

1-1-2017

## **Evaluación de la asociación mutualista o antagonista de especies de Cyclocephala coleoptera; dynastinae sobre la producción de frutos de Acrocomia aculeata Arecaceae en Casanare, Colombia**

Melissa Margarita Cordero Rodríguez  
*Universidad de La Salle, Bogotá*

Follow this and additional works at: <https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia>

---

### **Citación recomendada**

Cordero Rodríguez, M. M. (2017). Evaluación de la asociación mutualista o antagonista de especies de Cyclocephala coleoptera; dynastinae sobre la producción de frutos de Acrocomia aculeata Arecaceae en Casanare, Colombia. Retrieved from <https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia/18>

This Trabajo de grado - Pregrado is brought to you for free and open access by the Departamento de Ciencias Básicas at Ciencia Unisalle. It has been accepted for inclusion in Biología by an authorized administrator of Ciencia Unisalle. For more information, please contact [ciencia@lasalle.edu.co](mailto:ciencia@lasalle.edu.co).

**EVALUACIÓN DE LA ASOCIACIÓN MUTUALISTA O ANTAGONISTA DE  
ESPECIES de *Cyclocephala* (COLEOPTERA; DYNASTINAE) SOBRE LA  
PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE *Acrocomia aculeata* (ARECACEAE) EN CASANARE,  
COLOMBIA.**



**MELISSA MARGARITA CORDERO RODRÍGUEZ**

**Universidad De La Salle  
Departamento de Ciencias Básicas  
Bogotá D.C., Colombia.**

**2017**

**EVALUACIÓN DE LA ASOCIACIÓN MUTUALISTA O ANTAGONISTA DE  
ESPECIES de *Cyclocephala* (COLEOPTERA; DYNASTINAE) SOBRE LA  
PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE *Acrocomia aculeata* (ARECACEAE) EN CASANARE,  
COLOMBIA.**

**MELISSA MARGARITA CORDERO RODRÍGUEZ**

**TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGA**

**DIRECTOR**

**LUIS ALBERTO NÚÑEZ AVELLANEDA**

**Biólogo M.Sc. Ph.D**

**Profesor Asociado**

**Universidad De La Salle  
Departamento de Ciencias Básicas  
Programa de Biología  
Bogotá D.C., Colombia  
2017**

Nota de Aceptación:

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

Jurado

---

Jurado

---

Director: Luis Alberto Núñez Avellaneda

Bogotá, 2017

## AGRADECIMIENTOS

Primeramente quiero agradecer a mi familia por el esfuerzo, la compañía y el amor recibido desde el inicio de este camino, gracias a ellos por cada día confiar en mí y en mis ideas, por sus consejos e incondicional apoyo. A mi madre por ser la principal promotora de mis sueños e inspiración, y a mi abuela por su inagotable cariño y soporte en todo momento.

A J. Sebastián por toda la comprensión, energía y ánimos brindados en los momentos de duda y tensión.

Gracias gigantes a mi padre William por la elaboración de las ilustraciones del patrón de pigmentación presentado en este trabajo y todo el respaldo recibido siempre.

Agradezco especialmente mi director de tesis el profesor Luis Alberto Núñez por su orientación y dedicación, quien con sus conocimientos, experiencia, paciencia y motivación ha logrado que termine con éxito este trabajo. También gracias por el aporte y seguimiento durante toda la realización de esta tesis, desde la fase de campo y análisis de datos, hasta la escritura y revisión de los documentos.

A La Universidad de La Salle, y al programa de Biología por permitirme crecer profesionalmente, y por el apoyo a este proyecto, a los evaluadores de la propuesta de este trabajo Alfredo Niño y María Isabel Castro.

Al Museo de la Salle por facilitar espacios para la fase de laboratorio.

Especial agradecimiento a John Cesar Neita por la identificación de las especies estudiadas en este documento, a Javier Carreño quien apoyó durante el muestreo en campo, a Omar Morales y a su familia por permitir la realización del muestreo y seguimiento en la Finca la Macarena.

Gracias a todos aquellos de una u otra forma aportaron y apoyaron la realización de este trabajo de grado.



## CONTENIDO

	Pags.
<b>Lista De Figuras.....</b>	<b>VI</b>
<b>Lista De Tablas.....</b>	<b>VIII</b>
<b>Resumen General.....</b>	<b>1</b>
<b>I. Introducción General.....</b>	<b>2</b>
<b>II. Preguntas de Investigación.....</b>	<b>6</b>
<b>III. III. Objetivos.....</b>	<b>7</b>
<b>IV. Capítulos</b>	
<b>Capítulo 1:</b> Efecto de la florivoría de tres especies de <i>Cyclocephala</i> (Coleóptera, Dinastynae) sobre la producción de frutos en <i>Acrocomia aculeata</i> (Arecaceae) una palma de importancia económica en Colombia.....	<b>8</b>
<b>Capítulo 2:</b> Evaluación de aspectos de la biología y asociación de <i>Cyclocephala forsteri</i> (Coleoptera; Dynastinae) con <i>Acrocomia aculeata</i> (Arecaceae) en Casanare, Orinoquía colombiana.....	<b>43</b>
<b>V. Conclusiones generales.....</b>	<b>76</b>

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1:

- Figura 1.** Ubicación de la zona de muestro, Finca “La Macarena”, Municipio Hato Corozal, Casanare, Colombia.....12
- Figura 2.** Especies de estudio. A. *Acrocomia aculeata* B. Inflorescencia de *Acrocomia aculeata* C. *Cyclocephala forsteri* D. *Cyclocephala amazona* E. *Cyclocephala discicollis*. Fotos L.A. Núñez.....13
- Figura 3.** Comportamiento de *Cyclocephala forsteri* en inflorescencias de *Acrocomia aculeata*, A. Llegada a la espata cerrada. B. Contacto estigmas, C. insectos en cópula, D. Reunión en flores masculinas para consumo de polen y tejidos florales, E-F. Reunión la base del pedúnculo y de la bráctea generando una pseudocámara de reproducción de *Cyclocephala*. Fotos L.A. Núñez.....18
- Figura 4.** Evidencias de florivoría por especies de *Cyclocephala* en *Acrocomia aculeata*. A. Inflorescencia en antesis primer día. B. Flores femeninas y masculinas consumidas primera noche C-D y E Detalle consumo de flores. Fotos L.A. Núñez.....19
- Figura 5.** Variación diaria durante la fase floral de las abundancias para las tres especies de *Cyclocephala* A. *Cyclocephala forsteri*, B. *Cyclocephala amazona*, C. *Cyclocephala discicollis*.....20
- Figura 6.** Variación mensual de las abundancias para las tres especies de *Cyclocephala* A. Para *C. forsteri*, B. Para *C. amazona*, C. Para *C. discicollis*.....21
- Figura 7** Variación multianual de las abundancias para las tres especies de *Cyclocephala* A. Agrupación anual para las especies de *Cyclocephala*, B. *Cyclocephala forsteri*, C. *Cyclocephala amazona*, D. *Cyclocephala discicollis*.....22
- Figura 8.** Evaluación de cargas y eficiencia polínica de los principales visitantes en flores femeninas de *A. aculeata*. A. Promedio de abundancias de Curculionidae, Nitidulidae y *Cyclocephala* en inflorescencias. B. Promedio de cargas polínicas transportadas por Curculionidae, Nitidulidae y *Cyclocephala* C. Eficiencia polínica de Curculionidae, Nitidulidae y *Cyclocephala*. .....23
- Figura 9.** Resultados tratamientos. A. Inflorescencia control, B. Tratamiento sin acceso a *Cyclocephala*, C. Tratamiento solo con visitantes florales de pequeño tamaño, D. Tratamiento sin entrada de ningún insecto, E. Tratamiento con acceso exclusivo para *Cyclocephala*. Fotos L.A. Núñez.....24
- Figura 10.** Eficiencia en la producción de frutos en *A. aculeata*, señalando datos significativos o no (n.s: No significativos, \*: Poco significativos, \*\*\*\*: Muy significativos) por tratamiento: CT: Control, inflorescencias sin intervenir, CV: Tratamiento solo con visitantes florales de pequeño tamaño, C.C: Tratamiento con acceso exclusivo para *Cyclocephala*, S.C: Tratamiento sin acceso a *Cyclocephala*, S.V: Tratamiento sin entrada de ningún insecto, totalmente aislado.....25

**Figura 11.** Visita de *Cyclocephala* a *A. aculeata*, A. Inflorescencia antes de la llegada de *Cyclocephala*, B. Visita al inicio de la apertura floral, C. Vista con pocos individuos, D. Llegada en altas abundancias de *Cyclocephala*, E. Florivoría por parte de individuos de *Cyclocephala*. Fotos L.A. Núñez.....29

## **Capítulo 2:**

**Figura 1.** Variación anual de las abundancias para *Cyclocephala forsteri* en inflorescencias de *Acrocomia aculeata*.....51

**Figura 2.** Larvas encontradas en suelo de *Acrocomia aculeata*. A. Larva en agujero cerca de su alimento (raíces), B. Larva en vista lateral, C. Larva luego de varios días, D. Larva en primer estadio. Fotos de M. Cordero.....52

**Figura 3.** Dendrograma de análisis de agrupamiento de las especies de *Cyclocephala* encontradas en diferentes palmas del Casanare por similitud de Bray-Curtis.....53

**Figura 4.** Mapa de distribución geográfica de *Cyclocephala forsteri* (Cuadro izquierdo) y *Acrocomia aculeata* (Cuadro derecho).....58

**Figura 5.** Variaciones pigmentarias en machos (M) de *Cyclocephala forsteri*.....59

**Figura 6.** Variaciones pigmentarias en hembras (F) de *Cyclocephala forsteri*.....60

**Figura 7.** Porcentaje de reiteración de variaciones pigmentarias por año y sexo de *C. forsteri*.....61

**Figura 8.** Individuos de *Cyclocephala forsteri* en inflorescencia de palma, presentando la pigmentación más abundante.....62



## LISTA DE TABLAS

### Capítulo 2:

**Tabla 1.** Plantas reportadas con presencia/asociación con *Cyclocephala forsteri* a partir de revisión de literatura y bases de datos de biodiversidad online.....54

**Tabla 2.** Número de individuos y morfotipos por sexo reportados por algunos autores.....64

## **RESUMEN GENERAL**

En este trabajo se realizó un estudio detallado sobre la asociación entre especies de *Cyclocephala* y *Acrocomia aculeata*, con el objeto de demostrar si estos coleópteros al visitar las inflorescencias generan un efecto positivo como polinizador, o negativo como florívoros, afectando el éxito reproductivo de la palma. Además se analizaron aspectos de la biología y la asociación de *Cyclocephala forsteri* con *A. aculeata* evaluando aspectos sobre el comportamiento, grado de exclusividad, pigmentación dorsal y eficiencia reproductiva. Para ello, se realizaron observaciones y muestreos directos a las inflorescencias de *Acrocomia aculeata* en Casanare, Colombia. Dentro de los resultados obtenidos se encontró que las tres especies de *Cyclocephala*, específicamente *C. forsteri* se mantuvieron presentes en la palma a lo largo del tiempo de varios períodos florales y generalmente en altas abundancias, con un máximo 1954 individuos en una visita. De igual manera, el comportamiento de estos insectos se vio sincronizado con la palma, a tal punto que el ciclo de vida del coleóptero depende de ella. Por otro lado la baja eficiencia polínica y la clara disminución en la producción de frutos en presencia de las especies de *Cyclocephala*, indica que las especies de este género, incluida *C. forsteri*, no cumplen un papel eficiente como polinizadores. Estos insectos llegan en grandes cantidades consumen las flores y las destruyen afectando hasta un 92% de la producción de frutos, por lo tanto su papel es antagónico. Este estudio se constituye en el primer caso en que se evalúa y demuestra el rol de florívoros y posibles plagas en estado adulto de un grupo de insectos que son considerados benéficos porque actúan como polinizadores de un gran número de plantas neotropicales. Por lo tanto se sugiere iniciar planes de manejo, control y aprovechamiento para evitar daños en *Acrocomia aculeata* palma en proceso de establecimientos de cultivos industriales o de otras palmeras silvestres o cultivadas.

**Palabras clave:** Dynastinae, *Acrocomia*, Florivoría, Producción de frutos, Polinización.

## I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las plantas durante su ciclo reproductivo interactúan con gran cantidad y diversidad de insectos (Herrera 2000), el resultado de dicha interacción es que algunos de esos insectos contribuyen de manera positiva y directa en el éxito reproductivo, mientras otros, por el contrario, afectan negativamente el resultado de la reproducción generando reducción en la producción de frutos y por lo tanto semillas viables (Scariot *et al.* 1991).

Las especies de la familia de las palmas (Arecaceae) son un buen ejemplo de dicha afirmación, debido a que promedio cada inflorescencia es visitada por 35-120 especies de insectos y tan sólo tres o cuatro especies de dichos visitantes, son polinizadores eficientes (Núñez 2014). Los restantes no contribuyen en la polinización o participan negativamente afectando el resultado final de la producción de frutos (Teles 2009).

Un problema subyacente al no cuantificar el rol de los visitantes florales y su papel en la polinización, se encuentra en el hecho de que muchos insectos que han sido definidos como polinizadores eficientes para algunas especies o familias de plantas, y resultan ser herbívoros o florívoros causando graves daños en la planta (Teodoro *et al.* 2013).

Así un caso específico de la ambigüedad de relación mutualista y antagonista que puede presentarse entre plantas e insectos, lo encontramos en especies de coleópteros del género *Cyclocephala* (Dynastinae), este grupo de escarabajos en estado adulto están estrechamente relacionado con el proceso de polinización (Scariot *et al.* 1991; Moore 2011; Grossi *et al.* 2015); sin embargo, se han reportado como plagas en el ámbito agrícola, debido a la alimentación rizófaga que presenta en su etapa larval (Blanco 2003; Stechauner *et al.* 2010).

De la especie *Cyclocephala forsteri*, ha sido reportada en ambos ámbitos, como polinizador (Costa 2009; Jácome *et al.* 2011) y como florivoro de *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) (Oliveira y Ávila 2011; Lanes *et al.* 2014), una palmera de importancia económica por la producción de frutos con potencial oleaginoso (Ramos *et al.* 2008) y otro tipo de utilidades (Reis *et al.* 2012), entre las que se destaca como materia prima para los sectores de alimentos debido a la calidad de los aceites extraíbles de sus frutos y propiedades farmacéuticas ( Belén *et al.* 2005; Lescano *et al.* 2015 ).

Núñez (2014) en un estudio donde evaluó el patrón de asociación de las especies de *Cyclocephala* en palmas, concluyendo que las especies de *Cyclocephala* no cumplen un

papel eficiente en la polinización, y que por el contrario actúan como herbívoros, destruyendo las flores y con ello afectando su éxito reproductivo (Oliveira y Ávila 2011).

Hasta ahora, el papel como polinizador de *C. forsteri*, el posible efecto antagónico de la herbivoría y la consecuencia en términos de eficiencia reproductiva en *A. aculeata* no ha sido evaluado. Por lo tanto, definir y cuantificar el papel que cumple *C. forsteri* en la fase reproductiva de palmeras productoras de frutos como *A. aculeata* es información necesaria y de gran importancia, dado los planes de producción industrial de esta palmera.

En este contexto, este trabajo evaluó la asociación entre *A. aculeata* y *Cyclocephala forsteri* identificado el efecto de este insecto sobre la eficiencia reproductiva de la palma, para ello se realizó un análisis multianual de abundancias, la descripción del comportamiento en inflorescencias, la evaluación de aspectos de la biología y de la florivoría por parte de especies de *Cyclocephala*, la descripción de la especificidad y el patrón de pigmentación presentada por dichos coleópteros. Los resultados de este trabajo aportan información importante para comprender el efecto del género *Cyclocephala* sobre una palma de importancia económica como *A. aculeata*, denotando la relevancia que puede significar la interacción de estas dos especies en ámbito agrícola e industrial.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Antoniassi, R., Junqueira, N., Ferreira, A., Rogério, J., Duarte, I. (2012) Variabilidade de genótipos de macaúba quanto às características físicas de fruto e rendimento em óleo. Memórias congresso Brasileiro de fruticultura.
- Belén, D., López, I., González, M., Moreno, M., Medina, C. (2005) Evaluación físico-química de la semilla y del aceite de corozo (*Acrocomia aculeata* Jacq.). Grasas y Aceites Vol. 56. Fasc. 4. 311-316.
- Blanco, L. (2003) Aspectos Bioecológicos de las plagas en los cultivos agrícolas. Manual técnico. Programa Manejo Integrado de Plagas en América Central (PROMIPAC).
- Botto, C., Ramirez, P., Ossa, C., Medel, R., Ojeda M, y González, A, (2011) floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). International journal of plant sciences. 172(9):1130–1136.
- Costa, C. (2009) Solos e outros fatores ambientais associados à diversidade fenotípica de macaubais no estado de São Paulo. Dissertação (Mestrado em Agricultura Tropical e Subtropical Área de Concentração em Gestão dos Recursos Agroambientais) – Instituto Agronômico, Campinas. 54f
- Grossi, P., Santos, M., y Almeida, L. (2015) Two new species of *Cyclocephala* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae) from Minas Gerais State, Brazil. Zootaxa 4078 (1): 245–251
- Herrera, C., M. (2000) Measuring the effects of pollinators and herbivores: evidence for non-additivity in a perennial herb. Ecology 81(8):2170–2176.
- Jácome, K., Lopes, A., y Cardoso, C., (2001) Ecologia, Manejo, Silvicultura e Tecnologia da Macaúba. Convênio de Cooperação Técnica SECTES/FAPEMIG.
- Lanes, E., Motoike, S., Kuki, K., Nick, C., Freitas, R. (2014) Molecular Characterization and Population Structure of the Macaw Palm, *Acrocomia aculeata* (Arecaceae), *Ex Situ* Germplasm Collection Using Microsatellites Markers. Journal of heredity. Vol. 106, issue 1.
- Lescano, C., Oliveira, I., Silva, L., Baldivia, D., Sanjinez, E., Arruda, E., Moraes, I., Lima, F. (2015) Nutrients content, characterization and oil extraction from *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. *African Journal of Food Science*. 9 (3):113–119.

- Moore, M.R. (2011) Disentangling the phenotypic variation and pollination biology of the *Cyclocephala Sexpunctata* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). Dissertation (University of Nebraska).
- Núñez, L., A. (2014) Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. Tesis Doctoral en Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 348 p
- Oliveira, H., y Ávila, C. (2011) Occurrence of *Cyclocephala forsteri* on *Acromia aculeata*. Pesquisa Agropecuária Tropical. 41(2): 293–295.
- Ramos, M., Filho, M., Hiane, P., Braga, J., y Siqueira, E. (2008) Qualidade nutricional da polpa de bocaiuva *Acrocomia aculeata* (Jacq.). Lodd. Ciência e Tecnologia de Alimentos, 28(Supl.): 90-94.
- Reis, R., Arruda, R., Zanella, M., Jesus, E., Borsato, A., y Rosaina C., A. (2012). Utilidades da bocaiúva (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart) sob o olhar da comunidade urbana de Corumbá, MS. Cadernos de Agroecologia, v. 7, n.2.
- Scariot, A., O., Lleras, E., y Hay, J., D. (1991) Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. Biotropica 23(1):12–22.
- Stechauner, R., Pardo, L., C. (2010) Re descripción de inmaduros, ciclo de vida, distribución e importancia agrícola de *Cyclocephala lunulata* Burmeister (Coleóptera: Melolonthidae: Dynastinae) en Colombia. El boletín científico del centro de museos de historia natural. 14: 203–220.
- Teles, H. (2009) Caracterização de ambientes com ocorrência natural de *Acrocomia aculeata* (Jacq) Lodd. Ex Mart. e suas populações nas regiões centro e sul do estado de Goiás. Trabajo de grado de maestría. Facultad de Agronomía de la Universidad de Federal de Goiás. Pp. 137.
- Teodoro N, Rodrigues S, Guimarães E (2013) Libro de resúmenes 64º Congresso Nacional de Botânica Belo Horizonte.

## II. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Las especies de *Cyclocephala* que visitan las inflorescencias de *Acrocomia aculeata* son polinizadores eficientes?

¿El balance final como resultado de la presencia las especies de *Cyclocephala* en inflorescencias de *A. aculeata* es positivo para la producción de frutos, o por el contrario la eficiencia reproductiva se ve afectada por su presencia?

¿*Cyclocephala forsteri* la especie más reportada se asocia de manera exclusiva con inflorescencias de *A. aculeata*, o se le puede encontrar en otras palmeras que crecen en simpatría?

¿Qué tan dependiente es la biología de *C. forsteri* con la palma *A. aculeata*?

¿Las características morfológicas de los individuos de *Cyclocephala forsteri* que acceden a las inflorescencias de *A. aculeata* son de fácil reconocimiento?

### III. OBJETIVOS

#### GENERAL

Caracterizar la asociación de especies de *Cyclocephala* (Coleoptera; Scarabaeidae; Dynastinae) con inflorescencias de *Acrocomia aculeata* (Arecacea) y determinar los efectos sobre la producción de frutos.

#### Objetivos específicos capítulo 1

1. Cuantificar la presencia y abundancias de *Cyclocephala amazona*, *C. discicollis* y *C. forsteri* mediante un análisis multinivel en inflorescencias de *Acrocomia aculeata*.
2. Registrar el comportamiento en fase adulta de *C. amazona*, *C. discicollis* y *C. forsteri* en inflorescencias de *A. aculeata*.
3. Definir el papel de *Cyclocephala* en la polinización comparando cargas polínicas con otros visitantes florales principales de *A. aculeata*
4. Evaluar el papel de *C. forsteri* en la eficiencia reproductiva de *A. aculeata* mediante un tratamiento de aislamiento de inflorescencias.

#### Objetivos específicos capítulo 2

1. Registrar la presencia y abundancia por visita de *Cyclocephala. forsteri* en las inflorescencias de *A. aculeata*.
2. Evaluar la dependencia de estados larvales de *C. forsteri* asociados a *A. aculeata*
3. Determinar la especificidad y preferencia de *C. forsteri* por las inflorescencias de palmas *A. aculeata*
4. Describir la variación en la pigmentación dorsal de *C. forsteri* presentes en inflorescencias de *A. aculeata*



## IV. CAPITULOS

### Manuscrito 1

#### **1. Efecto de la florivoría de tres especies de *Cyclocephala* (Coleóptera, Dinastynae) sobre la producción de frutos en *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) una palma de importancia económica en Colombia**

Autores: Melissa M. Cordero Rodríguez y Luis A. Núñez A.

##### **Resumen**

En una población silvestre de *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) en Casanare Colombia, se evaluó el efecto de la florivoría de *Cyclocephala forsteri*, *C. amazona* y *C. discicollis* (Coleóptera: Scarabeidae: Dinastynae) sobre el éxito reproductivo de una palma cuyos frutos oleaginosos son de importancia económica y con alto potencial agroindustrial. Los aspectos tratados en el estudio fueron: *i*. La evaluación del comportamiento de las tres especies de escarabajos en inflorescencias de *A. aculeata*; *ii* Registro de la presencia y asociación a partir de las abundancias de especies de *Cyclocephala* sobre la palma en tres niveles 1. Durante un ciclo floral completo (4 días), 2. A lo largo de un año y 3. Durante de siete períodos florales (2010 - 2016); *iii*. La valoración a partir del análisis de cargas polínicas del papel de estos insectos como potenciales polinizadores, y *iv*. La cuantificación de la incidencia de los coleópteros en la producción de frutos mediante un experimento de aislamiento para visitantes florales. Las especies de *Cyclocephala* presentaron un comportamiento similar, su actividad es crepuscular a nocturna, llegan en grandes abundancias, consumen tejidos florales y copulan en la inflorescencia. Por otro lado, se registraron altas tasas de visita, presentando una fuerte asociación con la palma en los tres niveles evaluados, donde en promedio las abundancias fueron de 2545, 3982 y 1279 individuos para *C. forsteri*, *C. amazona* y *C. discicollis* respectivamente. Las tres especies de escarabajos presentaron una baja eficiencia polínica en comparación a las especies de Curculionidae y Nitidulidae. Por último se encontraron diferencias significativas en la producción de frutos, perdiéndose cerca del 92% de los frutos por la presencia de las especies de *Cyclocephala*. De esta forma, se evidenció una fuerte asociación palma insecto que se mantiene en el tiempo, y como resultado una reducción significativa en la producción de frutos, sugerimos iniciar planes de

monitoreo, registro y manejo de las especies de *Cyclocephala* a lo largo de la distribución de la especie y en los cultivos proyectados para esta importante palmera neotropical.

## **Introducción**

La florivoría es un tipo de herbívora que consiste en el consumo parcial o total de estructuras reproductivas, flores o inflorescencias, incluyendo verticilos vegetativos o los reproductivos, así como el polen o los óvulos por parte de un herbívoro generalmente insecto (Asikainen y Mutikainen 2005, McCall y Irwin 2006).

Los florívoros en la mayoría de los casos son insectos que cumplen la función de visitantes florales y también pueden ser polinizadores de las mismas plantas (Gómez 2002; Fenster *et al.* 2004; Fumero y Meléndez 2007; Rosas *et al.* 2014; Salazar *et al.* 2015), existen casos donde las especies de insectos actúan como polinizadores principales en especies de plantas pero lo hacen como florívoros de otras (Ashman *et al.* 2004, Alder y Brostein 2004), siendo esta última actividad netamente antagónica cuando consumen y/o destruyen parte o totalmente las estructuras reproductivas (Sowel y Wolfe 2010).

Dado que las flores son el órgano reproductivo de la planta, el efecto de la florivoría puede ser directo cuando se afecta la estructura o el desarrollo de los embriones antes o pasada la fertilización (Irwin y Brody 1998; 2011), generando consecuencias negativas en la planta como posible disminución del éxito reproductivo (Maldonado *et al.* 2015; Tsuji *et al.* 2016) y por ende se afecta la adecuación de la planta afectada (Leavitt y Robertson 2006; Strauss y Whittall 2006).

Por otra parte, el efecto del consumo de las estructuras reproductivas puede ser indirecto, cuando la florivoría no afecta los verticilos reproductivos directamente, sino que afecta la polinización o a los vectores que mueven el polen, debido a la consecuencia del consumo de las flores se disminuyen directamente las tasas de visitas de polinizadores por pérdida de los atrayentes y recompensas florales (García y Ehrlén 2002). Este fenómeno reduce la atracción en número y calidad de polinizadores (Pohl *et al.* 2006; Cardel y Koptur 2010; Sober *et al.* 2010; Botto *et al.* 2011), y en como consecuencia presenta una disminución significativa del flujo de polen entre plantas y la eficiencia reproductiva disminuye (McCall y Irwin 2006; Sánchez 2007; Teodoro *et al.*

2013).

Dentro de los efectos directos causados por el consumo de flores se encuentra la disminución en la producción de frutos, llegando a verse solo el 12 % de frutos generados en plantas expuestas a florivoría, como en el caso de *Centrosema virginianum* (Cardel y Koptur 2010) o en otro ejemplo lo encontramos en la especie *Annona dioica* donde por efectos de florivoría se destruyó el 42 % de las flores lo que hizo inviable el desarrollo de los frutos (Paulino y Chaves 2006). Igualmente se ha demostrado que la baja presencia de polinizadores efectivos, debido a la destrucción de estructuras reproductivas por herbivoría disminuye de forma significativa la producción de frutos (Maron y Crone 2006 Paulino y Chaves 2006), e incluso la calidad nutricional de los mismos (Tewksbury 2002; Amarante *et al.* 2010).

El daño a las estructuras reproductivas por parte de insectos florívoros puede ser causado por una o varias especies de visitantes florales, este daño es mayor cuando la diversidad de dichos visitantes florales es alta (Malo *et al.* 2001; Sowel y Wolfe 2010), aunque este tema ha sido poco documentado en plantas neotropicales (Noguera *et al.* 2002)

En las especies de palmas, las inflorescencias son visitadas por gran cantidad de insectos tanto en riqueza como en abundancia (Bernal y Ervik 1996; Küchmeister *et al.* 1997; Núñez *et al.* 2005; Núñez y Rojas 2008; Núñez 2014; Núñez *et al.* 2015) muchos de ellos no cumplen función como polinizadores, sino que su papel es de florívoros directos o indirectos que podrían traducirse en una reducción del éxito reproductivo (Mohamed y Müller 2015), no obstante, se cuenta con poca información documentada al respecto.

Hasta ahora, son pocos los casos reportados de florivoría en palmas, tan sólo hay registro de *Chamaedorea radicalis* quien pierde un 20 % de follaje anual por herbivoría floral de insectos (Ramos *et al.* 2010); al igual que la palma *Sabal maurittiformis* que presenta un 80 % de aborto de sus frutos debido a la depredación de flores por diferentes grupos de insectos (Brieva y Núñez 2015) Algunos casos más severos se han presentado como en la palma *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* donde por florivoría ocurre hasta el 80 % de destrucción de sus inflorescencias (Cunningham 1995).

Otro posible caso de florivoría en palmas fue sugerido en las palmas *Acrocomia*

*aculeata* y *Attalea insignis* (Núñez 2014) en el que diferentes especies de *Cyclocephala* (Coleoptera: Scarabeidae: Dynastinae) estarían actuando como florívoros destruyendo las estructuras reproductivas y por ende disminuyendo la eficiencia reproductiva y productividad, información no corroborada a partir ensayos o datos que soportaran dichas observaciones.

De manera contradictoria, hasta ahora los adultos de las diferentes especies de *Cyclocephala* habían sido considerados frecuentes visitantes florales y posibles polinizadores de palmas (Henderson 1986; Barfod *et al.* 2011). De igual manera se ha demostrado que estos escarabajos han sido reportados en gran cantidad de estudios como polinizadores eficientes de otras familias de plantas (Schatz 1990; Braun y Gottsberger 2012; Paulino 2014; Grossi *et al.* 2015).

No obstante, es importante resaltar que las especies de *Cyclocephala* han sido considerados como especies con importancia económica ya que en etapa larval son rizófagas afectando el sistema radicular de diferentes especies de plantas (Pardo *et al.* 2005; Villegas *et al.* 2008; Rodrigues *et al.* 2010), su acción como florívoros y el efecto en la eficiencia reproductiva o producción de frutos ha sido pobremente documentada y evaluada experimentalmente tanto para palmas como para otras especies de plantas que estos insectos visitan durante la fase de reproducción (Oliveira y Ávila 2011; Núñez 2014).

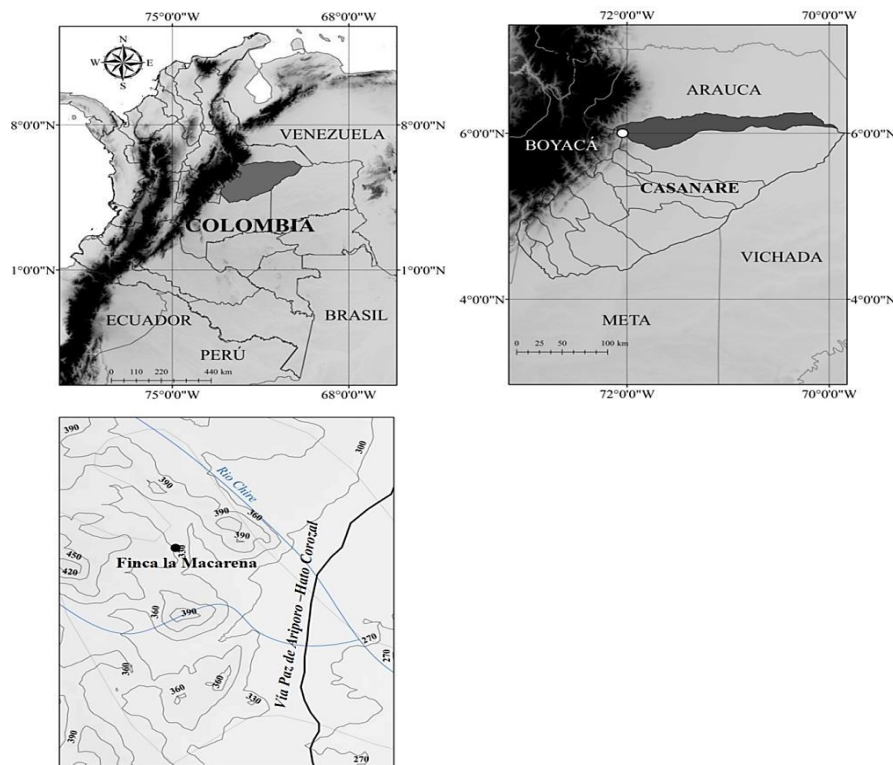
Este escenario donde se propone una ambigüedad polinizador y florívoro debe ser evaluado y cuantificado debido al posible efecto sobre la producción de frutos especialmente porque la palma *Acrocomia aculeata* es una especie con alto potencial económico debido a que los frutos oleaginosos son una importante fuente de materias primas para la industria de los cosméticos, aceites, alimentos y biocombustibles (Tilahun *et al.* 2013; Pires *et al.* 2013; Arias *et al.* 2014; Costa *et al.* 2014; Corrales *et al.* 2015; Bicalho *et al.* 2016; Queiroz *et al.* 2016) y nutricional (Ramos *et al.* 2008; Zanella *et al.* 2012; Valério *et al.* 2014; Vianna *et al.* 2015).

Por ello, el objetivo de este estudio fue evaluar el papel que cumplen las especies *Cyclocephala forsteri*, *C. amazona* y *C. discicollis* (Coleóptera, Dinastynae) frecuentes visitantes florales de *Acrocomia aculeata* en Colombia (Núñez 2014) en la producción de frutos y eficiencia reproductiva de esta palmera oleaginosa. Para poder cumplir el objetivo se realizó 1) evaluación del comportamiento de las tres especies de

*Cyclocephala* que visitan inflorescencias de *Acrocomia aculeata* para registrar el posible daño por consumo de estructuras reproductivas. 2) Se cuantificó la presencia y asociación a partir de registro de abundancia a diferentes niveles *i*. Durante un ciclo floral completo (4 días), *ii*. Durante un período floral (un año) *iii*. A lo largo de siete períodos florales durante siete años (2010 - 2016) con un análisis multitemporal de los siete años. 3). A partir del análisis de cargas polínicas se determinó si las especies de *Cyclocephala* cumplen o no un papel como polinizador eficiente en comparación con otros visitantes de la misma palma, y 4) finalmente, a partir de experimentos controlados se evaluó la producción de frutos con presencia y en ausencia de las tres especies *Cyclocephala*, para de esta forma comparar y confirmar la influencia de los *Cyclocephala* en el éxito reproductivo.

## Materiales y métodos

**Área de estudio.** El estudio se desarrolló en la finca La Macarena, ubicada en la vereda Aricaporo, municipio de Hato Corozal en Casanare, Orinoquia colombiana. La finca La Macarena está localizada ( $5^{\circ} 99' 82''$  N,  $71^{\circ} 86' 22''$  W), a una altitud de 330 msnm (Figura 1).



**Figura 1.** Ubicación de la zona de muestro, Finca “La Macarena”, Municipio Hato Corozal, Casanare, Colombia.

La zona presenta un clima cálido y húmedo, con un promedio de temperatura entre 25°C- 27°C (Espitia 2010; Garavito *et al.* 2011) conformada por diferentes paisajes, caños y quebradas, que generalmente se unen para desembocar a los grandes ríos de la región Casanare (Espitia 2010). Esta localidad se caracteriza por el crecimiento de palmas entre mezcladas, en relictos de bosque de galería, y sabanas estacionales, por ello la toma de muestras se realizó en una población de *Acrocomia aculeata* conformada por cerca de 200 individuos en crecimiento aleatorio en dicha finca.

### **Especies de estudio**

*Acrocomia aculeata*, (Jacq ex Max, 1834): Palma espinosa de hábito solitario de aproximadamente 16 m de altura (Figura 1A), sus inflorescencias crecen entre las hojas organizándose en la base con flores femeninas en triadas, mientras que el resto de la inflorescencia presenta flores masculinas, amarillentas (Figura 1A). Además presenta un fruto globoso y sus flores son de color amarillo (Galeano y Bernal 2010). Su distribución geográfica desde el Centro América (México) hasta las zonas bajas de América del Sur (Argentina) (Henderson 1986).

**Figura 2.** Especies de estudio. A. *Acrocomia aculeata* B. Inflorescencia de *Acrocomia aculeata* C. *Cyclocephala forsteri* D. *Cyclocephala amazona* E. *Cyclocephala discicollis*. Fotos L.A. Núñez.

En Colombia *A. aculeata* está distribuida ampliamente en el departamento de Casanare a lo largo de los relictos de bosque de galería y las sabanas que ésta presenta, al igual que en los departamentos de Antioquia y Córdoba también se ha reportado distribución de ésta especie (SIB 2015). Sus frutos tienen gran potencial agroindustrial debido a los aceites que contienen (Bicalho *et al.* 2016), los cuales son la principal materia prima para elaboración de muchos productos (Antoniassi *et al.* 2012).

*Cyclocephala forsteri*, (Endrödi, 1963): Escarabajo de generalmente 2 cm, con un clípeo alargado, fuertemente contraído, pronoto fino y poco punteado, y élitros cubiertos de punciones además presenta una coloración marrón fuerte y dos franjas negras en el pronoto, generalmente (Figura 1C) (Endrödi 1985). De igual forma esta presenta una variación pigmentaria entre individuos, cambiando las máculas presentes en el pronoto y élitros. Está ampliamente distribuido en Brasil, hasta Bolivia, Paraguay y Colombia (Ratcliffe & Cave 2002). Se ha reportado como consumidor importante de caña de

azúcar y soya (Santos & Ávila 2007), también ha sido señalado con una fuerte asociación con *Saccharum officinarum* (Coutinho *et al.* 2011; Luçardo y Cruz 2012), Soja (Rodrigues *et al.* 2011; Rodrigues y Pereira 2014) y con inflorescencias de *Acrocomia aculeata* (Núñez 2014).

***Cyclocephala amazona***, (Linnaeus, 1767): Escarabajo con un tamaño de generalmente 0.5cm, caracterizado por una coloración amarillenta generalmente suave, cabeza y pronoto de longitud normal, no alargados (Figura 1D). El pronoto suele presentar dos máculas longitudinales (Camarena 2009) pero también ha presentado gran cantidad de sinonimias debido a la amplia variación pigmentaria que presenta (Ratcliffe 2003). Se distribuye desde el sur de Costa Rica hasta Paraguay y Chile, y además se ha relacionado como visitante floral de *Bactris gasipaes* (Ratcliffe & Cave 2002; Quintero y Pardo 2017).

***Cyclocephala discicollis***, (Arrow, 1902): Escarabajo que presenta coloración amarilla oscura y marrón, de generalmente 0.5cm de medida (Figura 1E), presenta variación pigmentaria sin embargo no ha sido descrita. Se ha señalado que tiene una distribución inusual, reportada principalmente en México y Panamá (Endrodi 1985). De igual forma se ha reportado como visitante frecuente de la palma *Attalea insignis* y ocasional de *Attalea maripa* (Núñez 2014).

## **Métodos**

### **Valoración y registro de comportamiento de *Cyclocephala* en las inflorescencias de *Acrocomia aculeata*.**

Las observaciones de los individuos de las especies de *Cyclocephala* se realizaron en 10 inflorescencias de *A. aculeata* durante todo el ciclo reproductivo (cuatro días) de cada inflorescencia y con intervalos de 12 horas, en la madrugada entre las 05:00-7:00 horas y al final de la tarde-noche entre las 17:00-20:00 horas. Se tuvo en cuenta la hora de llegada y salida de los *Cyclocephala*, si hubo consumo o no de estructuras florales, otras actividades dentro de la flor, el recurso aprovechado, la permanencia en las inflorescencias y contacto con los estigmas. En el momento de mayor actividad de los escarabajos dentro de las inflorescencias, se realizaron registros audiovisuales utilizando una cámara de video HD, JVC Everio GZ-HD30U y una cámara fotográfica Canon EOS 7D-HD para registrar el posible daño por consumo de estructuras reproductivas.

Se organizaron los datos recogidos, según el momento de llegada (diurno, nocturno o crepuscular), el recurso aprovechado (tejido floral, polen) y la actividad reproductiva (cópula y oviposición), observando de esta forma si sus actividades en la inflorescencia afecta a la palma y sus estructuras reproductivas. A partir de las actividades comportamentales registradas, se generó un patrón de visita a la inflorescencia y comportamiento en ella para las tres especies de *Cyclocephala*.

### **Evaluación de la asociación a través de estimación de la abundancia de especies de *Cyclocephala* presentes en inflorescencias de *Acrocomia aculeata***

La evaluación de la abundancia de las tres especies de *Cyclocephala* se hizo mediante la colecta y conteo de todos los individuos presentes en un total de treinta inflorescencias de *A. aculeata*. Los coleópteros fueron capturados directamente de la inflorescencia que se accedió con escaleras de aluminio, y con una bolsa de plástico de 80 x 100 cm se embolsaron y con fuertes sacudidas los insectos cayeron dentro de la bolsa, en otros casos se cortó la inflorescencia la cual cayó en la bolsa junto a los coleópteros. Luego se preservaron en alcohol al 75% en el laboratorio se separaron del resto de insectos y se contaron todos para cada especie.

El análisis de las abundancias se realizó en tres niveles o escalas temporales de seguimiento: *i.* Análisis de un ciclo floral a nivel de la inflorescencia en anthesis (4 días), para ello se marcaron 10 yemas y luego de la anthesis todos los días en que la inflorescencia permaneció activa se colectaron los visitantes florales y se separaron las especies de *Cyclocephala* del resto de visitantes colectados; *ii.* Análisis de abundancias durante un período floral de la población (un año); y *iii.* Un análisis multitemporal de siete períodos florales durante siete años (2010 - 2016).

Las muestras de los años 2010-2013 fueron tomadas previamente dentro del proyecto “Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica” (Núñez 2014). Las demás colectas fueron efectuadas en la misma población y siguiendo la misma metodología utilizada en dicho proyecto.

Las colectas de visitantes florales se realizaron entre las 05:00 y 7:00 horas y las 18:00 y 20:00 horas, horario con mayor probabilidad de encontrar especies de *Cyclocephala* en las inflorescencias. De igual forma se calcularon las abundancias relativas, como la suma de las abundancias parciales de cada colecta para las tres especies de *Cyclocephala*. Finalmente para evaluar la similaridad entre las abundancias



durante un ciclo floral se aplicó una prueba no paramétrica de Kruskal-wallis en el software Past (Hammer *et al.* 2001).

### **Evaluación del transporte de cargas de polen y eficiencia de polinización de visitantes florales y *Cyclocephala***

Se evaluó la eficiencia del transporte de cargas de polen de las tres especies de *Cyclocephala* y otros visitantes florales de *A. aculeata*. Siguiendo la metodología propuesta por Núñez (2014) se realizaron las colectas de visitantes en 15 inflorescencias de la palma durante las primeras horas de apertura floral en la fase femenina. Los insectos cargados con polen se colectaron y conservaron individualmente en viales aplicando una gota de alcohol al 70% para su posterior análisis.

En el laboratorio con la técnica de Núñez (1999) modificada de Pascual & Cano (1988), se procedió realizar el análisis de cargas polínicas, cuantificación y evidencia del transporte de cargas de polen en el cuerpo de los insectos. Para ello se introdujeron los escarabajos en un recipiente con alcohol, donde se agitaron para extraer los granos de polen. El líquido resultante de dicho procedimiento se centrifugó (Dafni 1992), y el sedimento obtenido se ubicó en un hemocitómetro el cual permitió contar las partículas de polen y hallar el promedio de cargas polínicas (Núñez *et al.* 2005).

Con estos datos se estimaron las eficiencias de cargas de polen por cada grupo, multiplicando el promedio de polen transportado en el cuerpo de los insectos, por las abundancias relativas de cada especie. A su vez se aplicó una prueba Kruskal Wallis para evidenciar si existen diferencias significativas entre las cargas polínicas de estos insectos (Herrera *et al.* 2012) en el software Past (Hammer *et al.* 2001).

### **Cuantificación del papel de *Cyclocephala* en la eficiencia reproductiva de *Acrocomia aculeata***

Para evaluar el efecto de la presencia de los *Cyclocephala* en la producción de frutos, se hicieron bioensayos que consistieron en el aislamiento parcial o total de inflorescencias de *A. aculeata*, evaluando de esta forma el efecto que tiene la presencia o no tanto de *Cyclocephala* como de otros visitantes florales. Para ello seleccionaron al azar quince palmeras adultas en fase reproductiva y con yemas florales a punto de abrir, para efectuar un experimento de cinco tratamientos de aislamiento. Se eligieron cinco palmas por tratamiento, donde los tratamientos fueron: **1. Tratamiento control.** Se dejaron las

inflorescencias sin intervención para que accedieran todos los visitantes florales (acceso directo). **2. Entrada controlada de visitantes florales.** Se permitió la llegada de todos los visitantes en el primer día de floración, durante las primeras horas de apertura floral, y posteriormente se embolsaron las inflorescencias, impidiendo entrada o salida de más insectos. **3. Acceso exclusivo para *Cyclocephala*.** En este tratamiento se permitió la entrada solo de individuos de *Cyclocephala*, aislando la inflorescencia con una malla de tul, evitando la entrada de grandes cantidades de visitantes de tamaño pequeño. **4. Acceso restringido para *Cyclocephala*.** En este tratamiento se cubrieron las inflorescencias con malla sintética, donde el ojo de la malla fue de 5mm para impedir el ingreso y contacto de los *Cyclocephala* con las inflorescencias de *A. aculeata*, pero sí permitió el acceso de los insectos más pequeños. **5. Acceso totalmente restringido.** La inflorescencia se cubre y se impide el acceso de todos los visitantes florales. Las inflorescencias permanecieron aisladas hasta pasada la floración y se descubrirán cuando se vean los primeros frutos en formación.

Para cada uno de los tratamientos se calcularon el número de flores producidas/ número de frutos formados. Los dos tratamientos de acceso restringido y acceso total se compararon con el control, y se evaluaron diferencias significativas aplicando una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis (Herrera *et al.* 2012) en el software Past (Hammer *et al.* 2001), además de una prueba comparativa de Dunn en el software Graphpad prism 6 (GraphPad software Inc 2015).

## **Resultados**

### **Valoración y registro de comportamiento de *Cyclocephala* en las inflorescencias de *Acrocomia aculeata***

Las tres especies de *Cyclocephala* presentan un patrón de comportamiento similar, la actividad es crepuscular a nocturna accediendo a las inflorescencias tan pronto oscurece, de igual forma pueden llegar antes de la apertura de las flores ubicándose en la espata, esperando poder acceder a la inflorescencia (Figura 3A).

Una vez abre la inflorescencia los escarabajos ingresan a ella en busca de alimento, consumiendo las flores activas, al igual que se refugian y copulan en su interior (Figura 3C). Luego de consumir tejidos florales y copular se reúnen en un pequeño espacio

entre la base del pedúnculo floral y la espata que cubre la inflorescencia, dicho espacio (pseudocámara) queda totalmente alejado de las anteras con polen o los estigmas, por lo cual tienen poco contacto con dichas estructuras y en consecuencia se limita la polinización (Figura 3E-F).

En el interior de la pseudocámara permanecen la primera noche, y dependiendo del tamaño y del recurso disponible en la inflorescencia, al día siguiente algunos de ellos siguen consumiendo las flores (Figura 4 C, D, E), este comportamiento se mantiene hasta por tres días consecutivos. Sin embargo, generalmente no regresan a la misma inflorescencia si no que se alejan a otra, esto debido a la disminución del aroma floral y a la notoria disminución de recurso alimenticio debido al consumo de flores por parte de los coleópteros la noche anterior, muchos insectos no se alejan a buscar otra inflorescencia, sino que se entierran y excavan túneles en el mismo sustrato de la palma, donde ovipositan.

**Figura 3.** Comportamiento de *Cyclocephala forsteri* en inflorescencias de *Acrocomia aculeata*, A. Llegada a la espata cerrada. B. Contacto estigmas, C. insectos en cópula, D. Reunión en flores masculinas para consumo de polen y tejidos florales, E-F. Reunión la base del pedúnculo y de la bráctea generando una pseudocámara de reproducción de *Cyclocephala*. Fotos L.A. Núñez

La llegada de estos insectos a la inflorescencia, justo en el momento de apertura floral (Figura 4A) es bastante notoria, puesto que llegan en gran cantidad ocupando toda la inflorescencia (Figura 4B), revelándose luego lo voraz que fue la visita por parte de los *Cyclocephala* ya que consumen de forma masiva los tejidos florales casi en su totalidad (Figura 4C) dejando muy pocas flores en buenas condiciones, siendo evidente la gran afectación que causan sobre la inflorescencia (Figura 4 D, E).

**Figura 4.** Evidencias de florivoría por especies de *Cyclocephala* en *Acrocomia aculeata*. A. Inflorescencia en anthesis primer día. B. Flores femeninas y masculinas consumidas primera noche C-D y E Detalle consumo de flores. Fotos L.A. Núñez

Si los *Cyclocephala* llegan en la fase femenina, durante las primeras horas de apertura de la inflorescencia, se distribuyen a lo largo de ésta, consumiendo los estigmas (Figura 3B), en algunos casos peleando, y paulatinamente se van concentrando en el área donde encuentran el alimento, siendo este los tejidos de las flores. Mientras si llegan a la

inflorescencia en fase masculina (Figura 4A), consumen las flores completamente (Figura 4D).

### **Evaluación de la abundancia de especies de *Cyclocephala* presentes en inflorescencias de *Acrocomia aculeata***

En general las tres especies de *Cyclocephala* siempre estuvieron presentes en las inflorescencias de *A. aculeata* en los tres niveles evaluados.

A nivel diario, durante una fase floral, se evidenció como las tres especies presentaron abundancias de gran número durante el primer día llegando a un máximo de 1954, 1752, y 245 individuos de *Cyclocephala forsteri* (Figura 5A), *C. amazona* (Figura 5B) y *C. discicollis* (Figura 5C) respectivamente (Figura 5A, B, C), momento en el que las inflorescencias están en la fase femenina.

El comportamiento gregario que presentan las especies de *Cyclocephala*, genera dicho aumento de abundancia, el cual va disminuyendo paulatinamente en los últimos tres días, es decir, durante la fase masculina (Figura 5A, B, C).

**Figura 5.** Variación diaria durante la fase floral de las abundancias para las tres especies de *Cyclocephala* A. *Cyclocephala forsteri*, B. *Cyclocephala amazona*, C. *Cyclocephala discicollis*.

Las altas abundancias demuestran la preferencia por el primer día de floración (Figura 5 A, B, C), es decir la fase femenina, y debido al comportamiento florívoro que presentan estas especies, afectan gravemente el éxito reproductivo de la palma, traduciéndose en la disminución de los frutos producidos por floración. A pesar de esta variación durante las fases florales, siempre hubo presencia de las tres especies de insectos durante los 4 días de floración (Figura 5 A, B, C), observándose una disminución solo hasta el final de dicho proceso.

Por otro lado a nivel mensual se observa un evidente aumento entre los meses de marzo y junio con un promedio de 1079 insectos (Figura 6 A, B, C) para luego descender abruptamente a abundancias muy bajas de entre 0 y 3 individuos en los meses de julio y agosto (Figura 6 A, B, C).

La especie más fluctuante fue *C. forsteri* puesto que durante todo enero no hubo

individuos de esta especie, luego aumentó progresivamente entre febrero y marzo, más el espacio de tiempo donde esta especie presentó una abundancia más alta, fue en mayo con un máximo de 3413 individuos. Al contrario *C. amazona* y *C. discicollis* estuvieron presentes desde enero, en bajas abundancias con máximo de 25 y 5 especímenes de *C. amazona* y *C. discicollis* (Figura 6B, C), y al igual que *C. forsteri* aumentaron significativamente en mayo con un máximo 2585 y 1563 para cada especie

**Figura 6.** Variación mensual de las abundancias para las tres especies de *Cyclocephala* A. Para *C. forsteri*, B. Para *C. amazona*, C. Para *C. discicollis*

Las abundancias por especies a nivel anual variaron notablemente con respecto al tiempo, esto se evidencia claramente en las abundancias de la especie *C. forsteri*, esta especie tuvo una fluctuación muy marcada a lo largo de los tres años de estudio, puesto que inició como la especie más abundante, y en el último año decreció al punto de ser la de menor abundancia, donde en promedio 7636 individuos visitaron la inflorescencia, siendo el pico más alto de visita en el año 2010 con 15861 insectos (Figura 7B).

A su vez, a nivel anual las tres especies presentaron fluctuaciones a lo largo del tiempo, donde *Cyclocephala forsteri* fue la especie que tuvo la variación más marcada con una desviación estándar de 4044, siendo la que disminuyó su población notablemente a lo largo de los años de estudio con respecto a las otras dos especies (Figura 7A).

**Figura 7** Variación multianual de las abundancias para las tres especies de *Cyclocephala* A. Agrupación anual para las especies de *Cyclocephala*, B. *Cyclocephala forsteri*, C. *Cyclocephala amazona*, D. *Cyclocephala discicollis*.

Por consiguiente para las especies *C. amazona* y *C. discicollis* las abundancias aumentaron con respecto al tiempo, siendo *C. amazona* la que presentó un crecimiento más evidente, manteniéndose en abundancias altas con un promedio de 11948 individuos por visita, empezando en 2010 con 2156 individuos, para la inflorescencia más alta, y terminando con 6954 para la inflorescencia más abundante en 2016 (Figura 7C). A su vez *C. discicollis* tuvo un aumento paulatino de individuos, teniendo en promedio 3837 insectos por visita, iniciando como el menos abundante con 45 individuos en la inflorescencia con más cantidad para 2010, y terminando estable en un monto alto con 4521 para 2016 en la inflorescencia de mayor cantidad (Figura 7D).

En el análisis multianual se observó que entre las tres especies, *C. forsteri* fue la especie

que tuvo una variación más significativa, con una desviación estándar de 4044, siendo la que más disminuyó su población en visita a la inflorescencia a lo largo de los años de estudio, con respecto a las otras dos especies (Figura 7A). Por otro lado el año que obtuvo una mayor abundancia por parte de las tres especies fue 2014 con un promedio de visita de 3671 individuos de las tres especies, de igual forma el año con menor abundancia de insectos por visita fue el año 2011 con un promedio de 2087.

### **Evaluación del transporte de cargas de polen de visitantes florales y *Cyclocephala* valorando eficiencia de polinización**

Se evaluó la eficiencia de cargas polínicas de los principales visitantes de *A. aculeata*, siendo estos las familias Nitidulidae, Curculionidae y las tres especies de *Cyclocephala* los más representativos, debido a sus abundancias más altas, en ellas la familia Curculionidae con 15.479 individuos en una inflorescencia fue la más representativa, (Figura 8A), seguida por Nitidulidae con un máximo de 4739 individuos, y las especies de *Cyclocephala* con un máximo de 1468 individuos, lo cual fue la abundancia más baja en comparación a los otros visitantes (Figura 8A).

De forma proporcional a la abundancia presentada, Curculionidae tuvo la mayor carga polínica, con cerca de 800 granos de polen, seguido de la familia Nitidulidae con un máximo de 600 granos de polen y *Cyclocephala*. Las especies de *Cyclocephala* presentaron la menor carga polínica transportada, llegando a trasladar cantidades de cero en seis inflorescencias diferentes, donde la media de la población de este género transportó 157 granos de polen.

**Figura 8.** Evaluación de cargas y eficiencia polínica de los principales visitantes en flores femeninas de *A. aculeata*. A. Promedio de abundancias de Curculionidae, Nitidulidae y *Cyclocephala* en inflorescencias. B. Promedio de cargas polínicas transportadas por Curculionidae, Nitidulidae y *Cyclocephala* C. Eficiencia polínica de Curculionidae, Nitidulidae y *Cyclocephala*.

En promedio los Curculionidos removieron un máximo de 7'058.424 granos de polen (Figura 8C), seguido por los Nitidulidos con 2'360.022 granos de polen y por último *Cyclocephala* con un máximo de 793.608 granos de polen transportados, presentando diferencias significativas entre los tres grupos (Kruskal-Wallis  $p=0,0023$ ). La eficiencia polínica se vio representada por Curculionidae y Nitidulidae (Figura 8C), sin embargo

es evidente que *Cyclocephala* no participa de forma eficiente como polinizador, contando con la eficiencia más baja (Figura 8C).

### **Cuantificación del papel de *Cyclocephala* en la eficiencia reproductiva de *Acrocomia aculeata***

Con base en base al experimento aplicado, se demostró la afectación que causa la presencia de los *Cyclocephala* sobre las inflorescencias de *A. aculeata*, puesto que en el tratamiento exclusivo para dichos escarabajos, se presentó la disminución más alta en producción de frutos con un 92% de pérdida, esto, afectando claramente al éxito reproductivo de la palma. Se demuestra que los Cyclocephalini si actúan como florívoros; y de igual forma se señala que atacan ambas fases reproductivas de la inflorescencia.

Cada tratamiento aplicado se comparó con el control evidenciándose una diferencia significativa entre sí (Kruskal-Wallis  $p= 1,143$ ), lo cual demuestra cómo según la presencia o ausencia de determinado grupo visitante, se va a ver afectada la producción de frutos. Los tratamientos con acceso exclusivo para *Cyclocephala* (Figura 9E), sin *Cyclocephala* (Figura 9B) y con ausencia total de algún visitante (Figura 9D) presentaron la menor cantidad de frutos generados.

**Figura 9.** Resultados tratamientos. A. Inflorescencia control, B. Tratamiento sin acceso a *Cyclocephala*, C. Tratamiento solo con visitantes florales de pequeño tamaño, D. Tratamiento sin entrada de ningún insecto, E. Tratamiento con acceso exclusivo para *Cyclocephala*. Fotos L.A. Núñez

El control (flores sin ninguna intervención) mantuvo la producción de frutos más alta con un promedio de 783 frutos. Por su parte, la intervención menos perjudicial el tratamiento solo con visitantes florales de pequeño tamaño (743 frutos generados en promedio), seguido con el tratamiento sin acceso a *Cyclocephala* con un promedio de 697 frutos generados (Figura 9C).

Así el tratamiento con visita exclusiva de *Cyclocephala* presentó una clara disminución en la producción de frutos (Figura 9E) generando un promedio de 203 frutos y llegando al punto de presentar una inflorescencia con ningún fruto formado (Figura 10). No obstante el tratamiento totalmente aislado demostró la importancia que tienen los visitantes y polinizadores en las inflorescencias, puesto que en dicho tratamiento hubo una producción de en promedio 1 fruto, evidenciándose inflorescencias con formación

nula de frutos (Figura 10).

**Figura 10.** Eficiencia en la producción de frutos en *A. aculeata*, señalando datos significativos o no (n.s: No significativos, \*: Poco significativos, \*\*\*\*: Muy significativos) por tratamiento: CT: Control, inflorescencias sin intervenir, CV: Tratamiento de entrada controlada de visitantes florales, C.C: Tratamiento con acceso exclusivo para *Cyclocephala*, S.C: Tratamiento sin acceso a *Cyclocephala*, S.V: Tratamiento sin entrada de ningún insecto, totalmente aislado.

Según la prueba comparativa de Dunn las diferencias altamente significativas se encontraron entre el control y el tratamiento exclusivo de *Cyclocephala*, y entre el control con el tratamiento sin visitantes (Figura 10). Es clara la disminución de frutos en presencia de los *Cyclocephala*, siendo notoria la relación entre la abundancia presentada en el momento del tratamiento, puesto que los *Cyclocephala* llegan en grandes abundancias y todos en un mismo momento, evidenciando una florivoría altamente agresiva al dar como resultado un número de frutos nulo, además del tratamiento totalmente aislado, asegurando un problema en la eficiencia reproductiva.

## Discusión

Un insecto puede considerarse florívoro si visita las estructuras reproductivas, si hay consumo o daño de dichas estructuras y si el efecto de su presencia reduce la eficiencia reproductiva o adecuación de la planta (Malo *et al.* 2001). Para *Acrocomia aculeata* los resultados de este estudio muestran una sólida evidencia de que las tres especies de *Cyclocephala* que visitan sus inflorescencias actúan como florívoros, ya que cumplen las tres condiciones anteriormente mencionadas (Figura 11E). Visitan las inflorescencias durante la fase reproductiva (Figura 11B), consumen flores masculinas y femeninas generando un fuerte daño, cuando las abundancias son altas (Figura 11D), y este consumo de las flores puede generar un efecto negativo en el resultado de la reproducción, evidenciándose en la disminución de los frutos en la inflorescencia a la que acceden, siendo en este caso la reducción del 92% de la producción de frutos (Figura 10). En consecuencia, la presencia de estas tres especies de escarabajos genera una interacción antagónica con su palma hospedera *A. aculeata* y no como inicialmente se había mencionado como un posible polinizador (Scariot *et al.* 1991).

Las especies del género *Cyclocephala* están estrechamente relacionadas con diferentes familias de plantas, generando asociaciones simbióticas, actuando como polinizadores



principales y contribuyendo de manera eficiente y especializada en la polinización de familias de plantas como Araceae (e.g. Stechauner *et al.* 2010; Moore 2011; Corrêa *et al.* 2016), Magnoliaceae (Dieringer *et al.* 1999; Vásquez *et al.* 2015), Cyclanthaceae (Beach 1982; Moore y Jameson 2013), Nymphaeaceae (Prance 1980; Reynolds & Prance 1991; Maia *et al.* 2012), y Annonaceae (Maia *et al.* 2010; Braun y Gottsberger 2012; Costa *et al.* 2017), aportando en la polinización efectiva debido a la estructura nombrada como cámara de polinización que se encuentra en todas estas familias de plantas.

Aunque en palmeras son visitantes frecuentes (Henderson 1986; Barfod *et al.* 2011; Núñez 2014; Moore 2011) y se han reportado como posibles polinizadores en especies como *Bactris gasipaes* (Mora y Solís 1980), *Attalea funifera* (Voeks 2002), *Astrocaryum alatum* (Howard *et al.* 2001) y *Acrocomia aculeata* (Scariot *et al.* 1991; Henao 2010) entre otras especies, su papel como polinizadores no había sido evaluado cuantitativamente, hasta el reporte de Núñez (2014) donde registro y cuantificó la participación de estos coleópteros en la polinización de 15 especies de palmas en Colombia, sugiriendo que las especies de *Cyclocephala* no participan como polinizadores eficientes debido a que no transportan polen y tienen un comportamiento que los aleja de las flores femeninas.

Los resultados que aquí presentamos son concordantes a los de Núñez (2014), y confirman la baja participación de *Cyclocephala* a pesar del alto número de insectos que acceden a las inflorescencias de *A. aculeata*, debido, entre otras cosas, a la baja eficiencia encontrada en el transporte de polen comparada con otros coleópteros de las familias Curculionidae y Nitidulidae (Figura 8) y al poco contacto con los estigmas en fase femenina durante la primera noche de antesis de la palma (Figura 9), de igual forma en otras investigaciones se ha señalado esto, donde a pesar de estar presentes en las flores durante la antesis, no participan de forma activa en la polinización (Núñez 2014; Moore 2011).

La constancia observada a lo largo de los períodos muestreados y las altas abundancias de las especies de *Cyclocephala* con las que acceden a las inflorescencias, muestran una fuerte asociación palma-insecto no registrada hasta ahora y que al parecer se mantiene a lo largo del área de distribución de *Acrocomia*, ya que se ha observado y registrado en Colombia, Brasil, Paraguay y Bolivia (Ratcliffe y Cave 2002; Benitez *et al.* 2011;

Lozada y Moraes 2013), aunque es importante mencionar que no siempre se encuentran las tres especies de este estudio, *Cyclocephala fosteri*, *C. amazona* y *C. discicollis*, puesto que pueden variar en distribución como por ejemplo en Brasil *A. aculeata* es visitada por *Cyclocephala amazona*, *Phyllotrox tatiana*, *Andranthobius aff. bondari*, *Mystrops debilis*, *Mystrops dalmasi*, *Mystrops costaricensis* (Brito 2013).

De igual modo la fluctuación tan contrastada presentada por las especies de *Cyclocephala* demuestra un comportamiento de plaga como se ha reportado en otros trabajos con otros insectos plaga (Cave 1995; Blanco 2002), donde los insectos parecen por oleadas de gran cantidad, causando mucho daño en una visita.

La asociación de especies de *Cyclocephala* y *A. aculeata* se mantiene en el tiempo y espacio básicamente por la dependencia que los adultos de estos coleópteros tienen por las inflorescencias de palmas, ya que allí encuentran alimento, pareja y refugio, y además ubican las flores por la composición química del aroma floral. Esto fue comprobado por Maia *et al* (2011) donde encontraron evidencia de asociación de los *Cyclocephala* por la composición química del aroma floral, en donde los compuestos alifáticos, bencenoides fenilpropanoides, y terpenoides son los principales atrayentes de estos insectos.

Asimismo que las especies de *Cyclocephala* presenten asociaciones estrechas y con alta dependencia, y que estas resulten en relaciones antagónicas debido al consumo de las estructuras reproductivas de su planta hospedera, ha sido poco documentado, tan sólo hay reportes de *Cyclocephala melanocephala* consumiendo capítulos y semillas de *Helianthus annuus* (Camargo y Amabile 2001), *Cyclocephala octopunctata* el cual se alimenta ocasionalmente de la parte basal de los pétalos de *Annona dioica* (Yamamoto *et al.* 2014), y *Cyclocephala ohausiana* alimentándose de estambres de *Annona coriacea* (Yamamoto *et al.* 2014). En especies de palmas, aunque este es el caso más relevante hasta ahora reportado y documentado, al parecer no es el único del cual hay evidencia de florivoría, puesto que se existen reportes en *Attalea insignis*, *Bactris gasipaes* (Núñez 2014) y más recientemente se evidenció un caso similar en cultivos comerciales de *Elaeis guineensis* y cultivos experimentales de *Elaeis oleifera* en el departamento del Meta en Colombia (Núñez datos sin publicar).

Aunque los resultados de la florivoría en *A. aculeata* muestran una fuerte evidencia de

disminución del éxito reproductivo, por la disminución en la producción de frutos (Figura 9E), es necesario tener en cuenta que esta ocurre, o es mucho mayor, cuando la visita en masa de las especies de *Cyclocephala* se sucede el primer día cuando las flores están en fase femenina, y se explica por el consumo directo de los estigmas con lo cual se impide la fecundación de las flores y por ende la formación de frutos, por el contrario si la llegada es el segundo o en los días consecutivos de iniciada la floración, el efecto de la florivoría es menor porque solo consumirían las flores masculinas y las femeninas ya estarían fecundadas.

No obstante, la llegada de las especies de *Cyclocephala* puede tener efectos diferentes, dada por la separación de fases a pesar de ser una palma monoica, en *A. aculeata* el consumo de las flores acarrea efectos negativos en los dos casos, ya que tendría consecuencias directas por el consumo de las flores femeninas (Irwin y Brody 2011) e indirectos (Teodoro *et al.* 2013) por el consumo de las flores masculinas que afectarían la permanencia de los polinizadores efectivos que llevan su ciclo dentro de estas flores (Botto *et al.* 2011).

Debido a que *A. aculeata* presenta alto potencial por la ya demostrada versatilidad de sus frutos, como materias primas en gran cantidad de procesos para la industria farmacéutica, cosmética, oleaginosas o biocombustibles (Zardón 2016) y por lo tanto aspectos de las interacciones con insectos que puedan mejorar o afectar dicha producción son fundamentales por la creciente idea de producción a nivel industrial de esta promisoriosa palmera (Arvelález *et al.* 2008; Portilho *et al.* 2016; Aguiéiras *et al.* 2014).

Se resalta que *Cyclocephala* no cumple un papel definido como polinizador, y dependiendo de su abundancia va o no a afectar a *A. aculeata*, por ello estos insectos son perjudiciales para la palma, siendo esto clave para los procesos de industrialización y cultivo de la palmera, puesto que si un cultivo fuese atacado por grandes cantidades de dichos individuos, la pérdida en la producción sería muy alta.

**Figura 11.** Visita de *Cyclocephala* a *A. aculeata*, A. Inflorescencia antes de la llegada de *Cyclocephala*, B. Visita al inicio de la apertura floral, C. Vista con pocos individuos, D. Llegada en altas abundancias de *Cyclocephala*, E. Florivoría por parte de individuos de *Cyclocephala*. Fotos L.A. Núñez.

Este estudio muestra que puede haber una afectación importante, y por lo tanto se deben

establecer parámetros para el manejo de dichas especies y para que en próximos cultivos la incidencia por parte de estos coleópteros sea lo menor posible, para ello es importante conocer el comportamiento y patrón de afectación que realizan las diferentes especies de *Cyclocephala* en las inflorescencias de *A. aculeata* y que de acuerdo a lo observado podemos resumir en cuatro fases: i. El arribo de los *Cyclocephala* a la inflorescencia, atraídos por el fuerte aroma floral (Figura 11B,C) ii. La apertura de las flores, ingreso de los *Cyclocephala* en grandes abundancias, y posterior cópula y consumo de estructuras florales (Figura 11D, E). iii. Permanencia en la flor durante la noche iv. Retirada de los *Cyclocephala*, hembras se trasladan a la base de la palma a ovopositar v. Desplazamiento de los *Cyclocephala* a otras inflorescencias vi. Muerte gradual de los individuos *Cyclocephala*.

Esto significa que de acuerdo a los resultados podemos establecer que existe un patrón de visita y daño que se puede resumir en la espera de los individuos de *Cyclocephala* en la base de la inflorescencia antes de su apertura, por tal motivo una vez la inflorescencia abre, los escarabajos ingresan rápidamente (Figura 11B, C), infestando la inflorescencia muy ágilmente con gran cantidad de individuos (Figura 11D), y posteriormente iniciando el consumo de estructuras florales de forma masiva (Figura 11E).

Debido a que *A. aculeata* es una especie con alto potencial económico debido a que los frutos oleaginosos son una importante fuente de materias primas para la industria de los cosméticos, aceites, alimentos y biocombustibles (Tilahun *et al.* 2013; Pires *et al.* 2013; Arias *et al.* 2014; Costa *et al.* 2014; Corrales *et al.* 2015; Bicalho *et al.* 2016; Queiroz *et al.* 2016) y nutricional (Ramos *et al.* 2008; Zanella *et al.* 2012; Valério *et al.* 2014; Vianna *et al.* 2015). *A. aculeata* está siendo el foco de planeaciones, múltiples pruebas y ensayos, para realizar su cultivo extensivo (Lozada 2013; Path *et al.* 2016), mejorar sus características industriales (Lombardi y Caño 2016; Cardoso *et al.* 2017, aprovechar al máximo sus propiedades oleaginosas (Aguieiras *et al.* 2014; Iha *et al.* 2014), e incluso mejorar sus semillas (Moura *et al.* 2010; Bicalho *et al.* 2016). Por ello toda la información que pueda mejorar sus condiciones de cultivo y evitar las pérdidas en la producción, como en este caso demostrar la florivoría de los *Cyclocephala*, que claramente podría afectar gravemente los procesos industriales de *A. aculeata* debido a la disminución de frutos (Oliveira y Ávila 2011).

## **Agradecimientos**

A Jhon César Neita por la identificación de los especímenes de *Cyclocephala* utilizados en este estudio. A Omar Morales y a su familia por permitir la realización del muestreo y seguimiento de las especies necesarias para la ejecución de este estudio. A la Universidad de La Salle y al Museo de La Salle por facilitar sus instalaciones para la separación y clasificación de los insectos, y a Javier Carreño y Fredy Lozano por la colaboración en el muestreo.

## **Referencias bibliográficas**

- Aguieiras, E., Cavalcanti, E., Castro, A., Langone, M., Freire, D. (2014) Biodiesel production from *Acrocomia aculeata* acid oil by (enzyme/enzyme) hydroesterification process: Use of vegetable lipase and fermented solid as low-cost biocatalysts. *Fuel* 135, 315–321.
- Alder, L., y Bronstein, J. (2004) Attracting antagonists: does floral nectar increase leaf herbivory? *Ecology*, 85(6): 1519–1526.
- Althoff, D., Segraves, K., y Pellmyr, O. (2005) Community context of an obligate mutualism: pollinator and florivore effects on *Yucca filamentosa*. *Ecology* 86:905–913
- Amarante, C., Muller, R., Dantas, K., Alves, C., Muller, A., Palheta, D. (2010) Composição química e valor nutricional para grandes herbívoros das folhas e frutos de aninga (*Montrichardia linifera*, Araceae). *Acta amazônica*. Vol. 40(4), 729 – 736.
- Arias, C., Valiente, O., Corrales, M., Rosthoj, S., y Castellani, P. (2014) Influencia de la suplementación en ovinos sobre la degradabilidad ruminal del expeller de almendra de coco (*Acrocomia aculeata*), y las características de la fermentación ruminal. *Compendio de ciências veterinárias*; 04 (02): 7 – 13.
- Arveláez, A., Mieres, A., Hernández, C. (2008) Experimental design applied to the oil extraction of the corozo's kernel (*Acrocomia aculeata*). *Revista Técnica de la Facultad de Ingeniería Universidad del Zulia*. v.31 n.

- Ashman, T., Cole, D., y Bradburn, M. (2004) Sex-differential resistance and tolerance to herbivory in a gynodioecious wild strawberry. *Ecology*, 85(9), pp. 2550–2559
- Asikainen, E., y Mutikainen, P. (2005) Preferences of Pollinators and Herbivores in Gynodioecious *Geranium sylvaticum*. *Annals of Botany* 95: 879–886.
- Barfod, A., Hagen, M., y Borchsenius, F. (2011) Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of botany*. 108: 1503 – 1516
- Beach JH (1982) Beetle Pollination of *Cyclanthus bipartitus* (Cyclanthaceae). *American journal of botany*. 69(7):1074–1081.
- Benítez, B., Pereira, C., González, F., Bertoni, S. (2011) *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (coco, mbocaya), una especie de uso múltiple en el Paraguay. *Steviana*, Vol. 3, pp. 69-83
- Bernal, R., y Ervik, F. (1996) Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemanii* in Columbia: an adaptation to staphylinid beetles. *Biotropica* 28: 682– 696.
- Bicalho, E., Motoike, S., Euclides, E., Ataíde, G., Monteze, V. (2016) Enzyme activity and reserve mobilization during Macaw palm (*Acrocomia aculeata*) seed germination. *Acta botánica Brasilica*. vol.30 no.3.
- Blanco, L. (2003) Aspectos Bioecológicos de las plagas en los cultivos agrícolas. Manual técnico. Programa Manejo Integrado de Plagas en América Central (PROMIPAC).
- Botto, C., Ramirez, P., Ossa, C., Medel, R., Ojeda M, y González, A, (2011) floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *International journal of plant sciences*. 172(9):1130–1136.
- Braun, M., y Gottsberger, G. (2012) Reproduction of beetle-pollinated *Anaxagorea dolichocarpa* (Annonaceae) is resilient to habitat disturbance in rainforest fragments. *Nordic journal of botany* 30(4):453-460

- Brieva, E., y Núñez, L.A. (2015) Biología reproductiva de *Sabal maurittiformis* una palma de importancia económica en la Costa Caribe de Colombia. Programa paisajes de conservación – Caribe, Ministerio de ambiente.
- Brito, A. (2013) Biología reproductiva de macaúba: floração, polinizadores, frutificação e conservação de pólen. Tese Pós-Graduação. Universidade Federal de Viçosa
- Camarena, G. (2009) Señales en la interacción planta insecto. Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente 15(1):81–85.
- Camargo, A., y Amabile, R. (2001) Identificação das Principais. Pragas do Girassol na Região. Centro-Oeste. Comunicado técnico, Ministério da agricultura e do abastecimento.
- Cardel, Y., y Koptur, S. (2010) Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. International journal of plant sciences. 171(3):283–292.
- Cardoso, A., Laviola, B., Souza, G., Umbelino, H., Bezerra, H., Castro, L., Ciannella, R., Palma, S. (2017) Opportunities and challenges for sustainable production of *A. aculeata* through agroforestry systems. Industrial Crops and Products. In Press, Corrected Proof.
- Cave, R. (1995) Parasitoides de plagas agrícolas en América Central. Primera edición. Escuela Agrícola Panamericana.
- Corrales, M., Valiente, O., Catellani, P., Rosthoj, S., Branda, J., y Peralta, J. (2015) Valoración del expeller de almendra de la *Acrocomia aculeata* mediante ensayos de digestibilidad in vivo e in vitro en ovinos. Compendio de ciencias veterinarias; 05 (01): 7 – 13.
- Corrêa, L., Coelho, P., Iannuzzi, L. (2016) Flight patterns and sex ratio of beetles of the subfamily Dynastinae (Coleoptera, Melolonthidae). Revista Brasileira de Entomologia 60 248–254
- Costa, E., Martins, R., Faria, T., Marçal, H., y Leal, P. (2014) Seedlings of *Acrocomia aculeata* in different substrates and protected environments. Engenharia Agrícola. vol.34 no.3

- Costa, M., Silva, R., Paulino, H., Pereira, M. (2017) Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona coriacea* Mart. (Annonaceae) in Brazilian cerrado: Behavioral features of its principal pollinators. PLoS ONE 12 (2)
- Coutinho, G., Rodrigues, E., Cruz, E., Abot, A. (2011) Bionomic data and larval density of Scarabaeidae (Pleurosticti) in sugarcane in the central region of Mato Grosso do Sul, Brazil. Revista Brasileira de Entomologia, Curitiba, v. 55, n. 3, p. 389–395.
- Crawley, M., J. (1983) Herbivory. University of California Press, Berkeley
- Cunningham, S. (1995) Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptronyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. American journal of botany. 82:1527–1536.
- Dieringer, G., Cabrera, R., Lara, M., Loya, L., y Reyes-Castillo, P. (1999) Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae). *Int J Plant Sci* 160(1):64–71.
- Dirzo, R. (1987) Estudios sobre interacciones planta - herbívoro en Los Tuxtlas, Veracruz. Revista de Biología Tropical, 35: 119-131
- Dirzo, R., y Domínguez, C., A. (1995) Plant–herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina [eds.] Seasonally dry tropical forests, 304–325.
- Espitia, N., E. (2010) Propuesta de gestión ambiental para la empresa SIPROCAS EU del sector ganadero en Hato Corozal – Casanare. Pontificia Universidad Javeriana. Tesis. 45.
- Fenster, C., Armbruster, W., Wilson, P., Dudash, M. y Thomson, J. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 35, 375–403.
- Fumero, J., J. y Meléndez, E., J. (2007). Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). American Journal of Botany, 94(3), 419–424



- Garavito, J., Suarez, C. F., Bravo, A. M., Vargas, R., Cuadros, L., Córdoba, M., Miranda, L., Martínez, J., y Usma, J. U., 2011. Descripción del medio natural del Departamento de Casanare. Gobernación de Casanare – WWF Colombia. Bogotá D. C. 51 -63.
- García, M., y Ehrlén, J. (2002) Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *American Journal of Botany* 89(8): 1295–1302.
- Gómez, J. (2002). Generalizations in the interactions between plants and pollinators. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75, 105–116.
- GraphPad Prism version 5.00 for Windows. GraphPad Software, San Diego California USA.
- Grossi, P., Santos, M., y Almeida, L. (2015) Two new species of *Cyclocephala* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae) from Minas Gerais State, Brazil. *Zootaxa* 4078 (1): 245–251
- Hammer, O. (2013) Past (Natural History Museum, University of Oslo).
- Henao, V. (2010) Especies de palmas adecuadas para manejar en sistemas agroforestales en ambientes de bosque seco en Colombia. Universidad Javeriana. Tesis de grado.
- Henderson, A. (1986) Review of Pollination Studies in the Palmae. The New York botanical garden press. Vol 52, No 3, 259 pp.
- Henderson, A. (2002) Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press. New York.
- Herrera, M., Caridad, C., Sarduy, L., Hernández, Y., y Martínez, C. (2012) Diferentes métodos estadísticos para el análisis de variables discretas. Una aplicación en las ciencias agrícolas y técnicas. *Revista Ciencias Técnicas Agropecuarias*, 21:58–62.
- Howard, F., Moore, D., Giblin, R., y Abad, R. (2001) Insects of palms. CABI Publishing.

- Iha, O., Alves, C., Suarez, P., Oliveira, M., Meneghetti, M., Santos, B., Soletti, J. (2014) Physicochemical properties of *Syagrus coronata* and *Acrocomia aculeata* oils for biofuel production. *Industrial Crops and Products*. Volume 62, Pages 318–322.
- Irwin, R., y Brody, A. (1998) Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia* 116:519–527
- Irwin, R., y Brody, A. (2011) Additive effects of herbivory, nectar robbing and seed predation on male and female fitness estimates of the host plant *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 166:681–692
- Küchmeister H., Silberbauer-Gottsberger I. & Gottsberger G. (1997) Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Systematics and Evolution*, 206: 71– 97.
- Leavitt, H., Robertson, I. (2006) Petal herbivory by chrysomelid beetles (*Phyllotreta* sp.) is detrimental to pollination and seed production in *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae). *Ecological Entomology* 31:657–660.
- Lombardi, L., y Caño, M. (2016) Characteristics of pulp and oil from Macauba (*Acrocomia aculeata*) after different post-harvest treatments and storage. *International journal of environmental y agriculture research*. Vol 2, Issue 3.
- Lozada, S., y Moraes, M. (2013) Estructura poblacional del totaí (*Acrocomia aculeata*, Arecaceae) según presencia de ganado en localidades de Beni y Santa Cruz (Bolivia). *Ecología en Bolivia* v.48 n.2.
- Luçardo, M., y Cruz, C. (2012) Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) no cerrado Brasileiro: Dez anos de estudo. Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas.
- Maia, A., Gibernau, M., Carvalho, A., Gonçalves, E., Schlindwein, C. (2012) The cowl does not make the monk: scarab beetle pollination of the Neotropical aroid *Taccarum ulei* (Araceae, Spathicarpeae). *Biological journal of the Linnean Society*, 108: 22–34.
- Maia, A., Schlindwein, C., Navarro, D., y Gibernau, M. (2010) Pollination of *Philodendron acutatum* (Araceae) in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil: A

- Single Scarab Beetle Species Guarantees High Fruit Set. *International journal of plant sciences*. 171(7):740–748.
- Maldonado, M., Sakuragi, C., Trigo, J., y Rodrigues, D. (2015) The selective florivory of *Erioscelis emarginata* matches its role as a pollinator of *Philodendron*. *Entomología Experimentalis et Applicata* 156(3).
- Malo, J., Leirana, J., y Parra, V. (2001) Population Fragmentation, Florivory, and the Effects of Flower Morphology Alterations on the Pollination Success of *Myrmecophila tibicinis* (Orchidaceae). *Biotropica* 33(3): 529-534
- Maron, J., y Crone, E. (2006) Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the royal society*, 273, 2575–2584
- McCall, A., y Irwin, R. (2006) Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9: 1351–1365
- McCall, A., y Irwin, R. (2006) Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9:1351–1365
- Mohamed, K., y Muller, C. (2015) Uncovering different parameters influencing florivory in a specialist herbivore. *Ecological entomology*. Volume 40, Issue 3, Pages 258–268.
- Moore, M.R., y Jameson, M. (2013) Floral Associations of Cyclocephaline Scarab Beetles, *Journal of Insect Science*. 13: 100.
- Moore, M.R. (2011) Disentangling the phenotypic variation and pollination biology of the *Cyclocephala Sexpunctata* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). Dissertation (University of Nebraska).
- Mora, J., y Solís, E. (1980) Polinización en *Bactris gasipaes* H.B.K. (Palmae). *Revista de biología tropical*. 28(1): 153-174
- Moura, E., Contin, M., Yoshimitsu, M. (2010) Anatomy, histochemistry and ultrastructure of seed and somatic embryo of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae). *Scientia agrícola*. vol.67 no.4.
- Noguera, F., Vega, J., García, A., y Quesada, M. (2002) Historia natural de Chamela. Universidad nacional autónoma de México. Primera edición.

- Núñez, L., A. (1999) Estudio de biología reproductiva y polinización de *Attalea allenii* y *Wettinia quinaria* (Palmae) en la Costa Pacífica Colombiana. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.
- Núñez, L., A. (2014) Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. Tesis Doctoral en Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 348 p
- Núñez, L.A., Bernal, R.; Knudsen, J. T. (2005) Diurnal palm pollination by mystropine beetles: Is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution* 254: 149–171.
- Núñez, L.A., Isaza, C., Galeano, G. (2015) Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. *Revista de Biología Tropical* 63 (1): 35–55.
- Núñez, L.A., Rojas, R. (2008) Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes Colombianos. *Caldasia* 30 (1): 101-125.
- Oliveira, H., y Ávila, C. (2011). Occurrence of *Cyclocephala forsteri* on *Acronomia aculeata*. *Pesqui Agropecuária Trop* 41(2):293–295.
- Pardo, L, Montoya, J., Bellotti, C., Schoonhoven, A. (2005) Structure and composition of white grub complex (Coleoptera: Scarabaeidae) in agroecological systems of Northern Cauca, Colombia. *Florida Entomologist*. 88(4):355–363.
- Pascual, M. y Cano J. (1988). Estimación de la carga polínica en Escarabaeidos antófilos (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Elitrón*, 2: 25 -29
- Paulino, H. (2014) Polinização e biologia reprodutiva de araticum-liso (*Annona coriácea* Mart: Annonaceae) em uma área de cerrado paulista: implicações para fruticultura. *Revista Brasileira de fruticultura*. v. 36, edição especial, e., p. 132-140
- Paulino, H., y Chaves, R. (2006) Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae) in the Pantanal at Nhecolândia, southwestern Brasil. *Acta botânica Brasílica*. 20(2): 405-409.

- Piña, H. (2007) Biología reproductiva de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiffer en el desierto Chihuahuense. Tesis doctoral (ICECOL, Instituto de ecología A.C)
- Pires, T., Souza, E., Kuki, K., y Yoshimitsu, S. (2013) Ecophysiological traits of the macaw palm: A contribution towards the domestication of a novel oil crop. *Industrial Crops and Products* 44, 200–210.
- Plath, M., Moser, C., Bailis, R., Brandt, P., Hirsch, H., Klein, A., Walmsley, D., Wehrden, H. (2016) A novel bioenergy feedstock in Latin America? Cultivation potential of *Acrocomia aculeata* under current and future climate conditions. *Biomass and Bioenergy*. Volume 91. Pages 186–195.
- Pohl, N., Carvalho, G., Botto, C., y Medel, R. (2006) Nonadditive effects of flower damage and hummingbird pollination on the fecundity of *Mimulus luteus*. *Oecologia* 149:648–655.
- Portilho, C., Oliveira, D., Zanette, C., Silva, C. (2016) Low-pressure solvent extraction of oil from macauba (*Acrocomia aculeata*) pulp: characterization of oil and defatted meal. *Ciência Rural*. vol.46 no.4.
- Prance, G.,T. (1980) A note on the pollination of *Nymphaea amazonum* Mart. and Zucc. (Nymphaeaceae). *Brittonia*. 32, 505–507.
- Queiroz, L., Nascimento, C., Silveira, A., Santos, V., y Caño, M. (2016) Microorganisms in macaúba fruits (*Acrocomia aculeata*) after different post-harvest treatments and storage. *Journal of Chemical Engineering and Chemistry*. Vol. 02 N. 03, 001–013
- Quintero, B., y Pardo, L. (2017) Escarabajos (Coleóptera: Melolonthidae) asociados a la floración del chontaduro (*Bactris gasipaes* Kunth) en Buenaventura, Valle del Cauca, Colombia. *Investigación Agropecuaria* 14(1): 1-12.
- Ramos, G., Reyes, P., Mora, A., Martínez, J. (2010) Estudio de la herbivoría de la palma camedor (*Chamaedorea radicalis*) Mart., en la Sierra Madre Oriental de Tamaulipas, México. *Acta zoológica Mexicana*. vol.26 no.1.

- Ramos, M., Filho, M., Hiane, P., Braga, J., y Siqueira, E. (2008) Qualidade nutricional da polpa de bocaiuva *Acrocomia aculeata* (Jacq.). Lodd. Ciência e Tecnologia de Alimentos, 28(Supl.): 90-94, dez
- Ratcliffe, B. (2003) The Dynastine Scarab beetles of Costa Rica and Panama. Bulletin of the University of Nebraska State Museum Volume: 16
- Ratcliffe, B., y Cave, R. (2002) New species of *Cyclocephala* from Honduras and El Salvador (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini). Coleopt Bull 56(1):152–157.
- Reynolds, K., y Prance, G. (1991) Potential pollinator-attracting chemicals from *Victoria* (Nymphaeaceae). Biochemical Systematics and Ecology 19: 535–539.
- Rodrigues, S., Carmo, J., Oliveira, V., Tiago, E., Taira, T. (2011) Ocorrência de larvas de Scarabaeidae fitófagos (Insecta: Coleoptera) em diferentes sistemas de sucessão de culturas. Pesquisa Agropecuária Tropical, Goiânia-GO, v. 41, n. 1, p. 87-93.
- Rodrigues, S., Nogueira, G., Echeverria, R., Oliveira, V. (2010) Aspectos Biológicos de *Cyclocephala verticalis* Burmeister (Coleoptera: Scarabaeidae). Neotropical Entomology 39(1):015-018.
- Rodrigues, S., y Pereira, A. (2014) Scarabaeidae pragas em sucessão de soja e algodão em Campo Novo dos Parecis, MT. Revista de Agricultura Neotropical, Cassilândia-MS, v. 1, n. 1, p. 38-43.
- Rosas, V., Aguilar, R., Martén, S., Ashworth, L., Lopezaraiza, M., Bastida, J. (2014). A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? Ecology Letters, doi: 10.1111/ele.12224.
- Salazar, R., Scheinvar, E., y Eguiarte, L. (2015) ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de Agave (Agavoideae: Asparagaceae). Revista Mexicana de Biodiversidad 86 (2015) 358–369
- Sánchez, A. (2007) Corolla Herbivory, Pollination Success and Fruit Predation in Complex Flowers: An Experimental Study with *Linaria lilacina* (Scrophulariaceae). Annals of Botany 99: 355–364.

- Santos, V., y Ávila, C., J. (2007) Aspectos bioecológicos de *Cyclocephala forsteri* Endrodi, 1963 (Coleoptera: Melolonthidae) no estado do Mato Grosso do Sul. *Revista de Agricultura*. 82: 28-30.
- Scariot, A., Lleras, E., Hay, J. (1991) Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica* 23(1):12–22.
- Schatz, G. (1990) Some aspects of pollination biology in central American forests. In Bawa KS and Hadley M (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants* (UNESCO, Paris) Vol. 7 pp. 69–84.
- SIB (2015) *Acrocomia aculeata* (Jacq.). Lodd. ex Mart. Catálogo Biodiversidad Colombiana.
- Sober, V., Moora, M., y Teder, T. (2010) Florivores decrease pollinator visitation in a self-incompatible plant. *Basic and Applied Ecology* 11, 669–675.
- Sowel, D., y Wolfe, L. (2010) Pattern and Consequences of Floral Herbivory in Four sympatric *Ipomoea* Species. *American midland naturalist journal*. 163:173–185.
- Stechnauer, R., Pardo, L., C. (2010) Redescrición de inmaduros, ciclo de vida, distribución e importancia agrícola de *Cyclocephala lunulata* Burmeister (Coleóptera:Melolonthidae: Dynastinae) en Colombia. *El boletín científico del centro de museos de historia natural*. 14:203–220.
- Strauss, S., y Whittall, J. (2006) Non-pollinator agents of selection on floral traits. Section of Evolution and Ecology, University of California.
- Teodoro, N., Rodrigues, S., y Guimarães, E. (2013) Libro de resúmenes 64° Congresso Nacional de Botânica Belo Horizonte
- Tewksbury, J. (2002) Fruits, frugivores and the evolutionary arms race. *New Phytologist*, Commentary- Volume 156, Issue 2.
- Tilahun, W., Saraiva, J., Faravo, S., y Duarte, L. (2013) Pós-colheita de frutos de macaúba em ambiente com temperatura controlada: efeito sobre a água na polpa. *Memorias de congresso Embrapa Agroenergia*.

- Tsuji, K., Dhimi, M., Cross, D., Rice, C., Romano, N., y Fukami, T. (2016) Florivory and pollinator visitation: a cautionary tale. *AoB plants* 8.
- Valério, P., Grande, S., Andrade, M., y Cren, E. (2014) Perspectivas para um novo produto alimentício a base de óleo extraído do fruto da macaúba *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart). Memorias congreso Brasileiro de Engenharia química.
- Vásquez, S., Flores, N., Sánchez, L., Pineda, M., Viveros, H., Díaz F. (2015) Bioprospecting of botanical insecticides: The case of ethanol extracts of *Magnolia schiedeana* Schltl. applied to a Tephritid, fruit fly *Anastrepha ludens* Loew. *Journal of Entomology and Zoology Studies*; 3 (1): 01-05
- Vianna, S., Aiko, P., Nalesso, M., Carneiro, E., y Pott, Arnildo. (2015) Physical and nutritional assessment of fruits of *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd ex Mart. (Arecaceae) based on pulp color. *Rev. Revista biodiversidad neotropical*. 5 (2): 89-95
- Villegas, N., Gaigl, A., y Vallejo, L. (2008) El complejo chisa (Coleoptera: Melolonthidae) asociado a cebolla y pasto en Risaralda, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 34 (1): 83-89.
- Voeks, R. (2002) Reproductive ecology of the piassava palm (*Attalea funifera*) of Bahia, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18(1), 121-136.
- Yamamoto, M., Oliveira, P., y Gaglianone, M. (2014) Uso sustentável e restauração da diversidade dos polinizadores autóctones na agricultura e nos ecossistemas relacionados: Planos de Manejo. Ministerio do meio ambiente Brasil.
- Zanella, M., Jasos, E., M., y Borsato, A.(2012) Utilidades da bocaiúva *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart) sob o olhar da comunidade urbana de Corumbá, MS. *Revista cadernos de agroecologia* 7(2).
- Zardón, A. (2016) La palma corajo, un recurso natural para la producción sostenible de aceite. *Cultivos Tropicales*. vol.37 no.4.



## Manuscrito 2

### 2. Evaluación de aspectos de la biología y asociación de *Cyclocephala forsteri* (Coleoptera; Dynastinae) con *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) en Casanare, Orinoquia colombiana.

Autores: Melissa M. Cordero Rodríguez y Luis A. Núñez A.

#### Resumen

*Cyclocephala forsteri* es una especie de escarabajo dentro de la tribu Cyclocephalini, el cual en etapa adulta visita palmas como posible polinizador, y en etapa larval consume raíces. La alta tasa de visita de este insecto muestra un posible comportamiento como polinizador, sin embargo recientemente se ha reportado que puede presentar comportamiento como florívoro sobre la palma *Acrocomia aculeata*, la cual tiene un gran potencial oleaginoso y se encuentra actualmente en procesos de cultivo y aprovechamiento industrial, por ello es importante evaluar esta asociación: En este estudio se evaluó: *i.* La presencia y abundancia de *C. forsteri* en *A. aculeata* y su permanencia en el tiempo, *ii.* La asociación en etapa larval del insecto y comportamiento relacionado a la palma en etapa adulta, *iii.* La preferencia a través de un análisis de especificidad entre el escarabajo y *A. aculeata*, *iv.* Registro del patrón de pigmentación de *C. forsteri* y similitud entre sexos. Los insectos siempre tuvieron presencia en la palma a lo largo del tiempo, presentando altas abundancias de un máximo de 15861 individuos en un año. También se evidenció la fuerte dependencia que presenta el insecto, debido a que todo su ciclo de vida está ligado a la palma, visita de forma exclusiva a *A. aculeata* y comparte su distribución. Por otro lado se demostró que las pigmentaciones más equilibradas son las predominantes en *C. forsteri* y se propone un posible caso de dimorfismo sexual. Así con base a los datos recolectados se puede afirmar que la asociación entre estas especies es permanente en el tiempo y presenta altas abundancias en cada visita del escarabajo, además que *C. forsteri* está estrechamente relacionado con la palma siendo dependiente de ella.

#### Introducción

El género *Cyclocephala* (Scarabaeidae; Dynastinae) tiene registradas aproximadamente 350 especies, se encuentran distribuidas desde Canadá hasta Argentina (Ratcliffe y Cave 2002), En Colombia, es uno de los géneros, dentro de la subfamilia Dynastine, más diversos con más de 70 especies reportadas (Restrepo *et al.* 2003; Gasca y Amat 2010; Gasca y Deloya 2016).

Las larvas de *Cyclocephala* pueden ser catalogadas como importantes contribuyentes al equilibrio de los suelos, mediante la labranza y el reciclado de nutrientes orgánicos por saprofagia (Aragón *et al.* 2001; Gassen 2001), pero debido a la alimentación rizófaga que presentan, son considerados potenciales plagas agrícolas puesto que afectan gravemente el sistema radicular de la planta impidiendo o dificultando notoriamente su desarrollo (Potter *et al.* 1996; Pardo *et al.* 2007; Puker *et al.* 2009; Stechauner y Pardo 2010; Perfetti 2012)

Ya en etapa adulta, las especies de *Cyclocephala* son visitantes florales e importantes polinizadores de gran número de plantas (Gottsberger 1999; Maia *et al.* 2010; Moore 2011), siendo este papel considerado como altamente especializado (Seymour *et al.* 2009; Paulino 2014; Costa 2017). Por otro lado, se ha reportado que en vez de intervenir en la polinización, actúan como depredadores de flores, debido a que se alimentan de dichas estructuras (Oliveira y Ávila 2011, Núñez 2014, Capítulo 1 de este estudio), consumiendo también polen (Gottsberger 1986; Gibernau *et al.* 1999; Ratcliffe y Cave 2006).

En palmeras los reportes de la asociación con *Cyclocephala* muestra una frecuente visita de las especies a las inflorescencias, y aunque hay reportes de potenciales polinizadores (Kronborg *et al.* 2008; Lanes *et al.* 2014; Moore *et al.* 2015, Souza *et al.* 2015) también se ha sugerido que son florívoros, y por lo tanto potenciales plagas que pueden afectar la eficiencia reproductiva (Oliveira y Ávila 2011). Los casos donde se evidencia la florivoría en palmas por parte de este género se encuentra en *Attalea insignis* (Núñez 2014) y *Acrocomia aculeata* (Nogueira *et al.* 2013).

Además de la importancia económica, las especies de *Cyclocephala* se caracterizan por presentar una alta variabilidad morfotípica, mostrando cambios notorios en la pigmentación dorsal que presentan sus especímenes (Ratcliffe 2008). La variación en la pigmentación ocurre principalmente en las zonas del pronoto y los élitros, siendo los pigmentos máculas negras de diferentes formas, tamaños y distribuciones corporales

variables (Endrödi 1985). Esta amplia variación pigmentaria ha sido utilizada para facilitar la identificación de *Cyclocephala*, (Moore 2011), pero debido a la alta variabilidad que pueden presentar, incluso entre miembros de una misma especie, también ha generado gran número de sinonimias (Ratcliffe 2003).

La asociación y su potencial hacen de esta un importante modelo para evaluar los factores que determinan la dependencia, que puede presentar este tipo de interacciones. Además de permitir el determinar si una de las dos especies involucradas se ve más beneficiada que la otra, si recibe algún tipo de daño, o es una relación completamente mutualista.

*Cyclocephala forsteri*, especie importante del género, ha sido poco documentada en dicho aspecto, existiendo investigaciones sobre su relación con la polinización de palmas y su importancia en estos procesos (Núñez 2014; Moore y Jameson 2013). Uno de los estudios más significativos fue el realizado por Núñez (2014) el cual señala la estrecha relación entre *C. forsteri* y *Acrocomia aculeata* con respecto a la polinización de la misma, y la posible exclusividad que podría presentar *C. forsteri* como visitante y polinizador.

Cabe resaltar, que *A. aculeata* es una palmera de importancia económica debido a que sus frutos tienen gran potencial oleaginoso (Zanella *et al.* 2012; Lescano *et al.* 2015; Zardón 2016), por esta razón actualmente está en proceso de industrialización, utilizando los aceites de sus frutos como fuente de materias primas en diferentes sectores económicos (Ciconini *et al.* 2012; César *et al.* 2015). Es por ello que se destaca la importancia de evaluar y comprender la asociación entre *C. forsteri* y *A. aculeata* pensando en los efectos positivos o negativos que podría tener esta interacción sobre la producción de frutos en los procesos de cultivo a gran escala de la palma.

A pesar de la importancia que los *Cyclocephala* pueden tener en la economía agrícola, han sido estudiados solo en algunos aspectos (Bran *et al.* 2006; García *et al.* 2009; Stechauner y Pardo 2010), encontrándose algunas investigaciones relacionadas a los sistemas agroecológicos (Villegas *et al.* 2008; Pardo *et al.* 2011), y estudios de riqueza del complejo chisa (Patiño 2004; Pardo *et al.* 2005, Pardo *et al.* 2012). Por tanto con respecto a la biología de *Cyclocephala* existen algunas investigaciones para las especies *Cyclocephala lulunata* y *Cyclocephala mannheimsi*, donde se describen ciclo de vida,

periodo reproductivo, importancia ecológica (Stechauner y Pardo 2010), aspectos de la biología, taxonómicos y el patrón de pigmentación (Gasca 2014).

Por lo tanto, este trabajo tiene como objetivo evaluar la asociación entre *Cyclocephala forsteri* y *Acrocomia aculeata*, demostrando si dicha interacción es ocasional o constante con base en la variación anual de la abundancia de los escarabajos, evaluando la dependencia durante la etapa larval del insecto, registrando la distribución geográfica y especificidad entre las dos especies, y finalmente describiendo el patrón de pigmentación para machos y hembras de *C. forsteri*. En concreto, se pretende analizar la biología de *C. forsteri* en relación a la interacción con *A. aculeata*, describiendo si dicha asociación es específica y dependiente como se ha planteado o no.

## **Materiales y métodos**

### **Área de estudio**

El estudio se realizó en una población de *Acrocomia aculeata* conformada por cerca de 200 individuos, en la finca La Macarena ubicada en el departamento de Casanare, Orinoquia colombiana. La zona se caracteriza por un régimen monomodal de lluvias, con una precipitación promedio anual de 1453 mm, y una temperatura promedio anual de 29 °C, con lluvias que van desde diciembre hasta marzo y un período de intensas lluvias de abril a noviembre (Garavito *et al.* 2011)

*Cyclocephala forsteri*, (Endrödi, 1963): Escarabajo de generalmente 2cm, suele presentar una coloración marrón fuerte con un clípeo alargado, fuertemente contraído, pronoto fino y poco punteado, y élitros cubiertos de punciones, además presenta una coloración marrón fuerte y dos franjas negras en el pronoto (Endrodi 1985), La especie está ampliamente distribuida en Colombia, Brasil, Bolivia, Paraguay, y (Ratcliffe & Cave 2002). Se ha reportado que en etapa larval consumen raíces de arroz y soya (Santos & Ávila 2007).

*Acrocomia aculeata*, (Jacq ex Max, 1834): Palma espinosa de habito solitario con crecimiento arborescente de aproximadamente 16 m de altura, sus inflorescencias crecen entre las hojas organizándose en la base con flores femeninas en triadas, mientras que el resto de la inflorescencia presenta flores masculinas, amarillentas, además presenta un fruto globoso y sus flores son de color amarillo (Galeano y Bernal 2010). Su distribución geográfica está marcada desde Centro América (México) hasta las zonas

bajas de América del Sur (Argentina) (Henderson 1986) En Colombia está distribuida ampliamente en el departamento de Casanare a lo largo de los relictos de bosque de galería y las sabanas que ésta presenta, a su vez en los departamentos de Antioquia y Córdoba también se ha reportado distribución de ésta especie (Sistema de información sobre biodiversidad Colombia 2015).

### **Análisis de la presencia y abundancia de *Cyclocephala forsteri* en inflorescencias de *Acrocomia aculeata***

Con el objetivo de confirmar que *Cyclocephala forsteri* está presente en *Acrocomia aculeata* a lo largo del tiempo, se colectaron individuos de *C. forsteri* del año 2010 al 2016 en diez inflorescencias de *A. aculeata*, siendo las muestras de los años 2010 al 2013 tomadas con anterioridad y organizadas en bases de datos dentro del marco del proyecto “Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica” dirigido por Núñez (2014), las demás colectas de los años 2014 al 2016 fueron efectuadas en la misma población y siguiendo la misma metodología utilizada en dicho proyecto. Los muestreos se realizaron accediendo directamente a las inflorescencias de dicha palma e introduciéndolas en una bolsa, la cual se sacudió para dejar caer los insectos, finalmente se alcoholizó con alcohol al 75% con el fin de preservar las muestras.

Posteriormente, la abundancia relativa para *Cyclocephala forsteri* se calculó como la suma de las abundancias parciales de las tres colectas realizadas durante los tres primeros días de anthesis de cada inflorescencia. Las colectas se realizaron entre las 05:00 y 7:00 horas, y las 18:00 y 20:00 horas, horario con mayor probabilidad de encontrar especies de *Cyclocephala* en las inflorescencias. Finalmente se evaluó la existencia de diferencias significativas en los años de estudio aplicando una prueba no paramétrica de Kruskal-wallis en el software Past (Hammer *et al.* 2001).

### **Evaluación de la asociación entre *Cyclocephala forsteri* en etapa larval y comportamiento en fase adulta relacionado a *Acrocomia aculeata***

Para determinar si *C. forsteri* está asociado durante su etapa larval y depende de *Acrocomia aculeata* para su desarrollo, se realizó un muestreo de larvas de *C. forsteri*. Esto mediante una búsqueda aleatoria en palmas de *A. aculeata* realizando excavaciones de hasta 15 cm de profundidad, en sustrato contiguo a las raíces de la palma.

Luego de hallar cinco larvas se tomaron registros fotográficos de los individuos y el sustrato donde fueron encontrados, se colocaron en un recipiente de plástico de 20 cm de diámetro y 8cm de alto, con perforaciones en la cubierta, colmado de una mezcla de 20 gr de abono orgánico, y 405 gr de tierra y raíces recogidas en el lugar de captura de las larvas.

Las raíces recogidas se mantuvieron en otro recipiente con agua a temperatura ambiente, para luego depositarlas en el recipiente inicial como alimento adicional para las larvas, finalmente la mezcla se restableció y humedeció, con un atomizador, cada 4 días. El recipiente con las larvas se mantuvo totalmente aislado de la luz recubierto en la base, procurando mantener una temperatura de min 26°C, la temperatura se controló diariamente con un termómetro. Todo este procedimiento se realizó hasta que emergieron los adultos.

A su vez se realizaron observaciones directas sobre las inflorescencias, registrando el comportamiento de los *C. forsteri* en etapa adulta sobre la inflorescencia, especialmente las conductas relacionadas con las estructuras que consumen, cópula y relacionados con la oviposición.

A partir de las larvas colectadas, se organizaron los datos según cercanía de la larva al sustrato de *A. aculeata* y la cercanía de la larva a las raíces de la palma. De igual forma se organizaron los registros comportamentales de los adultos, ordenando la visita de *C. forsteri* según los elementos de su comportamiento reproductivo (cópula y oviposición principalmente) dependían o no de las estructuras de la palma.

### **Especificidad de la asociación entre *Cyclocephala forsteri* y *Acrocomia aculeata***

Para comprobar si *Cyclocephala forsteri* tiene una asociación exclusiva con *Acrocomia aculeata* en Colombia, se colectaron todos los visitantes florales mientras permanecían en las inflorescencias de nueve palmas neotropicales, ubicadas en Casanare, Colombia. Con ayuda de una escalera, cada una de las inflorescencias fue embolsada, y sacudida para que los insectos cayeran dentro de la bolsa. Luego de separar y clasificar los *Cyclocephala* del resto de visitantes recolectados en la muestra, se elaboró un dendrograma en el programa Past (Hammer *et al.* 2001) entre las palmas muestreadas y las especies de *Cyclocephala* que las visitaron.

Por otro lado se construyó una base de datos de *Acrocomia aculeata* y *Cyclocephala forsteri* reuniendo reportes con coordenadas de diferentes países, al igual que información de otras plantas donde se haya encontrado *C. forsteri*, esto en literatura y en sistemas de información online de biodiversidad (Encyclopedia of life- EOL, Scarabs, Entomologenportal, y Museum Collections- Insect images) A partir de ello se realizó una tabla con dichos reportes y un mapa de distribución de ambas especies en el programa ArcGIS (ESRI Inc. 2002) observando si estas especies presentan una distribución compartida o son reportados de forma independiente.

### **Evaluación del patrón de pigmentación dorsal de *Cyclocephala forsteri***

#### **Reconocimiento y variación pigmentación dorsal en *C. forsteri***

La descripción de la variación en la pigmentación dorsal se realizó con los individuos colectados en los años 2014 y 2016, muestreados con la misma metodología nombrada anteriormente. Con dichos insectos se realizó una identificación de especies, donde se dividieron los individuos de *C. forsteri* según la pigmentación corporal presentada en un total 5000 individuos. Además se confirmó la clasificación con ayuda de un experto, reforzando la identificación, en casos de individuos especialmente diferentes, comparando genitalias con individuos de la colección de referencia realizada por Neita (2014) siguiendo la técnica de Breeschoten *et al.* (2013).

Posteriormente se realizó la evaluación de la variante melánica, esto, mediante la valoración de las máculas presentadas en clípeo, pronoto, y élitros, observando la variabilidad presentada en forma, tamaño y distribución corporal de las mismas (García *et al.* 2002).

Se realizó una observación detallada de dichas estructuras, determinando el color dominante en el cuerpo, separando posteriormente según la segmentación, formas distribución corporal, tamaño e intensidad del color de las máculas, teniendo en cuenta estas características se organizaron los individuos y se generó el patrón de pigmentación. Una vez realizado esto se calcularon los porcentajes de presencia y la frecuencia de la muestra, tomada como tasa de reiteración de un pigmento.

#### **Evaluación pigmentaria por sexos**

El sexaje se llevó a cabo teniendo en cuenta la distinción del protarso, éste en los machos presenta un engrosamiento notorio junto con una uña gruesa y ensanchada,

mientras que las hembras poseen un protarso alargado y delgado con una uña reducida (Neita *et al.* 2006). Para cuantificar la similaridad pigmentaria entre machos y hembras, se hizo una prueba de similitud no paramétrica, ANOSIM de una vía, la cual nos permitió definir la existencia de diferencias significativas entre los pigmentos presentados entre machos y hembras por año, en términos de abundancia cuantificada para cada pigmento.

La prueba ANOSIM genera un p valor de similaridad entre los sexos, donde los valores cercanos a 0 indican baja similaridad pigmentaria entre sexos y cercanos a 1 indican que hay pigmentos iguales o poco variables entre machos y hembras; ésta prueba se realizó utilizando el software PAST (Versión 3.06) (Hammer *et al.* 2001).

## **Resultados**

### **Análisis de la presencia y abundancia de *Cyclocephala forsteri* en inflorescencias de *Acrocomia aculeata***

*Cyclocephala forsteri* presentó una fuerte asociación con *A. aculeata*, expresada en su presencia en las inflorescencias a lo largo de todos los ciclos reproductivos evaluados (Figura 1). La asociación es fuerte debido a las altas tasas de visita que oscilan entre los 1218 y 3966 individuos visitando *Acrocomia aculeata*, con un total de 53.452 individuos para los siete años, la variación temporal de esta especie presentó cuatro tendencias, cada una representada en los años de estudio. La primera con grandes abundancias presente en el año 2010 (Figura 1), la segunda con abundancias constantes vista entre los años 2011, 2014 y 2015 (Figura 1), la tercera estable con tendencia a aumentar expresada en el año 2013 (Figura 1), y la última muy baja en los años 2012 y 2016 (Figura 1).

De igual forma se evidenciaron dos aumentos de abundancia en los años 2010 y 2015, quizá en función a factores climáticos, la cantidad de recursos alimenticios, la distancia entre fragmentos de bosque donde esté presente *A. aculeata*, la cantidad de palmas en floración, las cuales pueden deberse a diferencias marcadas a nivel paisajístico que inciden en el mantenimiento temporal de las poblaciones.

Así pues, los individuos de *C. forsteri* que visitaron las inflorescencias de *Acrocomia aculeata* fue muy variable en cada año de colecta, pero siempre en abundancias altas,



donde en promedio 7636 individuos visitaron una inflorescencia, siendo el pico más alto de visita en el año 2010 con 15861 insectos (Figura 1).

**Figura 1.** Variación anual de las abundancias para *Cyclocephala forsteri* en inflorescencias de *Acrocomia aculeata*

A su vez entre años no presentaron diferencias significativas (Kruskal-Wallis  $p=0,3546$ ), y teniendo un promedio de visita máxima de 4617 individuos para el año 2010, el más abundante, y un promedio de visita mínima de 952 individuos en el año 2016. A pesar de la amplia fluctuación de *C. forsteri*, siempre hubo presencia de este insecto en *Acrocomia aculeata* en alta o baja abundancia, visitando esta palma de forma constante a través del tiempo.

En resumen la constancia que presentó este insecto durante los años de muestreo, a pesar de la variabilidad en las abundancias, demuestran una fuerte asociación con la palma, coexistiendo y manteniendo abundancias que a veces se mantienen constantes de un año al siguiente como se evidenció entre los años 2014 y 2015.

**Evaluación de la asociación entre *Cyclocephala forsteri* en etapa larval y comportamiento en fase adulta relacionado a *Acrocomia aculeata***

Una vez los adultos de *Cyclocephala forsteri* copulan en las inflorescencias de *Acrocomia aculeata* bajan a la base de la palma y ovipositan en el suelo, y sus larvas se desarrollan allí consumiendo tejidos de la raíz. De *C. forsteri* se encontraron cinco larvas en el sustrato de *Acrocomia aculeata*, anidando y alimentándose en dicho lugar (Figura 2A), además estas larvas presentaban diferentes estadios (Figura 2 B, C, D), demostrando que el desarrollo completo de las mismas se efectúa contiguamente a las raíces de la palma.

**Figura 2.** Larvas encontradas en suelo de *Acrocomia aculeata*. A. Larva en agujero cerca de su alimento (raíces), B. Larva en vista lateral, C. Larva luego de varios días, D. Larva en primer estadio. Fotos de M. Cordero.

A su vez, en etapa adulta los individuos de *C. forsteri* también se ven asociados fuertemente a *A. aculeata*, evidenciándose esto en el comportamiento dependiente que tienen durante su reproducción. Inicialmente, y luego de haberse alimentado de las flores y el polen de la palma, copulan hasta que cierra la inflorescencia, momento donde los escarabajos adultos bajan hasta la base de la palma y excavan túneles cerca a sus raíces para depositar los huevos (Figura 2A) usando el suelo contiguo a las raíces de la

palma como sustrato de oviposición. Luego cerca de la siguiente época de floración los huevos eclosionan, las larvas se alimentan de las raíces, y materia orgánica en descomposición de la palma, y finalmente una vez llega la apertura de las inflorescencias los adultos emergen del suelo para iniciar el ciclo una vez más.

### **Especificidad de la asociación entre *Cyclocephala forsteri* y *Acrocomia aculeata***

Se encontraron once especies de *Cyclocephala* en las nueve palmas *Attalea butyracea*, *Acrocomia aculeata*, *Bactris gasipaes*, *Mauritia flexuosa*, *Attalea insignis*, *Bactris major*, y *Syagrus sancona*. *Oenocarpus bataua*, y en *Bactris corocilla*. Sin embargo *Cyclocephala forsteri* se presentó exclusivamente en *A. aculeata*.

A pesar de encontrar una especie de palma visitada por varias especies de *Cyclocephala*, se hallaron pocos de estos insectos presentes en diferentes palmas, siendo el 82% el que visitó solo una palma (Figura 3). Encontrándose a *C. discolor* y *C. stictica* visitando solo a *Oenocarpus bataua*, mientras *C. melanocephala* tuvo presencia únicamente en *Bactris major*, al igual que *C. monacha* se presentó únicamente en *Bactris corocilla*.

**Figura 3.** Dendrograma de análisis de agrupamiento de las especies de *Cyclocephala* encontradas en diferentes palmas del Casanare por similaridad de Bray-Curtis.

Por otro lado *C. inca*, *C. marginicollis*, *C. quadripunctata* y *C. santarite* visitaron de forma exclusiva a *Attalea insignis*. Por otro lado dos de las once especies estuvieron presentes en más de una palma, siendo estas *C. dicicollis* que visitó *A. insignis* y *A. aculeata*, y *C. amazona*, especie que más palmas visitó, además de *A. aculeata*, tuvo presencia en *A. butyracea*, *B. gasipaes*, *M. flexuosa*, *B. major*, y *S. sancona*.

La especificidad de *C. forsteri* se evidencia también en los reportes de plantas donde ha sido encontrado (Tabla 1), donde la soja y a caña de azúcar son las más reportadas en Brasil (Tabla 1) a pesar que también se ha señalado en *A. aculeata*, mientras en Colombia solo se ha informado su presencia en dicha palma. Esto probablemente se deba a que el insecto encuentra en la palma todo aquello que necesita para una reproducción exitosa, alimentación (en fase adulta y larval) y refugio, motivo por el que quizá solo prefiere a *A. aculeata* sobre otras especies de palmas.

**Tabla 1.** Plantas reportadas con presencia/asociación con *Cyclocephala forsteri* a partir de revisión de literatura y bases de datos de biodiversidad online.

<b>Título artículo/ Base de datos</b>	<b>Referencia</b>	<b>Planta asociada</b>	<b>Lugar</b>	<b>Georreferencia</b>
Reproductive Biology of the Palm <i>Acrocomia aculeata</i> in Central Brazil	Scariot, Lleras & Hay (1991)	<i>Acrocomia aculeata</i>	Brasil central	11°08'6''S, 42°06'54''W
Ocorrência de <i>Cyclocephala forsteri</i> em <i>Acronomia aculeata</i>	Oliveira & Ávila (2011)	<i>Acrocomia aculeata</i>	Dourados, Brasil	22°05'54''S, 55°18'49''W
Evolutionary patterns of asymmetric genitalia in the beetle tribe Cyclocephalini (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae)	Breeschoten, Clark, Schilthuizen (2013)	/	Brasil, região noreste	12°40'04" S, 38°33'02" O
Aspectos bioecológicos de <i>Cyclocephala forsteri</i> Endrodi, 1963 (Coleoptera: Melolonthidae) no estado do Mato Grosso do Sul	Ávila & Santos (2007)	Soja	Mato Grosso del sur	20°26'34"S 54°38'45"O
Corós Associados ao Sistema Plantio Direto	Ávila & Santos (2009)	Soja	Región sur de Brasil	25°26'00"S, 49°16'00"O

no Estado de Mato Grosso do Sul				
Registro de <i>Cyclocephala forsteri</i> atacando macaúba em Mato Grosso do Sul.	Ávila & Santos (2010)	<i>Acrocomia aculeata</i>	Mato Grosso del sur	20°26'34"S 54°38'45"O
Creoss- species amplification of microsatellite markers and genetic diversity in the macaw palm ( <i>Acrocomia aculeata</i> )	Mengistu (2015)	<i>Acrocomia aculeata</i>	Viçosa, Brasil	20°45'14"S 42°52'55"O
Variabilidade em progênies de macaúba com base em variáveis quantitativas relacionadas a aspectos agronômicos e características físicas dos frutos.	Valim (2015)	<i>Acrocomia aculeata</i>	Brasilia, Brasil	15°45' S 47°57' O
Bionomic data and larval density of Scarabaeidae (Pleurosticti) in sugarcane in the central region of Mato Grosso do	Coutinho, Rodrigues, Da Cruz, Abot (2011)	Caña de azúcar	Mato Grosso del sur	15°34'00"S, 56°04'00"O

Sul, Brazil				
Asociación de los escarabajos <i>Cyclocephala</i> (Dynastinae: Scarabaeidae: Coleoptera) con las palmas (Arecaceae) silvestres Neotropicales, y su papel en la polinización	Núñez L.A (2014)	<i>Acrocomia aculeata</i>	Orinoquia Colombiana	5°10'77"N, 72°33'5" W
GBIF (Global biodiversity information facility)	/	/	Bolivia	17,50S, 63,60W
GBIF (Global biodiversity information facility)	/	/	Paraguay	25,47S, 57,04W
Biological aspects of <i>Cyclocephala tucumana</i> Brethes, 1904 and <i>Cyclocephala melanocephala</i> (Fabricius, 1775) (Coleoptera: Scarabaeidae)	Nogueira, Rodrigues & Tiago (2013)	/	Macaraju, Brasil	21°36'50"S 55°10'04"O

Entomologenportal	/	/	Paraguay	25,47S, 57,04W
Museum Collections- Insect images	Royals Hanna (2003)	/	Buena vista, Bolivia	17°27'36"S, 63°39'37"O
EOL (Encyclopedia of life)	/	/	Itapúa, Paraguay	27°20'00"S, 55°53'00"O
Scarabs	/	/	Paraguay	25,47S, 57,04W

En Paraguay y Bolivia también ha sido reportada la presencia de *C. forsteri* (Tabla 1) sin embargo no se especifica en que planta fue encontrada. De igual forma la distribución entre *C. forsteri* y *A. aculeata* es compartida, encontrándose solo en las Américas y el Caribe, teniendo ambos una distribución bastante extendida por Brasil, Bolivia y Paraguay (Figura 4), ambas especies tienen una relación tan dependiente que comparten la distribución geográfica, resaltando incluso la presencia menos extendida de ambas especies en Colombia y Perú (Figura 4).

Sin embargo *A. aculeata* también tiene una distribución extendida de Nicaragua a parte sur de México al igual que en Cuba, países donde no hay distribución de *C. forsteri* (Figura 4), a partir de esto se puede afirmar que el insecto está relacionado con dicha palma a lo largo de la distribución de América latina (Figura 4).

**Figura 4.** Mapa de distribución geográfica de *Cyclocephala forsteri* (Cuadro izquierdo) y *Acrocomia aculeata* (Cuadro derecho).

#### **Evaluación del patrón de pigmentación dorsal de *Cyclocephala forsteri***

En total se encontraron 5000 ejemplares, con 17 variantes pigmentarias en general: 7 exclusivos para machos (Figura 5), 6 exclusivos para hembras (Figura 6) y 4 compartidos para ambos sexos. Las variantes pigmentarias fueron organizadas por números y denotadas por letras según machos (M) o hembras (F), numeradas y organizadas en un gradiente melánico ascendente, de las pigmentaciones más claras sin presencia de franjas en el pronoto, hasta las pigmentaciones más oscuras. Se examinaron 1010 individuos para el año 2014, siendo estos 534 machos y 476 hembras. Dando como resultado un total de 8 variaciones definidas, 5 para machos y 3 para

hembras, tanto en machos como en hembras predominó la variación 7M (Figura 5) y 7F (Figura 6) con un total de 698 individuos (385 machos y 313 hembras), equivalente al 13,96% de la muestra total.

Por otro lado las variaciones menos frecuentes fueron 5M (Figura 5), para machos, con solo 2 individuos representando 0.04% de la muestra total; y para hembras 5F y 3F (Figura 6) representando el 0.32% (16 individuos) y 0.24% (12 individuos) respectivamente.

**Figura 5.** Variaciones pigmentarias en machos (M) de *Cyclocephala forsteri*

Del mismo modo en los organismos de 2016, que fueron un total de 3990, con 2897 machos y 1093 hembras, se obtuvo un total de 13 variaciones en general, 7 para machos, y 6 para hembras, de nuevo la variación 7M – 7F fue la más predominante con 3173 individuos de ambos sexos (2267 machos y 906 hembras) siendo el 63,46% de la muestra total (Figura 4). A su vez los pigmentos menos representativos fueron para machos 2M, 5M, y 9M, con un porcentaje de reiteración de 0.02% (1 individuo), 0.02% (1 individuo), y 0.1% (5 individuos) respectivamente.

Tanto en machos como en hembras predominaron las pigmentaciones más oscuras y con máculas de gran tamaño, siendo las variantes predominantes absolutas las denominadas 7M – 7F (Figura 5), y 6M – 6F (Figura 6), las cuales permanecieron en el tiempo, siendo las más abundantes en los 2 años.

**Figura 6.** Variaciones pigmentarias en hembras (F) de *Cyclocephala forsteri*

Para hembras los pigmentos 5F, 6F, 7F, 8F (Figura 6) representaron el mayor porcentaje para ambos años (Figura 7), mientras las variantes menos pigmentadas (1F, 2F, 3F, 4F) se vieron representadas por una cantidad menor de individuos (Figura 7). Por el contrario, son los machos quienes presentaron un número más alto de variaciones segmentadas, siendo 5 pigmentos principalmente máculas (2M, 3M, 4M, 5M), pese a ello estas variaciones cuentan con pocos individuos (Figura 7), al contrario de las máculas más oscuras (1M, 6M, 7M, 8M, 9M).

La variabilidad se ve más notoria en los patrones de pigmentación menos abundantes, aquellos que se presentan de forma exclusiva para algún sexo, siendo estos aquellos menos melanizados o de mayor cantidad de máculas. Por otro lado los pigmentos más

equilibrados fueron los que obtuvieron un porcentaje más alto de reiteración siendo el 7M, 6M y 7F, 6F como se nombró anteriormente, los más predominantes en ambos sexos (Figura 7)

**Figura 7.** Porcentaje de reiteración de variaciones pigmentarias por año y sexo de *C. forsteri*

Sin embargo, los pigmentos que presentaron mayor cantidad de máculas o fueron muy poco melanizados no reiteraron en *C. forsteri* en ninguno de los dos años de estudio (Figura 7) como 1F y 2F hembras, y 1M y 9M en machos, los cuales fueron los pigmentos menos manchados. Aun así se evidenció un caso específico, para el pigmento 8M en machos el cual es totalmente melanizado, por tanto no presenta máculas, se presentó en solo dos individuos por tanto fue el menos reiterado de año 2014 (Figura 7).

En las muestras para ambos años predominó la variación pigmentaria más equilibrada (Figura 8), es decir la que presentaba franjas en el pronoto, manchas amplias y negras en los élitros (7F y 7M). La relación entre machos y hembras es de 2,186 machos por cada hembra (3431:1569), siendo aproximadamente 2:1, donde siempre es mayor la cantidad de machos con respecto a la cantidad de las hembras

**Figura 8.** Individuos de *Cyclocephala forsteri* en inflorescencia de palma, presentando la pigmentación más abundante.

La prueba de similaridad indicó un p valor de 0.3272 entre machos y hembras para ambos años, lo cual indica una similaridad baja. Por tanto hay una brecha entre sexos a pesar de que los pigmentos más abundantes (7M, 7F, 6F, 6F) se presentaron tanto en machos como en hembras en ambos años.

## Discusión

La asociación entre *Cyclocephala forsteri* y *Acrocomia aculeata* demuestra un precedente en aspectos que no se habían reportado con anterioridad. Tales como las altas abundancias de *C. forsteri*, las cuales pueden llegar, en promedio, a 7636 individuos por visita lo cual es una cantidad mucho más alta de lo señalado por otros autores en otras plantas, como en la familia Araceae donde el número de individuos va de 4 a 10 *Cyclocephala* (Gibernau 2002) o en algunas palmas como *Attalea insignis* donde 35 individuos de *Cyclocephala marginicollis* visitaron la palma, al igual que en *Attalea maripa* donde 5 *Cyclocephala amazona* visitaron la inflorescencia (Núñez 2014).



Otro aspecto donde se resalta la fuerte dependencia del insecto por la palma, es que todo su ciclo de vida está relacionado a esta, siendo la principal/única fuente de alimentación para *C. forsteri*, desde las raíces de *A. aculeata* en estadio larval, hasta las estructuras florales en fase adulta.

Esto se ve reforzado por los reportes de la duración del ciclo de vida completo de *C. forsteri*, teniendo una duración de 5 a 8 meses (en sustrato de soja) (Santos *et al.* 2007), siendo un desarrollo semestral y por ello encontrándose la posibilidad de presentar polivoltinismo, como otras especies del mismo género (Stechauner y Pardo 2010). Al igual que *A. aculeata* la cual presenta un ciclo de floración de aproximadamente 5 meses (Brito 2013). Esto demuestra cómo, si un huevo del coleóptero es ovipositado en sustrato de *A. aculeata* como único alimento (Santos y Ávila 2007), justo unos días antes o al iniciar la fase femenina de la palma, de este emergerá un adulto, señalando esto la fuerte asociación que tienen estas especies.

Estas relaciones fuertemente dependientes ya se han reportado en otros organismos, como es el caso del hemíptero *Acizzia veski* el cual se alimenta únicamente de *Acacia verónica*, y está tan especializado que incluso está en proceso de coextinción con *A. verónica* (Taylor y Moir 2009). Otro caso es la mariposa *Boloria aquilonaris* la cual basa su alimentación exclusivamente de *Vaccinium oxycoccas*, además, requiere de poblaciones específicas de *V. oxycoccas* para reproducirse (Turlure *et al.* 2013).

En consecuencia la fuerte dependencia que presenta *C. forsteri* podría significar un problema para *Acrocomia aculeata*, debido a que por la depredación de flores y consumo de estructuras carnosas de las mismas (Oliveira y Ávila 2011) puede afectar gravemente a cultivos de diferentes tipos (Villegas *et al.* 2008), esto mismo podría evidenciarse en *A. aculeata*.

Tal como muestran otras investigaciones, los insectos herbívoros y plaga están mayormente especializados en una sola especie de planta (Dyer *et al.* 2010), se ha comprobado que más del 50% de los insectos plaga atacan una sola especie vegetal y en algunos casos ese porcentaje es mucho más alto (Blair *et al.* 2005; Bickford *et al.* 2007). Además también se ha evidenciado que estos insectos comparten distribución y latitudes con la planta a la cual están especializados, siendo la latitud tropical la que más aumenta la probabilidad de especialización de un herbívoro (Forister *et al.* 2015).

Debido a ello también es importante poder identificar correctamente los individuos de *C. forsteri*, con el patrón de pigmentación expuesto en este trabajo se facilita reconocer esta especie, siendo este el único trabajo que empleó más de 600 individuos para establecer las variantes pigmentarias patrón (Tabla 1). Esto asegura un patrón de pigmentación más válido puesto que se comparó y evaluó en un total de 5000 individuos de *C. forsteri*.

Anteriormente para el género *Cyclocephala* se ha señalado en otros estudios la posibilidad de que la alta variabilidad pigmentaria entre la misma especie se deba al dimorfismo sexual, como fue reportado en el caso de la especie *Cyclocephala mannheimsi* donde las hembras presentaron mayor cantidad de patrones de manchas, mientras los machos presentaron solo una variante ampliamente melanizada (Tabla 1), razón por la cual el autor señala un posible dimorfismo (Gasca 2014). Por consiguiente García-Luna demuestra como en algunas especies la diferencia entre machos y hembras no existe, como es el caso de la especie *Cyclocephala complanata* teniendo el mismo número (21/21) y tipo de manchas (Tabla 1), señalando así, como una característica de dimorfismo sexual por patrones de pigmentación podría no ser una propiedad de todas las especies de *Cyclocephala*.

Por otro lado la baja similaridad entre sexos podría indicar un carácter adicional de dimorfismo sexual, aparte del ensanchamiento de la epipleura en las hembras (Moore 2011) y del engrosamiento de los protarsos en los machos. Tal como pasa con la diferencia de coloración en el pigidio en las especies *Cyclocephala spilopyga*, *Cyclocephala pygidiata*, *Cyclocephala genieri*, donde las hembras se diferencian en los machos por no presentar manchas en dicha estructura (Joly 2010), y de igual forma en la especie *Cyclocephala mannheimsi*, caso donde los machos presentan una mancha central color amarillo con fondo marrón, mientras las hembras solo presentan una coloración marrón en la totalidad de la estructura (Gasca 2014).

**Tabla 2.** Número de individuos y morfotipos por sexo reportados por algunos autores.

<b>Especies</b>	<b>Número de individuos utilizados</b>	<b>Número de morfotipos</b>	<b>Morfotipos M</b>	<b>Morfotipos H</b>	<b>Autor</b>
<i>Cyclocephala kunizeniana</i>	/	3	/	/	Endrodi (1985)

<i>Cyclocephala mafaffa</i>	/	6	/	/	
<i>Cyclocephala cubana</i>	/	3	/	/	
<i>Cyclocephala morphoidina</i>	/	2	/	/	
<i>Cyclocephala burmeister</i>	/	3	/	/	
<i>Cyclocephala spilopyga</i>	/	9	/	/	
<i>Cyclocephala mafaffa</i>	/	3	/	/	
<i>Cyclocephala kunizeniana</i>	/	3	/	/	
<i>Cyclocephala forsteri</i>	/	2	/	/	
<i>Cyclocephala complanata</i>	816 ejemplares	21	21	21	García <i>et al</i> (2002)
<i>Cyclocephala sexpunctata</i>	230 ejemplares	15	12	10	
<i>Cyclocephala mafaffa</i>	115 ejemplares	15	12	15	
<i>Cyclocephala complanata</i>	/	21	/	/	Ratcliffe (2003)
<i>Cyclocephala erotylina</i>	/	3	/	/	
<i>Cyclocephala krombeini</i>	/	2	/	/	
<i>Cyclocephala nigratarsis</i>	/	2	/	/	
<i>Cyclocephala williami</i>	/	3	/	/	
<i>Cyclocephala sexpunctata</i>	678 ejemplares	17	/	/	Moore (2011)
<i>Cyclocephala distincta</i>	120 ejemplares (60 M /89 H)	11	7	4	Bezerra (2013)
<i>Cyclocephala manheimsi</i>	103 ejemplares (14 M/89H)	7	1	6	Gasca (2014)

Así como este rasgo, la pigmentación también ha sido señalada como una característica del dimorfismo sexual en varias especies de coleópteros, como es el caso de la especie de cerambicido *Xylotrechus arvicola*, existiendo una diferencia en la coloración muy marcada, a nivel corporal las máculas amarillas de las hembras son más brillantes que las de los machos, y a su vez las patas de las hembras son en su totalidad ámbar, mientras que en los machos presentan una sección de las patas más oscurecida que las hembras (García-Calleja 2004).

Otro caso es en la especie *Sternoplax souvorowiana*, para la cual siempre se había dificultado su sexaje, siendo la única forma diseccionando los ejemplares, no obstante se describió el patrón de pigmentación como una herramienta de dimorfismo sexual, destacando la coloración marrón en el octavo tergito en los machos, mientras las hembras presentan manchas blanquecidas características en los tergitos (Wang *et al.* 2015). Al igual que el escarabajo *Hylamorpha elegans*, el cual presenta dimorfismo sexual expresado en el color de las patas anteriores, específicamente en las tibias, donde en los machos es color verde y en las hembras café (Ratcliffe y Ocampo 2002).

Por el contrario en *Cyclocephala forsteri* se evidenció una clara división entre machos y hembras, siendo estas las que presentaban variantes más oscuras y menos fragmentadas. Por el contrario, los machos presentaron mayor cantidad de máculas distintas en tamaño y forma, aun así estas variaciones más manchadas, fueron muy poco abundantes. Esto podría indicar que las pigmentaciones con distribución equilibrada, es decir aquellas más melanizadas, son aquellas que aseguran el apareamiento. Esto se ve evidenciado en los pigmentos más abundantes, 7F – 7M y 6M – 6F, siendo siempre los predominantes, por ende los individuos con estas características han sido los más exitosos.

Con base a todo lo anteriormente nombrado se puede afirmar que *C. forsteri* y *A. aculeata* presentan una asociación altamente correlacionada, sin embargo, puede que esta asociación signifique en un problema importante para la palma, puesto que se han reportado comportamientos de *C. forsteri* relacionados con la florivoría, especialmente dirigida a *A. aculeata*, donde los especímenes adultos se agrupan durante el día en poca cantidad y se ubican en la base de la inflorescencia (Núñez 2014), siendo el pico de presencia durante la noche, momento donde la inflorescencia se abre, expele aroma y los individuos de *C. forsteri*, en gran cantidad, consumen las flores y sus yemas, arrasando la palma (Capítulo 1 de este estudio).

Es por ello que esta sincronización tan fuerte es potencialmente perjudicial para *A. aculeata*, ya que el comportamiento florívoro de los adultos, sumado a la alimentación rizófaga de las larvas de *Cyclocephala forsteri* puede poner a la palma en constante estrés y afectar significativamente su éxito reproductivo. *C. forsteri* es una plaga potencial, que puede convertirse en un grave problema que manejar en grandes cultivos de *Acrocomia aculeata*, ya que si sus abundancias aumentan podrían acabar con inflorescencias de gran número de palmas en una sola época de floración.

### Referencias bibliográficas

- Aragón, A., Morón M., Tapia A., Rojas, R. (2001) Fauna de Coleoptera Melolonthidae en el rancho “La joya”, Atlixco, Puebla, México. *Acta zoológica Mexicana*. (n.s.) 83: 143-164.
- Bickford, D., Lohman, D., Sodhi, N., Peter, K., Meier, R., Winker, K., Ingram, K., Das, I. (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trend in ecology and evolution*. 22(3):148–155.
- Blair, C., Abrahamson, W., Jackman, J., Tyrrel, L. (2005) Cryptic Speciation and Host-Race Formation in a Purportedly Generalist Tumbling Flower Beetle. *Evolution*, 59(2), pp. 304–316.
- Bran, A., Londoño, M., y Pardo, L. (2006) Morfología de estados inmaduros de tres especies de *Cyclocephala* (Coleoptera: Melolonthidae) con una clave para larvas de tercer estado en Colombia. *Revista Corpoica - Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 7 (2): 58-66.
- Brito, A. (2013) Biología reproductiva de macaúba: floração, polinizadores, frutificação e conservação de pólen. Tese Pós-Graduação. Universidade Federal de Viçosa.
- César, A., Azeidas, F., Pereira, R., Silva, C., Atabani, A. (2015) The prospects of using *Acrocomia aculeata* (macaúba) a non-edible biodiesel feedstock in Brazil. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. Volume 49, Pages 1213–1220.
- Ciconini G (2012) Caracterização de frutos e óleo de polpa de macaúba dos biomas Cerrado e Pantanal do estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Industrial Crops and Products*. Volume 45, Pages 208–214.

- Costa, M., Silva, R., Paulino, H., Pereira, M. (2017) Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona coriacea* Mart. (Annonaceae) in Brazilian cerrado: Behavioral features of its principal pollinators. PLoS ONE 12 (2)
- Dyer, L., Letourneau, D., Chavarria, G., y Amoretti, D. (2010) Herbivores on a dominant understory shrub increase local plant diversity in rain forest communities. *Ecology* 91(12):3707–3718.
- Endrödi, S. (1985). The Dynastinae of the world. Series Entomológica. Vol. 28. 6, 842.
- ESRI Inc. (2002) ArcGIS 8.2. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California.
- Forister, M., Novotny, V., Panorska, A., Baje, L., Basset, Y., Butteirill, P., Cizek, L., Coley, P., Dem, F., Diniz, I., Drozd, P., Fox, M., Glassmire, A., Hazen, R., Hreck, J., Jahner, J., Kaman, O., Kozubowski, T., Kursar, A., Lewis, O., Lill, J., Marquis, R., Miller, S., Morais, H., Murakami, M., Nickel, H., Pardikes, N., Ricklefs, R., Singer, M., Smilanich, A., Stireman, J., Villamarín, S., Vodka, S., Volf, M., Wagner, D., Walla, T., Weiblen, G., y Dyer, L. (2015) The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 112. No. 2. Pages, 442–447.
- Garavito, J., Suarez, C. F., Bravo, A. M., Vargas, R., Cuadros, L., Córdoba, M., Miranda, L., Martínez, J., y Usma, J. (2011) Descripción del medio natural del Departamento de Casanare. Gobernación de Casanare – WWF Colombia. Bogotá D. C. 51 -63.
- García, D., Morón, M., y Rojas, C. (2002) Variación en los patrones de pigmentación en tres especies de *Cyclocephala burmeister* (Coleoptera: Melolonthidae; Dynastinae). *Folia entomológica mexicana*. 41 (2): 129-148
- García, L., Ortega, L., Hernández, H., García, A., Nápoles, J., Cortés, R., (2009) Descripción de las larvas de tercer instar de Melolonthidae (Coleoptera) asociadas al cultivo de *Agave tequilana* var. azul y su fluctuación poblacional en Jalisco, México. *Neotropical Entomology*. 38(6):769–780.
- García-Calleja, A. (2004) Estudio de los daños que causa *Xylotrechus arvicola* Olivier. *Boletín de sanidad vegetal. Plagas*. 30: 25-31.

- Gasca, H., y Amat, G. (2010) Synopsis and key to the genera of Dynastinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Scarabaeidae) of Colombia [pp. 153–192]. In: Current Advances in Scarabaeoidea Research (B. Ratcliffe, and F. T. Krell, editors). Pensoft, Sofia, Bulgaria.
- Gasca, J., H. (2014) Sobre la taxonomía y biología de *Cyclocephala mannheimsi* Endrödi, 1964 (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae), nuevo registro para Colombia. Acta Zoológica Mexicana (n.s.), 30(1): 174-187.
- Gasca, J., y Deloya, C. (2016) Description of the Female of *Cyclocephala monacha* Ratcliffe, 2008 (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), with a Checklist of *Cyclocephala* Dejean Species Occurring in Colombia. The Coleopterists Bulletin 70(3):645-653.
- Gassen, D. (2001) Benefícios de escarabeídeos em lavouras sob plantio direto. Programa cooperativo para el desarrollo tecnológico agroalimentario y agroindustrial del Cono Sur, p.159–168, 2001.
- Gibernau, M. (2002) Pollination ecology of *Philodendron squamiferum* (Araceae). Canadian journal of botany. 80: 316–320.
- Gibernau, M., Barabé, D., Cerdan, P., Dejean, A. (1999) Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. International Journal of Plant Sciences, v.160, p.1135–1143.
- Gottsberger, G. (1986) Some pollination strategies in neotropical savannas and forests. Plant Systematics and Evolution 152: 29-45.
- Gottsberger, G. (1999) Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. Plant species biology. 14:143–152.
- Hammer, O. (2013) Past (Natural History Museum, University of Oslo).
- Henderson, A. (1986) A review of pollination studies in the Palmae. Botanical Review. 52: 221–259.
- Joly, L. (2010) Una nueva especie de *Cyclocephala* Dejean de Perú, con la redescipción de *C. spilopyga* Erichson, 1847 y *C. pygidiata* Dupuis, 1999 (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae, Cyclocephalini). Entomotropica 25(3): 133-148.

- Kronborg, M., Grández, C., Ferreira, E., Balslev, H. (2008) *Aphandra natalia* (Arecaceae) – a little known source of piassaba fibers from the western Amazon. *Revista Peruana de biología*. v.15 supl. 1.
- Lanes, E., Motoike, S., Kuki, K., Nick, C., Freitas, R. (2014) Molecular Characterization and Population Structure of the Macaw Palm, *Acrocomia aculeata* (Arecaceae), *Ex Situ* Germplasm Collection Using Microsatellites Markers. *Journal of heredity*. Vol. 106, issue 1.
- Lescano, C., Oliveira, I., Silva, L., Baldivia D., Sanjinez E., Arruda, E., Moraes, I., Lima, F. (2015) *Nutrients content, characterization* and oil extraction from *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. fruits. Vol. 9(3) pp. 113-119
- Maia, A., Schlindwein, C., Navarro, D., Gibernau, M. (2010) Pollination of *Philodendron acutatum* (Araceae) in the Atlantic forest of Northeastern Brazil: A single scarab beetle species guarantees high fruit set. *International Journal Plant Sciences*, v.171, p.740–748.
- Moore, M. (2011) Disentangling the phenotypic variation and pollination biology of the *Cyclocephala sexpunctata* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). Thesis for the degree of Master of Science. Department of Biological Sciences, Wichita State University, 180 p.
- Moore, M., Beza, C., Wickell, D., Beck, J., Jameson, M. (2015) Molecules, morphology and *Mimeoma* scarabs: evolutionary and taxonomic implications for a palm-associated scarab group. *Systematic Entomology*. 40, 891–900.
- Moore, M., y Jameson, M. (2013) Floral associations of Cyclocephaline scarab beetles. *Journal of Insect Science*, 13:100.
- Neita, J.C., Orozco, J.A. y Ratcliffe, B. (2006) Escarabajos (Scarabaeidae: Leurosticti) de la selva baja del bosque pluvial tropical «bp-t», Chocó, Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 22(2): 1-32.
- Nogueira, G., Rodrigues, S., y Tiago, E. (2013) Aspectos biológicos de *Cyclocephala tucumana* Brethes, 1904 e *Cyclocephala melanocephala* (Fabricius, 1775) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biota neotropica*. vol.13 no.1



- Núñez, L. A., y J. C. Neita. (2009) Rol de los escarabajos Cyclocephalini (Dynastinae: Scarabaeidae) en la polinización de palmas silvestres en Colombia [pp. 16–17]. In: Memorias VIII Reunión Latinoamericana de Escarabaeidología (Coleoptera: Scarabaeoidea) (V. Hernández-Ortiz, C. Deloya, and P. R. Castillo, editors). Instituto de Ecología.
- Núñez, L., A. (2014) Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. Tesis Doctoral en Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 348 p
- Núñez, L., A., Bernal, R., y Knudsen, J., T. (2005). Diurnal palm pollination by mystropinebeetles: is it weather related?. *Plant systematics and evolution* 254:149-171
- Oliveira, H., N., y Ávila, C., J. (2011) Occurrence of *Cyclocephala forsteri* on *Acronomia aculeata*. *Pesquisa Agropecuária Tropical*. 41(2):293–295.
- Pardo, L., González, J., Pérez, C., Yepes, F., Fernández, C., (2012) Escarabajos de importancia agrícola (Coleoptera: Melolonthidae) en la región Caribe colombiana: registros y propuestas de manejo. *Boletín del Museo Entomológico Francisco Luis Gallejo*, 4, pp. 7–23.
- Pardo, L., Montoya, J., Schoonhoven, A., Morón M. (2005) Riqueza del complejo chisa (Coleoptera: Melolonthidae) en cuatro agroecosistemas del Cauca, Colombia. Artículo derivado - Tesis MSC Biología y Capítulo del libro “Estudios sobre coleópteros del suelo en América” Universidad Autónoma de Puebla.
- Pardo, L., Morón, M., Montoya, J., Yepes, F., Pérez, C., y Galeano, P. (2007) Escarabajos (Coleoptera: Melolonthidae) de importancia agrícola en Colombia: aproximación a los complejos regionales fisiográficos. Memorias Diplomado en Biología, Ecología y Taxonomía de Scarabaeoidea. Taller Editorial. Universidad del Valle. Cali-Colombia. Pp: 10-33.
- Pardo, L., Ramírez, B., Villota, H., Villanueva, O., Bahamón, W. (2011) Ensamblaje de escarabajos Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados con pasturas en el departamento del Caquetá y su posible relación con la salubridad edáfica. *Acta agronómica*. vol.60 no.3

- Patiño, L. (2004) *Reconocimiento de especies del complejo chisa* (Coleoptera-Melolonthidae) asociados a los cultivos de *yuca* y pasto en el municipio de Pereira y alrededores. Tesis de grado. Universidad de Caldas.
- Paulino, H. (2014) Polinização e biologia reprodutiva de araticum-liso (*Annona coriácea* Mart: Annonaceae) em uma área de cerrado paulista: implicações para fruticultura. *Revista Brasileira de fruticultura*. v. 36, edição especial, e., p. 132-140
- Perfetti, D. (2012). Dos especies amenazan la biodiversidad y cultivos. Sección ecología. UN periódico No 154.
- Potter, D., Powell, A., Spicer, P., Williams, D. (1996) Cultural practices affect root-feeding white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) in turfgrass. *Journal of economic entomology*, v.89, p.156–164.
- Puker, A., Rodrigues, S., Tiago, R., Santos, W. (2009) Espécies de Scarabaeidae fitófagos (Insecta: Coleoptera) associadas ao sistema radicular de *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae). *Biota Neotropical*, vol. 9, no. 3.
- R Development CoreTeam (2014). The R Foundation for Statistical Computing. Version 3.0.3. ISBN 3-900051-07-0.
- Ratcliffe, 2008 (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), with a Checklist of *Cyclocephala* Dejean Species Occurring in Colombia. *The Coleopterists Bulletin*, 70(3): 645–653.
- Ratcliffe, B. (2003) The Dynastine Scarab beetles of Costa Rica and Panama. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* Volume: 16
- Ratcliffe, B., Ocampo, F. (2002) Review of the genus *Hylamorpha* arrow (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Anoplognathini: Brachysternina). *The Coleopterists Bulletin*, 56(3):367–378.
- Ratcliffe, B., y Cave, R. (2002) New species of *Cyclocephala* from Honduras and El Salvador. *The Coleopterists Bulletin*, 56(1):152–157.

- Ratcliffe, B., y Cave, R. (2006) The Dynastinae scarab beetles of Honduras, Nicaragua and El Salvador (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Bulletin of the University of Nebraska state museum*, 21: 1-424.
- Restrepo, H., Morón, M.A., Vallejo, F., Pardo, L. y López, A. (2003) Catálogo de Coleoptera Melolonthidae (Scarabaeidae “Pleurosticti”) de Colombia. *Folia Entomológica Mexicana* 42(2): 239-263.
- Santos, V., Ávila, C., Portela, A., Ribeiro, J. (2007) Ocorrência e aspectos biológicos de *Cyclocephala forsteri* Endrodi, 1963 (Coleoptera: Scarabaeidae) no Estado de Mato Grosso do Sul. Artigo em Anais de Congresso / Nota Técnica.
- Seymour, R., Craig, R., Gibernau, M. (2009) Endothermy of Dynastine scarab beetles (*Cyclocephala colasi*) associated with pollination biology of a thermogenic arum lily (*Philodendron solimoesense*). *Journal of experimental biology*, 212: 2960-2968; doi: 10.1242
- Sistema de información sobre biodiversidad Colombia-SIB (2015) *Acrocomia aculeata* (Jacq.). Lodd. ex Mart. Catálogo Biodiversidad Colombiana.
- Souza, T., Maia, A., Albuquerque, C., Iannuzzi, L. (2015) Biology and management of the masked chafer *Cyclocephala distincta* Burmeister (Melolonthidae, Dynastinae, Cyclocephalini). *Revista Brasileira de entomología*. vol.59 no.1
- Stechauner, R., y Pardo, L., C. (2010) Redescrición de inmaduros, ciclo de vida, distribución e importancia agrícola de *Cyclocephala lunulata* Burmeister (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae) en Colombia. *El boletín científico del centro de museos de historia natural*. 14:203–220.
- Taylor, G., y Moir, M. (2009) In threat of co-extinction: two new species of *Acizzia* Heslop-Harrison (Hemiptera: Psyllidae) from vulnerable species of *Acacia* and *Pultenaea*. *Zootaxa* 2249:20–32.
- Turlure, C., Radchuk, V., Baguette, M., Meijrink, M., Burg, A., y Vries, M., W. (2013) Plant quality and local adaptation undermine relocation in a bog specialist butterfly. *Ecology and Evolution*. 3:244–254.

- Villegas, N., Gailgl, A., y Vallejo, L. (2008) El complejo chisa (Coleoptera: Melolonthidae) asociado a cebolla y pasto en Risaralda, Revista Colombiana de Entomología. Vol.34.1
- Wang, Y., Ma, Ji., Xinfang, M. (2015) Development of a nondestructive method for sexing live adult *Sternoplax souvorowiana* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Insect Science*. (2015) 15(1): 52.
- Zanella, M., Jasos, E., y Borsato, A. (2012) Utilidades da bocaiúva (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart) sob o olhar da comunidade urbana de Corumbá, Cadernos de Agroecologia 7(2).
- Zardón, A. (2016) La palma corajo, un recurso natural para la producción sostenible de aceite. Cultivos Tropicales. vol.37 no.4

## V. CONCLUSIONES GENERALES

La presente tesis tuvo como objetivo principal dilucidar el efecto de *Cyclocephala* sobre *Acrocomia aculeata*, siendo los resultados de este trabajo información importante para comprender esta asociación. De forma general concluimos que:

- El género *Cyclocephala* está presente continuamente en las inflorescencias de *A. aculeata*, visitando esta palma en altas abundancias.
- El primer día de floración (Fase femenina) es el momento de mayor abundancia de las especies de *Cyclocephala*, disminuyendo paulatinamente durante la Fase masculina de la palma.
- *Cyclocephala* no cumple una función como polinizador eficiente en *A. aculeata*, transportando cantidades deficientes de polen, y por el contrario presentando comportamiento florívoro.
- El efecto de la florivoría en *A. aculeata* por las especies de *Cyclocephala*, es indudable, destruyendo masivamente tejidos florales y evitando una producción de frutos eficiente.
- De igual forma, la destrucción de las estructuras florales y su posterior efecto en la producción de frutos, va a depender directamente de las abundancias y de la fase floral en la que se presenten estos insectos. Siendo la fase femenina (el primer día) momento donde el daño aumenta, puesto que las flores aún no han sido polinizadas.
- El comportamiento y ciclo de vida de *Cyclocephala forsteri* es dependiente a las fases florales de la palma, estando estrechamente relacionado a la alimentación y la copula, los cuales se llevan a cabo en las inflorescencias, la oviposición y desarrollo larvario, que transcurren en el sustrato de *A. aculeata*.
- *C. forsteri* presenta especificidad y es dependiente de *A. aculeata*, reportándose en Colombia únicamente en dicha palma, prefiriendo desarrollar su ciclo de vida completo allí y dependiendo sus estructuras para alimentarse.
- El patrón de pigmentación dorsal de *C. forsteri* consta de 17 morfotipos, donde los patrones maculares más equilibrados fueron los más representativos, mientras los altamente o escasamente melanizados, y los ampliamente manchados se presentaron con poca frecuencia.
- Se evidenció una clara diferencia entre los patrones de pigmentación presentados entre machos y hembras, siendo los machos los que tuvieron mayor cantidad de pigmentos y variantes, existiendo un posible caso de dimorfismo sexual.

Cabe resaltar que la grave afectación que causa *Cyclocephala* sobre la eficiencia reproductiva de *A. aculeata* puede ser catalogada como un comportamiento de plaga, siendo estos resultados una alerta para los cultivos de grandes extensiones que se están programando realizar para esta palma, puesto que puede generar grandes pérdidas y graves problemas de producción.

Se sugiere iniciar planes de seguimiento, registro y manejo de las especies de *Cyclocephala* a lo largo de la distribución y cultivos de *A. aculeata*, para evitar y controlar correctamente la presencia de estos insectos en la palma.