347(97)01028-8
36. Campbell AJ, Carneiro LG, Maués MM, Jaffé R, Giannini TC, Freitas MAB, et al. Anthropogenic disturbance of tropical forests threatens pollination services to açai palm in the Amazon river delta. *J Appl Ecol.* 2018;55: 1725–1736. doi:10.1111/1365-2664.13086
37. Ramos-Jiliberto R, Domínguez D, Espinoza C, López G, Valdovinos FS, Bustamante RO, et al. Topological change of Andean plant-pollinator networks along an altitudinal gradient. *Ecol Complex.* 2010;7: 86–90. doi:10.1016/j.ecocom.2009.06.001
38. Malo JE, Baonza J. Are there predictable clines in plant-pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de

- Guadarrama (Central Spain). *Divers Distrib.* 2002;8: 365–371. doi:10.1046/j.1472-4642.2002.00161.x
39. Núñez LA, Bernal R, Knudsen JT. Diurnal palm pollination by mystropine beetles: Is it weather-related? *Plant Syst Evol.* 2005;254: 149–171. doi:10.1007/s00606-005-0340-6
 40. Silva A, dos Santos B, Nascimento D, Jardim M. Visitantes florais de palmeiras em Floresta Ombrófila Densa Aluvial na Amazônia Oriental. *Biota Amaz.* 2018;8: 1–4. Available: doi.org/10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v8n3p1-4
 41. Lara CE, Díez MC, Restrepo Z, Núñez LA, Moreno F. Fenología floral y visitantes florales de la palma macana *Wettinia kalbreyeri* (Arecaceae) en un bosque montano de los Andes. *Rev Mex Biodivers.* 2017;88: 106–112. doi:10.1016/j.rmb.2017.01.001
 42. Nuñez Avellaneda LA, Carreño JI. Polinización por abejas en *Syagrus orinocensis* (Arecaceae) en la orinoquia Colombiana. *Acta Biol Colomb.* 2017;22: 221–233. doi:10.15446/abc.v22n2.58925
 43. Lips J. Floral visitor assemblage of the palms *Socratea exorrhiza* and *Iriartea deltoidea* in Ecuador MSc thesis Biology Floral visitor assemblage of the palms *Socratea exorrhiza* and *Iriartea deltoidea* in Ecuador. Wageningen University & Research. 2018.
 44. Bencke CSC, Morellato LPC. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Rev Bras Botânica.* 2002;25: 237–248. doi:10.1590/S0100-84042002000200012
 45. Bencke CSC, Morellato LPC. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Rev Bras Botânica.* 2002;25: 269–275. doi:10.1590/s0100-84042002000300003
 46. Peñuela MC, Bustillos-Lema M, Álvarez-Solas S, Núñez-Avellaneda LA. Reproductive phenology variation of the multiple inflorescence-palm tree *Wettinia maynensis* in relation to climate, in a Piedmont forest in western Amazonia. *Trees - Struct Funct.* 2019;0: 0. doi:10.1007/s00468-019-01824-7
 47. Chmielewski F. Phenology: An integrative environmental science. In: Schwartz,

- editor. Netherlands: Kluwer Academic Publishers; 2003. pp. 505–522.
48. Ureta-Adrianzén M, Martínez-Gonzales P, Tupayachi-Trujillo Alfonso, Zúñiga-Hartley R. Phenology of Arborescent Palms Natives From Madre De Dios – Peru. *Rev Intropica*. 2014;9: 60–74.
 49. Horn CM, Gilmore MP, Endress BA. Ecological and socio-economic factors influencing aguaje (*Mauritia flexuosa*) resource management in two indigenous communities in the Peruvian Amazon. *For Ecol Manage*. 2012;267: 93–103. doi:10.1016/j.foreco.2011.11.040
 50. Garcia V, Bardedo C. Estudio fenológico de *Bactris gasipaes* Kunth, *Euterpe edulis* Mart. e *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman no Vale do Ribeira, SP, Brasil. 2016;43: 135–149. Available: http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/index.php?id=22&no_cache=1&L=0&tx_biovirtual_catalogo%5Baction%5D=list&tx_biovirtual_catalogo%5Bcontroller%5D=Especies&tx_biovirtual_catalogo%5Bq%5D=Syagrus+romanzoffiana&filters=
 51. Márquez J, Alba-Landa J, Mendizábal-Hernández L, Ramírez-García E, Cruz-Jiménez H. La fenología reproductiva y el manejo de los recursos forestales. *For Veracruzana*. 2010;12: 35–38.
 52. Aguirre A, Dirzo R. Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biol Conserv*. 2008;141: 375–384. doi:10.1016/j.biocon.2007.09.014
 53. Restrepo Correa Z, Núñez Avellaneda LA, González-Caro S, Velásquez-Puentes FJ, Bacon CD. Exploring palm-insect interactions across geographical and environmental gradients. *Bot J Linn Soc*. 2016;182: 389–397. doi:10.1111/boj.12443
 54. Álvarez-Solas S, Peñuela-Mora MC, Ramis L. Asociación palma-animal: mamíferos dispersores de semillas asociados a *Socratea* spp. e *Iriartea deltoidea* en el piedemonte de la Reserva Biológica Colonso-Chalupas, Napo, Ecuador. *Mamm Aequat*. 2019;1: 9–14.
 55. Pulido F. Biología reproductiva y conservación : el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp .). *Rev Chil Hist Nat*. 2002; 5–15. Available: <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2002000100002>

56. Walther GR, Gritti ES, Berger S, Hickler T, Tang Z, Sykes MT. Palms tracking climate change. *Glob Ecol Biogeogr.* 2007;16: 801–809. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00328.x
57. Blach-Overgaard A, Balslev H, Dransfield J, Normand S, Svenning JC. Global-change vulnerability of a key plant resource, the African palms. *Sci Rep.* 2015;5: 1–10. doi:10.1038/srep12611
58. Shabani F, Kumar L, Taylor S. Climate Change Impacts on the Future Distribution of Date Palms: A Modeling Exercise Using CLIMEX. *PLoS One.* 2012;7: 1–12. doi:10.1371/journal.pone.0048021
59. Andreazzi CS, Pires AS, Fernandez FAS. Mamíferos e palmeiras neotropicais: Interações em paisagens fragmentadas. *Oecologia Bras.* 2009;13: 554–574. doi:10.4257/oeco.2009.1304.02
60. Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price M V. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecol Lett.* 2007;10: 710–717. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x
61. Burkle L, Alarcón R. The Future of Plant-Pollinator Diversity: Understanding interaction networks across Time, Space, and Global Change. *Am J Bot.* 2011;98: 528–538. doi:10.3732/ajb.1000391
62. Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE. Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends Ecol Evol.* 2010;25: 345–353. doi:10.1016/j.tree.2010.01.007
63. Thomann M, Imbert E, Devaux C, Cheptou PO. Flowering plants under global pollinator decline. *Trends Plant Sci.* 2013;18: 353–359. doi:10.1016/j.tplants.2013.04.002
64. Ferreira PA, Boscolo D, Viana BF. What do we know about the effects of landscape changes on plant-pollinator interaction networks? *Ecol Indic.* 2013;31: 35–40. doi:10.1016/j.ecolind.2012.07.025
65. Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes AL, Totland Ø. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecol Lett.* 2009;12: 184–195.

doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x

66. Schleuning M, Fründ J, Schweiger O, Welk E, Albrecht J, Albrecht M, et al. Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nat Commun.* 2016;7: 1–9. doi:10.1038/ncomms13965
67. Rasmont P, Franzén M, Lecocq T, Harpke A, Roberts SPM, Biesmeijer JC, et al. Climatic Risk and Distribution Atlas of European Bumblebees. Bulgaria: Biorisk 10; 2015. doi:10.3897/biorisk.10.4749
68. CaraDonna PJ, Cunningham JL, Iler AM. Experimental warming in the field delays phenology and reduces body mass, fat content and survival: Implications for the persistence of a pollinator under climate change. *Funct Ecol.* 2018;32: 2345–2356. doi:10.1111/1365-2435.13151
69. Ricketts TH, Regetz J, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Bogdanski A, et al. Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns? *Ecol Lett.* 2008;11: 499–515. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x
70. Moret P, Aráuz M de los Á, Gobbi M, Barragán Á. Climate warming effects in the tropical Andes: first evidence for upslope shifts of Carabidae (Coleoptera) in Ecuador. *Insect Conserv Divers.* 2016;9: 342–350. doi:10.1111/icad.12173
71. Camacho L. Vulnerability of a jewel scarab (Coleoptera, Scarabaeidae, Rutelinae) in a highly fragmented light-polluted landscape in Ecuador. PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR. 2015. Available: <http://repositorio.puce.edu.ec/bitstream/handle/22000/8736/Tesis - L Camacho - Maestria Biología de la Conservación.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
72. Organización de las Naciones Unidas. Convenio sobre la Diversidad Biológica. 1992. doi:10.1016/0012-365X(93)E0222-P
73. CDB. Decisiones adoptadas por la Conferencia de las Partes en el Convenio sobre la Diversidad Biológica en su Quinta Reunión. Nairobi; 2000. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
74. Secretaria Nacional de Planificación y Desarrollo. Plan Nacional de Desarrollo 2017-2021. *Proc IEEE Conf Decis Control.* 2014;2015-Febru: 3757–3764.

doi:10.1109/CDC.2014.7039974

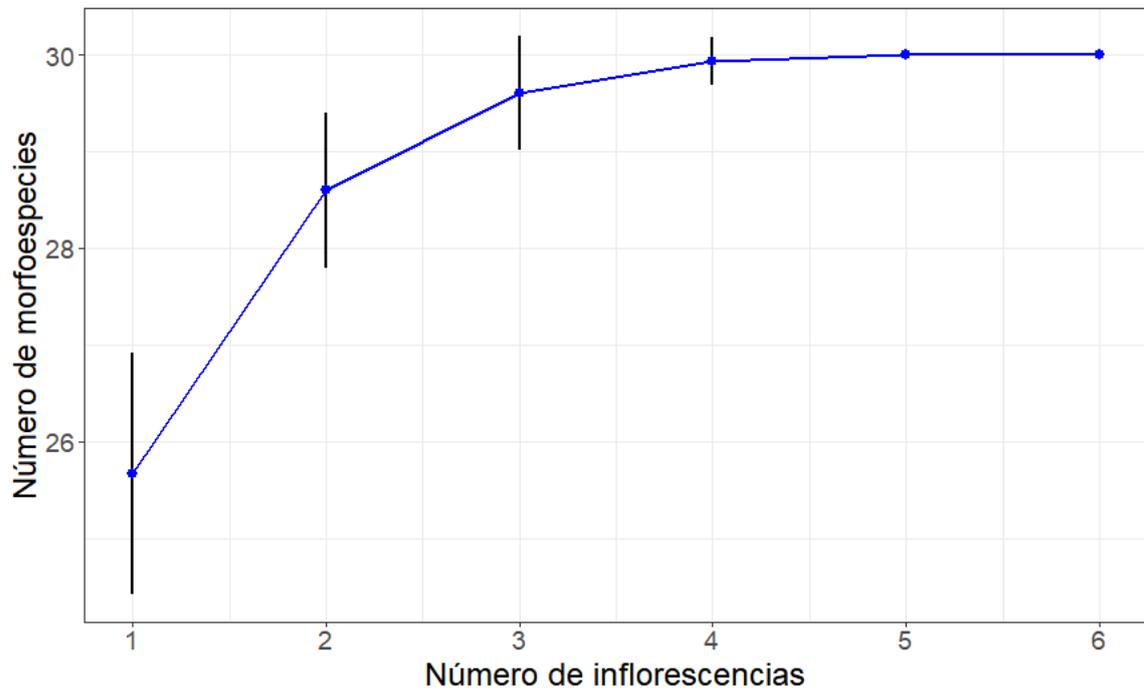
75. Ollerton J. Pollinator Diversity: Distribution, Ecological Function, and Conservation. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2017;48: 353–376. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919
76. Alvez-Valles CM, Balslev H, Carvalho FA, Garcia-Villacorta R, Grandez C, Menini Neto L. Endemism and conservation of Amazon palms. *Biodivers Conserv.* 2018;27: 765–784. doi:10.1007/s10531-017-1463-0
77. Ministerio del Ambiente del Ecuador. Sistema de clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Subsecr Patrim Nat. 2012; 186.
78. Ministerio del Ambiente del Ecuador. Sistema de clasificación de los ecosistemas de Ecuador Continental. Quito: Subsecretaria de Patrimonio Natural; 2013. doi:10.1007/s13398-014-0173-7.2
79. Ambiente FB para la C y M del. Descubriendo protector Colonso. Jara L, Sánchez Á, editors. Quito: Soboc Grafic; 2011.
80. Etter A, Mcalpine C, Phinn S, Pullar D, Possingham H. Characterizing a tropical deforestation wave: A dynamic spatial analysis of a deforestation hotspot in the Colombian Amazon. *Glob Chang Biol.* 2006;12: 1409–1420. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01168.x
81. Valencia R, Montúfar R, Navarrete H, Baslev H. Palmas Ecuatorianas: biología y uso sostenible. 1st ed. Valencia R, Montúfar R, Navarrete H, Baslev H, editors. Quito; 2013. Available: https://issuu.com/juanlorenzo/docs/palmas_ecuador/12
82. Moraes M, Paniagua-Zambrana N, Cámara-Leret R, Baslev H, Macía MJ. Palmas útiles de Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú. *Cosecha de palmas en el noroeste de suramérica.* 2014. pp. 87–102.
83. Álvarez-Solas S, Ramis L, Peñuela-Mora MC. Studies on Neotropical Fauna and Environment Highest bush dog (*Speothos venaticus*) record for Ecuador with a potential association to a palm tree (*Socratea rostrata*). *Stud Neotrop Fauna Environ.* 2020;66: 1–10. doi:<https://doi.org/10.1080/01650521.2020.1809973>
84. Cerón C, Reyes C, Yáñez M. Diversidad vegetal en un remanente del Chocó,

- Esmeraldas-Ecuador. *Cinchonia*. 2007;8: 37–53.
85. Laboratorio de Cambio Global-Ikiam. Servicio Hidrometeorológico Ikiam. 2020.
 86. Brieva-Oviedo E, Maia ACD, Núñez-Avellaneda LA. Pollination of *Bactris guineensis* (Arecaceae), a potential economically exploitable fruit palm from the Colombian Caribbean. *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants*. 2020;269: 151628. doi:10.1016/j.flora.2020.151628
 87. Carreño-Barrera J, D, Campos A., Colombo CA, Núñez-Avellaneda LA. Co-pollination, constancy, and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia. *Bot Lett*. 2021;00: 1–13. doi:10.1080/23818107.2021.1893215
 88. Campos A, do Amaral D, Nuñez-Avellaneda L, Carreño J, Lannuzzi L, Cardona-Duque J, et al. Methyl acetate , a highly volatile floral semiochemical mediating specialized plant - beetle interactions. *Sci Nat*. 2021. doi:10.1007/s00114-021-01731-3
 89. Resh V, Cardé R. *Encyclopedia of Insects*. Massachusetts: Elsevier Science; 2003.
 90. Howard FW, Giblin D, Moore R. *Insects on palms*. CABI Pub; 2001.
 91. Team Rs. *RStudio: Integrated Development for R*. Boston, MA: PBC; 2020. Available: <http://www.rstudio.com/>
 92. Bacon CD, Velásquez-Puentes F, Flórez-Rodríguez A, Balslev H, Galeano G, Bernal R, et al. Phylogenetics of Iriarteeae (Arecaceae), cross-Andean disjunctions and convergence of clustered infructescence morphology in *Wettinia*. *Bot J Linn Soc*. 2016;182: 272–286. doi:10.1111/boj.12421
 93. Opler P, Bawa K. Sex ratios in Tropical Forest Trees. *Soc Study Evol*. 1980;32: 812–821. doi:192.231.202.205
 94. Ferreira S, Santos L. Viabilidade de sementes de Pupunha (*Bactris gasipaes* Kunth). *Acta Amaz*. 1996;22: 303–307.
 95. Guilherme F, Vasconcelos E, Coelho C, Ressel K, Batista N, Souza L. Vegetative and reproductive phenology of *Butia purpurascens* Glassman (Arecaceae) under the effects of leaf harvesting. *Brazilian J Biol*. 2015;75: 77–85. doi:10.1590/1519-6984.07513

96. Chambers LE, Altwegg R, Barbraud C, Barnard P, Beaumont LJ, Crawford RJM, et al. Phenological Changes in the Southern Hemisphere. *PLoS One*. 2013;8. doi:10.1371/journal.pone.0075514
97. Myers L. Sap Beetles (of Florida), Nitidulidae (Insecta : Coleoptera : Nitidulidae). Univ Florida. 2013; 1–7.
98. Guerrero-Olaya NY, Núñez-Avellaneda LA. Ecología de la polinización de *Syagrus smithii* (Arecaceae), una palma cantarofila de la Amazonia Colombiana. *Rev peru biol* *Rev Peru Biol*. 2017.
99. Lefebvre V, Villemant C, Fontaine C, Daugeron C. Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower-visitors in Alpine communities. *Sci Rep*. 2018;8: 1–12. doi:10.1038/s41598-018-23210-y
100. Medan D, Montaldo NH, Devoto M, Maniese A, Vasellati V, Roitman GG, et al. Plant-pollinator Relationships at Two Altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina. *Arctic, Antarct Alp Res*. 2002;34: 233–241. doi:10.1080/15230430.2002.12003490
101. Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Dubuis A, Guisan A. Spatial pattern of floral morphology: Possible insight into the effects of pollinators on plant distributions. *Oikos*. 2010;119: 1805–1813. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18560.x
102. Nuñez L. Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. Universidad Nacional de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. 2014. Available: <http://www.bdigital.unal.edu.co/39647/1/1190858.2014.pdf>
103. Rotchés-Ribalta R, Winsa M, Roberts SPM, Öckinger E. Associations between plant and pollinator communities under grassland restoration respond mainly to landscape connectivity. *J Appl Ecol*. 2018;55: 2822–2833. doi:10.1111/1365-2664.13232
104. Keller I, Largiadèr CR. Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *Proc R Soc B Biol Sci*. 2003;270: 417–423. doi:10.1098/rspb.2002.2247
105. Márquez J. Técnicas de colecta y preservación de insectos. *Boletín Soc Entomológica*

Aragon. 2005;37: 385–408.

ANEXOS



Anexo 1. Curva de acumulación de visitantes florales de *S. rostrata*