Universidad de La Salle
Ciencia Unisalle

Biología | Escuela de Ciencias Básicas y Aplicadas

2021

Variación espacial de la estructura de la comunidad de gorgojos Curculionidae Coleoptera asociados a inflorescencias de Mauritia flexuosa Arecaceae en la Orinoquía colombiana

Nathalia Reina Vivas
Universidad de La Salle, Bogotá, nreina09@unisalle.edu.co

Juan Felipe Bravo Gomez
Universidad de La Salle, Bogotá, jbravo18@unisalle.edu.co

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

Citación recomendada

Reina Vivas, N., & Bravo Gomez, J. F. (2021). Variación espacial de la estructura de la comunidad de gorgojos Curculionidae Coleoptera asociados a inflorescencias de Mauritia flexuosa Arecaceae en la Orinoquía colombiana. Retrieved from https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia/109

This Trabajo de grado - Pregrado is brought to you for free and open access by the Escuela de Ciencias Básicas y Aplicadas 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.

VARIACIÓN ESPACIAL DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE GORGOJOS (CURCULIONIDAE COLEOPTERA) ASOCIADOS A INFLORESCENCIAS DE *Mauritia flexuosa* (ARECACEAE) EN LA ORINOQUIA COLOMBIANA

NATHALIA REINA VIVAS

JUAN FELIPE BRAVO GÓMEZ

UNIVERSIDAD DE LA SALLE

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BÁSICAS

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

BOGOTA D.C.

2021

VARIACIÓN ESPACIAL DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE GORGOJOS (CURCULIONIDAE COLEOPTERA) ASOCIADOS A INFLORESCENCIAS DE *Mauritia flexuosa* (ARECACEAE) EN ORINOQUIA COLOMBIANA

NATHALIA REINA VIVAS

JUAN FELIPE BRAVO GÓMEZ

TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR POR TÍTULO DE BIÓLOGO

TUTOR: LUIS ALBERTO NÚÑEZ AVELLANEDA

UNIVERSIDAD DE LA SALLE

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BÁSICAS

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

BOGOTA D.C.

2021

TABLA DE CONTENIDO

	TITULO	PÁGINA
	AGRADECIMIENTOS……	4
	LISTA DE FIGURAS……...	5
	LISTA DE TABLAS……	6
	RESUMEN……...	7
	ABSTRACT…….	9
	OBJETIVOS…….	11
1.	INTRODUCCIÓN……	12
2.	MATERIALES Y MÉTODOS…….	16
3.	RESULTADOS……	24
3.1.	COMPOSICIÓN……..	24
3.2.	ABUNDANCIA……...	31
3.3.	RIQUEZA…….	34
3.4.	DIVERSIDAD……..	36
4.	DISCUSIÓN DE RESULTADOS……	41
5.	CONCLUSIONES……	50
6.	REFERENCIAS……...	51

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a aquellas personas e instituciones que nos facilitaron y nos ayudaron con la realización del trabajo de grado y en especial:

- A Dios por permitirnos cumplir nuestras metas.
- A la Universidad de La Salle por brindarnos la oportunidad de usar las instalaciones, disponer de todo lo necesario y por el apoyo que nos ofrecieron durante la realización de este trabajo.
- A Luis Alberto Núñez por acompañarnos en el proceso, por la orientación, las sugerencias, el conocimiento y los consejos que permiten que se entregue este trabajo.
- A Sara Rodríguez y Maicol Granados por facilitarnos el equipo y ayudarnos con el uso de los laboratorios de la Universidad.
- A nuestros padres por el apoyo constante tanto emocional como económico a lo largo de toda la carrera y en especial en la realización de este trabajo final, donde siempre dieron ánimos y se comprometieron junto con nosotros en toda la carrera.
- A nuestros amigos, Diana Carolina Cubillos, Freyman Camilo Abril, Juan Sebastián Quintero, María Alejandra Carvajal, Federico Franco y Diego Joaquín Rugeles por su ayuda y consejo con muchos aspectos del trabajo, además del aliento constante en la realización del trabajo de grado y durante toda la carrera, siendo un impulso para cumplir nuestras metas.

LISTA DE FIGURAS

PÁGINA

Figura 1.	Ubicación geográfica del área de estudio. Zonas de muestreo en el departamento de Casanare, Colombia.	17
Figura 2.	Comparación de la representatividad de las subfamilias de las cinco comunidades de gorgojos asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa.* **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.	26
Figura 3.	Comparación de la representatividad de los géneros de las cinco comunidades de gorgojos asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa*. **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.	27
Figura 4.	**Figura 4.** Gorgojos representantes de cada subfamilia y las especies más abundantes de todas las localidades. **A.** *Celetes* sp.3 **B.** *Parisoschoenus* sp.1 **C.** Cryptorhynchinae Gn.1, sp.1. **D.** *Mauritinus seferi.* **E.** *Phytotribus* sp.3. **F.** *Celetes* sp.2. **G.** *Phyllotropx* sp.1. **H.** *Celetes* sp.1 **I.** *Phytotribus* sp.1.	28
Figura 5.	Red bipartita de la variación espacial de las especies de gorgojos a partir de la presencia/ausencia. Los nodos de color negro representan las poblaciones de *M. flexuosa,* y los nodos de color gris representan cada especie de gorgojo.	30
Figura 6.	Curva rango-abundancia para la comunidad de gorgojos asociados a las inflorescencias de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare. **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.	32
Figura 7.	**A.** Abundancias totales de los gorgojos para las cinco poblaciones de *M. flexuosa*. **B.** Media de las abundancias de gorgojos con error estándar para las cinco poblaciones de *M. flexuosa*, descritas como: **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.	33
Figura 8.	Curva de acumulación de especies para la comunidad de gorgojos asociados a las inflorescencias de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare. **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.	36
Figura 9.	Dendrograma de similitud basado en el índice de Jaccard. **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.	40
Figura 10.	Escalamiento multidimensional no métrico (NMSD) para la comunidad de gorgojos asociados a las inflorescencias de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare.	41

LISTA DE TABLAS

PÁGINA

Tabla 1.	Composición y abundancia de gorgojos (Curculionidae) asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa*. Se presenta la abundancia media por especie y la desviación estándar, junto con su categoría de abundancia. Categorías de abundancias descritas como: *** Muy abundantes (>201), ** Abundantes (200-101), * Raras (11-100), + Esporádicas (1-10) y - Ausentes (0).	24
Tabla 2.	Índices cuantitativos y cualitativos de la red de interacción entre los gorgojos y las poblaciones de *M. flexuosa*.	31
Tabla 3.	Índices de diversidad α para la comunidad de gorgojos asociados a las inflorescencias de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare frente a los índices de Shannon y Equitatividad.	38
Tabla 4.	Índices de diversidad β para la comunidad de gorgojos asociados a las inflorescencias de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare frente al índice Whittaker, Wilson-Shmida y Mourelle.	38
Tabla 5.	Comparación de trabajos donde reportan a una asociación de curculiónidos y Arecaceae en Suramérica. Nº= Número de palmas evaluadas.	40

RESUMEN

La estructura (composición, riqueza, abundancia y diversidad) de una comunidad se encuentra en constante cambio tanto espacial como temporalmente debido a diferentes factores como la disponibilidad de recursos, interacciones entre especies y cambios ambientales. Es por esto que se propuso analizar la variación espacial en la estructura de la comunidad de gorgojos (Curculionidae) que visitan las inflorescencias de cinco poblaciones naturales de la palma de moriche (*Mauritia flexuosa)* en el departamento de Casanare, Colombia. Se colectaron los gorgojos presentes en las inflorescencias de la palma, para posteriormente, en el laboratorio, realizar la identificación hasta el menor nivel taxonómico posible por medio de claves taxonómicas. Luego de esto, se estimó la abundancia relativa a partir del conteo de los gorgojos de cada especie y se realizó una curva rango-abundancia. Para determinar la riqueza se construyó una curva de acumulación de especies. La diversidad Alfa fue evaluada mediante los índices de Shannon, Dominancia y Equitatividad, y para diversidad Beta, se emplearon los índices de Whittaker, Wilson-Shmida y Mourelle, un análisis multidimensional no métrico (NMDS) y un clúster de similaridad. Se registraron 16 especies de gorgojos pertenecientes a las subfamilias Derelominae, Baridinae, Cryptorhynchinae y Rhynchonphorinae, de las cuales 10 especies son compartidas por todas las poblaciones de *M. flexuosa*. Las especies *Phytotribus* sp.3, *Celetes* sp.2, *Mauritinus seferi*, *Phyllotropx* sp.1, *Celetes* sp.1, fueron los gorgojos más abundantes en las cinco comunidades con un promedio de 350±48 (rango 275-408, n=5). La población de *M. flexuosa* que mayor riqueza presentó fue Monterrey con 16 especies, siendo la subfamilia Derelominae y el género *Celetes* los que más especies presentaron. Además, la red de interacción muestra un total de 67 enlaces de 80 posibles, lo cual significa que el 83.7% de los gorgojos se encontraron en todas las poblaciones de *M. flexuosa*. Para la diversidad

alfa los tres índices obtuvieron un p>0.05 a lo largo de las poblaciones de *M. flexuosa*. En la diversidad beta, los índices Whittaker, Wilson-Shmida y Mourelle mostraron los mismos valores, y la similaridad determinó que las comunidades de gorgojos se parecen entre ellas en al menos un 74%. En base a la similitud de los resultados en la composición, riqueza, abundancia y diversidad, se concluye que hay una baja variación espacial en la comunidad de gorgojos asociados a inflorescencias de *M. flexuosa*. Lo cual puede ser explicado por la fuerte dependencia y especificidad que muchos gorgojos de la comunidad presentan con la palma, demostrando un mutualismo donde la palma recibe el beneficio de la polinización y los gorgojos un recurso tanto de refugio como de alimento para realizar su ciclo de vida.

Palabras clave: Estructura, similitud, especificidad, morichales, asociación.

ABSTRACT

The structure (composition, richness, abundance and diversity) of a community is constantly changing both spatially and temporally due to different factors such as the availability of resources, interactions between species and environmental changes. Therefore, it was proposed to analyze the spatial variation in the structure of the community of weevils (Curculionidae) that visit the inflorescences of five natural populations of the moriche palm (*Mauritia flexuosa*) in the Casanare department, Colombia. The weevils present in the inflorescences of the palm were collected, for later, in the laboratory, to carry out the identification to the lowest possible taxonomic level by means of taxonomic keys. After this, the relative abundance was estimated from the count of the weevils of each species and a range-abundance curve was made. To determine the richness, a species accumulation curve was constructed. Alpha diversity was evaluated using the Shannon, Dominance and Equity indices, and for Beta diversity, the Whittaker, Wilson-Shmida and Mourelle indices, a non-metric multidimensional analysis (NMDS) and a similarity cluster were used. Sixteen species of weevils belonging to the subfamilies Derelominae, Baridinae, Cryptorhynchinae and Rhynchonphorinae were recorded, of which 10 species are shared by all populations of *M. flexuosa*. The species *Phytotribus* sp.3, *Celetes* sp.2, *Mauritinus seferi*, *Phyllotropx* sp.1, *Celetes* sp.1, were the most abundant weevils in the five communities with an average of 350 ± 48 (range 275-408, n=5). The population of *M. flexuosa* that presented the highest richness was Monterrey with 16 species, being the subfamily Derelominae and the genus *Celetes* the ones that presented the most species. Furthermore, the interaction network shows a total of 67 out of 80 possible links, which means that 83.7% of the weevils were found in all *M. flexuosa* populations. For the alpha diversity, the three indices obtained a $p > 0.05$ throughout the populations of *M. flexuosa*. In beta diversity, the Whittaker, Wilson-Shmida and Mourelle

indices showed the same values, and the similarity determined that the weevil communities resemble each other by at least 74%. Based on the similarity of the results in composition, richness, abundance and diversity, it is concluded that there is a low spatial variation in the community of weevils associated with inflorescences of *M. flexuosa*. This can be explained by the strong dependence and specificity that many of the community weevils present with the palm, demonstrating a mutualism where the palm receives the benefit of pollination and the weevils a source of both refuge and food to carry out their lifecycle.

Key words: Structure, similarity, specificity, morichales, association

OBJETIVOS

General

- Analizar la variación espacial en la estructura de la comunidad de gorgojos (Curculionidae) asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa* en cinco poblaciones del departamento de Casanare.

Específicos

- Analizar cómo cambia espacialmente la composición de las comunidades de gorgojos (Curculionidae) asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa* en cinco poblaciones del departamento de Casanare.
- Evaluar la variación de la riqueza de especies de las comunidades de gorgojos (Curculionidae) asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa* en cinco poblaciones del departamento de Casanare.
- Comparar las abundancias de las comunidades de gorgojos (Curculionidae) asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa* en cinco poblaciones del departamento de Casanare.
- Evaluar los cambios en la diversidad de las comunidades de gorgojos (Curculionidae) asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa* en cinco poblaciones del departamento de Casanare.

INTRODUCCIÓN

Los morichales son conocidos por ser ecosistemas inundables determinados por la presencia de *Mauritia flexuosa* (Familia Arecaceae) como planta representativa y dominante (Junk, 2016). En Colombia se encuentran en la región Amazónica y en la Orinoquía, aunque su distribución se extiende por Venezuela, Brasil, Perú y Bolivia (Virapongse *et al*., 2017). Tienen la capacidad de mantener depósitos acuíferos a lo largo del año y durante las temporadas secas, un servicio ecosistémico hidrológico que, junto al recurso alimenticio, microambientes de refugio y corredores biológicos (Franz, 2005; Guerrero *et al*., 2018) permite una gran diversidad de fauna silvestre (Zamora *et al*., 2016).

Mauritia flexuosa es una palmera dioica que presenta grandes y coloridas inflorescencias que atraen a diversos visitantes florales y en mayor medida a sus polinizadores, especialmente a insectos (González, 2013). Luego de ser polinizadas da paso a cientos de frutos, los cuales al madurar se convierten en una fuente importante de alimento para la fauna silvestre y comunidades humanas (Brightsmith y Bravo, 2006; Galeano y Bernal, 2010). Esta palma se encuentra amenazada no solo porque el hombre practica la cosecha de su fruto mediante el derribamiento de las palmas, sino también por cambios ambientales y efectos que ponen en riesgo la regeneración y supervivencia de la misma (Zamora *et al*., 2016). Estos eventos podrían además provocar la pérdida de la diversidad de organismos que se encuentran asociados y dependen de ella, como los gorgojos (Coleóptera: Curculionidae), que gracias a la palma consiguen los recursos de alimentación y refugio que esta ofrece (Guerrero *et al*., 2018 y Núñez y Carreño, 2013).

La familia Curculionidae, conocidos también como picudos o gorgojos, es una familia de las más diversas del orden Coleóptera con 62.000 especies aproximadamente, se encuentran principalmente relacionados con las plantas, siendo estos polinizadores y/o depredadores de frutos y semillas (Núñez *et al*., 2015). En estudios ecológicos, se ha registrado interacciones entre comunidades de gorgojos y diferentes especies de palmeras (Arecaceae) como *Syagrus* sp. (Guerrero, 2015), *Attalea phalerata* (Battirola *et al*., 2014), *Oenocarpus* sp. (Núñez y Rojas, 2008 y Núñez *et al*., 2015) y *Mauritia flexuosa* (Núñez y Carreño, 2013).

Debido a interacciones como estas, sumado a cambios ambientales, perturbaciones antropogénicas y la disponibilidad de recursos, se considera que las comunidades biológicas se encuentran en constante renovación, (Rodríguez *et al.,* 2013). Esta renovación se evalúa mediante la estructura de una comunidad, ya que se observa la organización por medio de los atributos que la determinan, siendo estos el número de especies (riqueza), la proporción de individuos con respecto al total de la comunidad (abundancia relativa), la diversidad específica y las especies que se encuentran en mayor proporción (Dominancia) (Guerrero, 2017).

Las comunidades están en continuo cambio espacial y temporal debido a procesos históricos, cambios ambientales, composición, alteraciones en la estructura de las comunidades, disponibilidad de recursos e interacciones entre especies (Nogués, 2003; Thorpe *et al.,* 2007). Estas variaciones en la composición, abundancia y riqueza son los caracteres más importantes para medir la especificidad, o por el contrario la generalidad en un sistema (Núñez *et al.,* 2015). Es por esto que las investigaciones con estos enfoques describen la heterogeneidad espacial y el comportamiento de los individuos que la

conforman (Zepeda *et al*., 2017; Sackmann, 2006; Maestre *et al.*, 2008; Maciel *et al.*, 2015; Amat, 2007).

Se ha encontrado una notable variación temporal de coleópteros en diferentes ecosistemas (mesohábitat), siendo reportada por Escobar y Chacón (2000), García (2014), Rangel y Martínez (2017), y Rangel *et al.*, (2018) donde describen una alta riqueza y abundancia en temporadas de lluvias que, en temporadas secas, mostrando relaciones entre la estructura y factores ambientales como temperatura, humedad, y precipitaciones. Espacialmente, determinaron una diferencia en la estructura de las comunidades comparando el hábitat donde se encuentran. Una mayor composición, riqueza y abundancia de especies se encuentran en hábitats con menor intervención antrópica y mayor cobertura vegetal, como fragmentos de bosque; hábitats como cultivos o potreros muestran menores valores en estos mismos tres aspectos.

En escalas espaciales más pequeñas, es decir, en microhábitats (cm^2-m^2), la variación espacial y temporal puede ser distinta a la que se puede encontrar en un mesohábitat (<10.000 km^2) debido a las diferencias microclimáticas que pueden encontrarse entre ellos (Delfín-Alfonso *et al.*, 2013; Smith y Smith, 2007). Por ejemplo, Battirola *et al.*, (2007) en Brasil, y Labarca y Narváez (2009) en Venezuela, hicieron un muestreo de visitantes florales en inflorescencias (microhábitats) de *Attalea phalerata* y *Elaeis guineensis* (Arecaceae) encontrando una variación temporal marcada en la estructura de comunidades de visitantes florales entre los periodos de sequía y de lluvias, siendo este último, el que más abundancia y riqueza de estos organismos presenta. Sin embargo, Guerrero *et al.*, (2018) encontraron una baja variación temporal de comunidades de gorgojos asociados a inflorescencias de *Syagrus sancona* (Arecaceae), que, a pesar de ser

un grupo más específico, se evidencia la existencia de una asociación entre la palmera y los gorgojos al no presentar ausencia o aumento de los organismos en diferentes periodos de tiempo (Guerrero *et al.*, 2018; Núñez *et al.*, 2015).

Con respecto a la variación espacial, Carreño (2008) evalúa la especialización entre gorgojos y 13 palmas diferentes, y Rocha (2009) comparó curculiónidos en inflorescencias de *Euterpe longebracteata* (Arecaceae) en dos poblaciones de *M. flexuosa*, donde muestran en sus investigaciones una baja variación espacial en la estructura de las comunidades de visitantes florales y polinizadores asociados a palmas. Estos resultados pueden ser explicados por la presencia de un grupo conocido como "habitantes" los cuales en su estructura no varían espacialmente entre las comunidades porque se encuentran relacionados estrechamente con la palma, en una simbiosis que habilita como recurso el hospedaje en la palma para que los organismos realicen su ciclo de vida en algunos estadios o completo en ella. Sin embargo, existe otro grupo denominado "visitantes", aquellos que tienen como único objetivo llegar a la palma para obtener un recurso alimenticio (Guerrero, 2015; Núñez y Carreño 2013; Guerrero *et al*., 2018).

Debido a que se conoce poco de la variación espacial en inflorescencias de palmas neotropicales, este estudio plantea saber si las poblaciones aisladas de *M. flexuosa* presentan repercusiones sobre la composición, riqueza, abundancia y diversidad en la comunidad de gorgojos asociada a esta. Por esta razón se plantea como objetivo de estudio analizar la variación espacial de la estructura de la comunidad de gorgojos asociados a *Mauritia flexuosa* en morichales de la Orinoquia Colombiana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en cinco poblaciones naturales de *Mauritia flexuosa* del departamento de Casanare, Colombia: Palomas en el municipio de Agua azul, Paz de Ariporo en el municipio de Támara, Morichal en el municipio de Yopal, Tauramena en el municipio de Tauramena y Monterrey en el municipio de Monterrey. El departamento de Casanare está situado al oriente del país; cuenta con una superficie de 4.640 km^2 lo que representa el 3.91% de la región nacional (IGAC 2009). La temperatura promedio es de 29°C y el promedio de las precipitaciones es de 1453 mm anuales, con un régimen de lluvias bimodal que va de diciembre a marzo y de abril a noviembre (Núñez y Carreño, 2013).

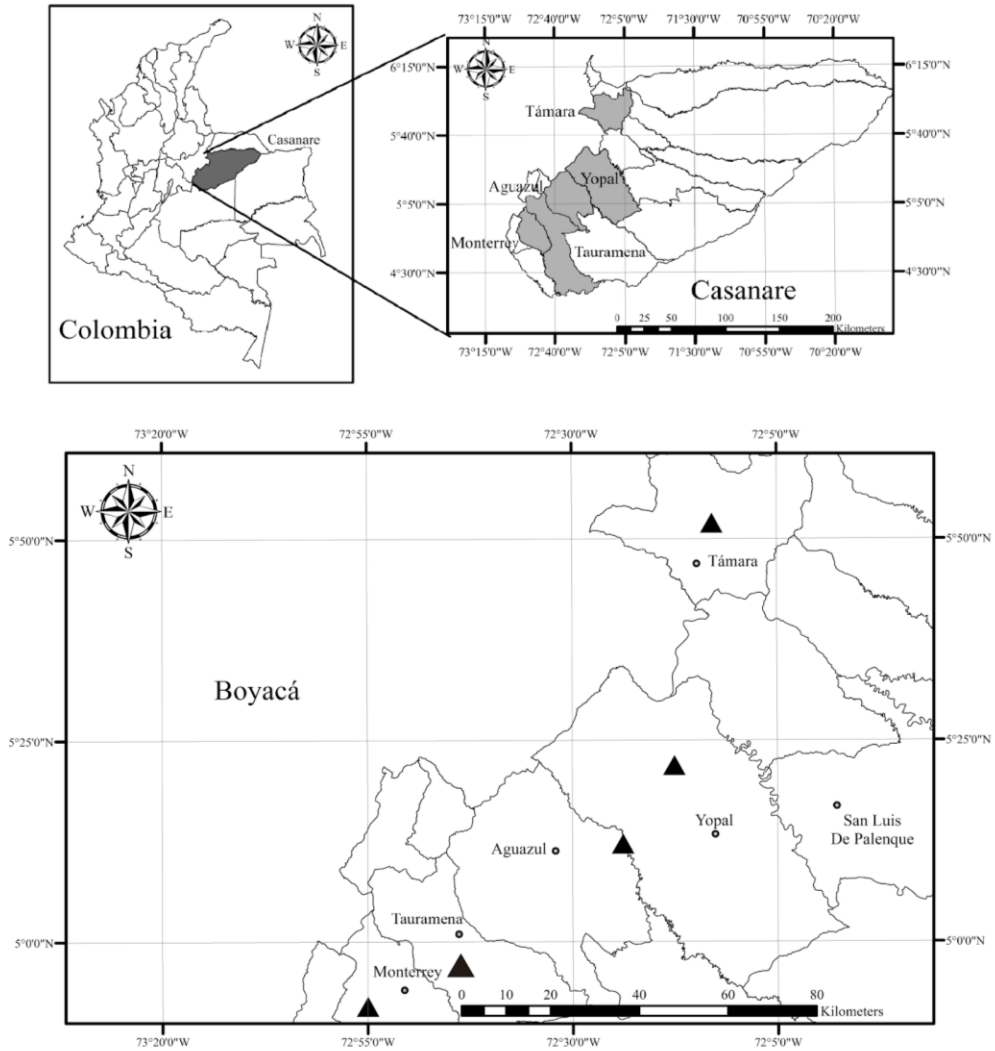

Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio. Zonas de muestreo en el departamento de Casanare, Colombia.

Especies de estudio

Mauritia flexuosa (palma de moriche)

Es una planta dioica que pertenece a la familia Arecaceae y a la subfamilia Calamoideae, tiene una altura que oscila entre los 20 y 40 metros de altura. Presenta un tallo erecto de 45 cm de diámetro aproximadamente y finaliza con una corona de hojas dispuestas en espiral, las cuales variarán según la edad y la altura de la planta; una vez la palma alcanza la madurez sexual, las hojas continuarán incrementándose hasta llegar al máximo de 20 a 25 hojas (Trujillo *et al*., 2011; González, 2016). La vaina, la parte más basal de la hoja,

cubre el tallo y generalmente abre en dirección opuesta al pecíolo debido al tamaño del tallo (González, 2013).

Las inflorescencias pueden presentar hasta 3000 flores y alcanzar un tamaño de 150 cm de largo. Las flores masculinas poseen una longitud promedio de 3,2 cm, mientras que las femeninas tiene una longitud promedio de 2,4 cm, un cáliz campanulado y estigma sésil. El botón floral es verde, y cuando la flor se desarrolla se enmarca un color naranja profundo (Núñez y Carreño 2013; González 2013).

El fruto es tipo drupa, con una longitud de 5 cm, de color rojizo y un diámetro de 4 cm (Borchsenius 1998). Está constituido por un exocarpio con escamas imbricadas fuertemente unidas, el mesocarpio es color naranja y con espesor variable, la semilla presenta una forma subglobosa con un endospermo homogéneo (Trujillo *et al*., 2011). El número de frutos está relacionado con la edad de la planta y la altura, siendo esta una relación positiva (Gonzáles 2016). Por otro lado, se ha demostrado que la semilla ocupa aproximadamente un 50% del fruto tanto en peso como en tamaño (Guerrera *et al*., 2011).

Gorgojos (Coleóptera, Curculionidae)

También conocidos como picudos, los gorgojos son caracterizados por la presencia de un rostro alargado, con un aparato bucal masticador, y piezas bucales situadas en el ápice, además de contar con antenas geniculadas, muchas especies presentándolas en el denominado “pico” (Anderson, 2002). Son organismos que pueden variar en tamaño, desde 0.5 milímetros hasta superar los 90 milímetros (Núñez *et al.*, 2018).

En su mayoría son fitófagos estrictos (tanto en su fase adulta como en su fase de larva) de numerosas especies de plantas, lo que les permite expandir su distribución a diferentes ecosistemas terrestres y de agua dulce (Anderson, 2002). Por este hecho, muchas especies de esta familia de coleópteros son considerados plagas para plantas tanto ornamentales como especies forestales y agrícolas (Anderson, 2002); sin embargo, también se ha observado la participación de estos gorgojos en la polinización de diferentes familias de plantas como Magnoliaceae, Cyclanthaceae, Araceae e incluso Arecaceae (Carreño, 2008).

Fase experimental

Para analizar la variación espacial de la estructura de la comunidad de la familia Curculionidae se realizaron colectas de los visitantes florales de cinco muestras por población *M. flexuosa*, donde cada muestra corresponde a todos los visitantes florales de una palma de *M. flexuosa*. El proceso de colecta de los visitantes florales inició con la escalada en las palmas de moriche hasta las inflorescencias, por medio de un equipo de ascenso (Núñez y Carreño 2013). Una vez en ellas, se procedió a amarrarlas con una bolsa de plástico transparente de 2 x 1m, y luego se cortaron de la palma, para así capturar todos los visitantes que se encontraban dentro de la inflorescencia. Ya en el suelo, se agito la bolsa para que los visitantes florales cayeran en ella, se le agrego alcohol para sacrificarlos y por último se extrajo la inflorescencia ya sin ningún organismo en ella.

Para la identificación de los gorgojos, se realizó la separación de las morfoespecies por medio de un estereoscopio Leica ZOOM 2000, donde los organismos que pertenecieran a la familia Curculionidae fueron separados de los que no pertenecieran a ella. Una vez separados los gorgojos, se preservaron en alcohol al 70% en recipientes de vidrio.

Análisis de datos

Composición

Para analizar los cambios en la composición de especies de gorgojos, primero se obtuvo la composición individual, la cual se determinó realizando una separación de los gorgojos en morfoespecies, según caracteres físicos observables a través del estereoscopio: color, forma del cuerpo, tamaño total, tamaño del pico, tamaño de las extremidades, y la presencia o ausencia de apéndices externos. Posteriormente se realizó la identificación de las morfoespecies mediante las claves taxonómicas de identificación de Sepúlveda *et al.* (2009), Medina y Lopera (2002), Prena (2001, 2003, 2005, 2012), Marvandi (2005), Barbosa y Valente (2003), Anderson (2002), Franz (2005) y Marvaldi y Lanteri (2005) pasando desde subfamilia, tribu, luego género y si era posible, especie.

Por medio del programa SmartDraw® se realizó una figura con algunos de los ejemplares y se construyó una tabla con la información taxonómica de todos los gorgojos, donde es posible comparar la presencia o la ausencia de los gorgojos en cada población de *M. flexuosa*; además con el programa GraphPad Prism® 5 se realizaron las gráficas de comparación de especies de subfamilias y géneros de los gorgojos, donde se contrastan los grupos taxonómicos entre las poblaciones de *M. flexuosa* para determinar cómo varían espacialmente en la composición.

Además, se realizó el análisis de asociación de las especies de gorgojos con las poblaciones de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare mediante la elaboración de una red de interacción en el programa R X64 versión 4.0.3. Para ello se creó una matriz (GxP) entre la comunidad de gorgojos (G) y las diferentes poblaciones de *M. flexuosa*

(P), donde se calcularon índices cuantitativos y cualitativos de la red de interacción, entre los cuales se distingue el índice H2, el cual permite determinar el grado de especialidad de la red, y la conectancia, que determina el número de enlaces entre los nodos (Blüthgen *et al.*, 2006). Estos dos índices, junto con toda la red, permiten determinar la diferencia espacial entre los gorgojos de las poblaciones de la palma de las cinco localidades.

Riqueza

Para determinar la riqueza de los gorgojos asociados a inflorescencias de la palma *M. flexuosa*, se cuantificó el número de especies encontradas y se construyó una curva de acumulación utilizando el programa EstimateS® 9.10 mediante los estimadores no paramétricos ACE, Chao 1 y Jacknife 1 (Colwell 2005). La curva de acumulación de especies junto a los estimadores se graficó mediante el software GraphPad Prism® 5. Los estimadores obtenidos en el software son simulaciones basados en la cuantificación de especies raras, permitiendo que la curva de acumulación de especies proporcione información sobre el esfuerzo mínimo de muestreo, por medio de incorporar la mayoría de las especies presente en una comunidad (Rocha, 2009). Esto nos permitió hacer una comparación entre las especies observadas y los resultados obtenidos por los estimadores para cada población de la palma y conocer la variación espacial.

Abundancia

Se realizó el conteo de individuos de cada especie por cada una de las comunidades de gorgojos, y se le llamó abundancia relativa. Estas abundancias relativas se sumaron entre todas las especies, para así determinar la abundancia total relativa. Las abundancias de los gorgojos se organizaron en una tabla con sus respectivos valores de desviación

estándar y la categoría de abundancias: Muy abundantes (>201), abundantes (200-101), raras (11-100), esporádicas (1- 10) y ausentes (0).

Las abundancias relativas fueron utilizadas para realizar una curva de rango-abundancia conocida como curva de Whittaker (Magurran, 1988), en el software GraphPad Prism® 5. Cada curva se colocó en una misma gráfica para poder ser comparadas entre ellas. Por último, junto a la curva de rango-abundancia, en el mismo programa, se realizó una gráfica de medias de las abundancias de gorgojos de las cinco poblaciones para posteriormente ser comparadas entre sí, y determinar la presencia de diferencias significativas por medio de un ANOVA en el programa R X64 versión 4.0.3.

Diversidad Alfa

Para determinar los cambios en la diversidad se utilizaron los datos de riqueza y abundancia, y se ejecutó un análisis de diversidad Alfa, que comprende la diversidad que hay en cada una de las poblaciones de *M. flexuosa* (Parra, 2012). Se utilizaron los índices de Shannon (H'), Dominancia (D) y Equitatividad (J), para estimar la diversidad específica en la comunidad de gorgojos y conocer el grado de igualdad o por el contrario la variación en la distribución de las especies. Posteriormente se realizó una tabla con los valores encontrados y un ANOVA con el programa R X64 para comprobar la diferencia.

Diversidad Beta

La comunidad de gorgojos fue evaluada por medio del análisis de diversidad Beta, que corresponde al cambio en la composición de especies entre las cinco poblaciones de *M. flexuosa* (Parra 2012). Para esto se emplearon los índices de Whittaker, Wilson-Shmida y Mourelle, y se construyó una tabla con los valores encontrados, la cual permite

comparar la comunidad de gorgojos en las poblaciones de la palma. Los índices tanto de la diversidad Alfa como Beta se llevaron a cabo por medio del Software PAST® versión 2.17.

Adicionalmente, para determinar la variación espacial de las comunidades de gorgojos entre las poblaciones de *M. flexuosa*, se realizó una prueba de similitud ANOSIM y un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMSD) basados en una matriz de abundancias relativas de los gorgojos con el índice Bray-Curtis. Además, se realizó un clúster de similitud para comparar la distancia las poblaciones de *M. flexuosa*, esta vez utilizando el índice de Jaccard basados en una matriz de presencia-ausencia.

La prueba de similitud ANOSIM evalúa la similitud no paramétrica de una vía. Sirve para conocer si existen diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones de *M. flexuosa*, por medio del valor R. Todos estos análisis se desarrollaron en el programa PAST® versión 2.17 (Clarke y Gorley 2001).

El escalamiento multidimensional (NMDS) genera una figura donde los datos a comparar (en este caso las poblaciones de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare) son agrupadas o distanciadas de acuerdo con el grado de similitud que presentan entre ellos.

El dendrograma de similaridad permite observar por medio de una figura, la distancia (en porcentaje) entre los gorgojos de las cinco poblaciones de la palma, agrupándolos de manera que los que son más similares entre ellos, están más cercanos.

RESULTADOS

COMPOSICIÓN

De los gorgojos del presente estudio, dos pudieron ser identificados hasta la categoría de especies, 12 hasta género, uno hasta tribu y uno no pudo ser identificado más allá de la categoría de subfamilia, para un total de 16 especies de gorgojos para las cinco poblaciones de *M. flexuosa* (Tabla 1). Espacialmente no se determinaron cambios importantes en la composición de especies de gorgojos entre las cinco comunidades analizadas. Se registraron las mismas subfamilias de gorgojos para las cinco poblaciones de *M. flexuosa*: Derelominae, Baridinae, Cryptorhynchinae y Rhynchonphorinae, a excepción de Cryptorhynchinae, la cual estuvo ausente en la localidad de Tauramena.

Tabla 1. Composición y abundancia de gorgojos (Curculionidae) asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa*. Se presenta la abundancia media por especie y la desviación estándar, junto con su categoría de abundancia. Categorías de abundancias descritas como: *** Muy abundantes (>201), ** Abundantes (200-101), * Raras (11-100), + Esporádicas (1- 10) y - Ausentes (0).

Taxonomía	Palomas	Paz de Ariporo	Morichal	Tauramena	Monterrey
Derelominae					
Celetes sp.1	193±82(**)	327±52(***)	334±59(***)	100±175(*)	421±146(***)
Celetes sp.2	555±187(***)	595±227(***)	295±73(***)	179±189(*)	217±151(***)
Celetes sp.3	23±0(*)	0±23(-)	18±5(*)	38±15(*)	34±11(*)
Celetes sp.4	0±2(-)	0±2(-)	0±2(-)	3±1(+)	5±3(+)
Celetes sp.5	0±8(-)	0±8(-)	5±3(+)	18±10(*)	18±10(*)
Derelomini Gn.1, sp.1	37±71(*)	138±30(**)	113±5(**)	56±52(*)	194±86(**)
Grasidius sp.1	10±2(+)	7±1(+)	1±7(+)	1±7(+)	20±12(*)
Grasidius sp.2	0±3(-)	0±3(-)	0±3(-)	0±3(-)	14±11(*)
Phyllotropx sp.1	441±97(***)	501±157(***)	462±118(***)	109±235(**)	205±139(***)
Phytotribus sp.1	349±261(***)	35±53(*)	9±79(+)	23±65(*)	23±65(*)
Phytotribus sp.2	14±21(*)	42±7(*)	35±0(*)	65±30(*)	21±14(*)
Phytotribus sp.3	268±140(***)	331±77(***)	760±352(***)	248±160(***)	431±23(***)

Baridinae					
Parisoschoenus expositus	17±13(*)	1±3(+)	2±2(+)	0±4(-)	0±4(-)
Parisoschoenus sp.1	191±106(**)	102±17(**)	48±37(*)	22±63(*)	62±23(*)
Cryptorhynchinae					
Cryptorhynchinae Gn1, sp.1	41±25(*)	17±1(*)	19±3(*)	0±16(-)	3±13(+)
Rhynchonphorinae					
Mauritinus seferi	32±322(*)	683±329(***)	223±131(***)	255±99(***)	579±225(***)

Al comparar entre las comunidades de gorgojos, la subfamilia Derelominae fue la más representativa con al menos el 67% de los gorgojos. Cryptorhynchinae y Rhynchonphorinae fueron las menos representativas, teniendo solamente entre el 6% y el 8% de los gorgojos en cada una de las poblaciones de *M. flexuosa* (Ver figura 2).

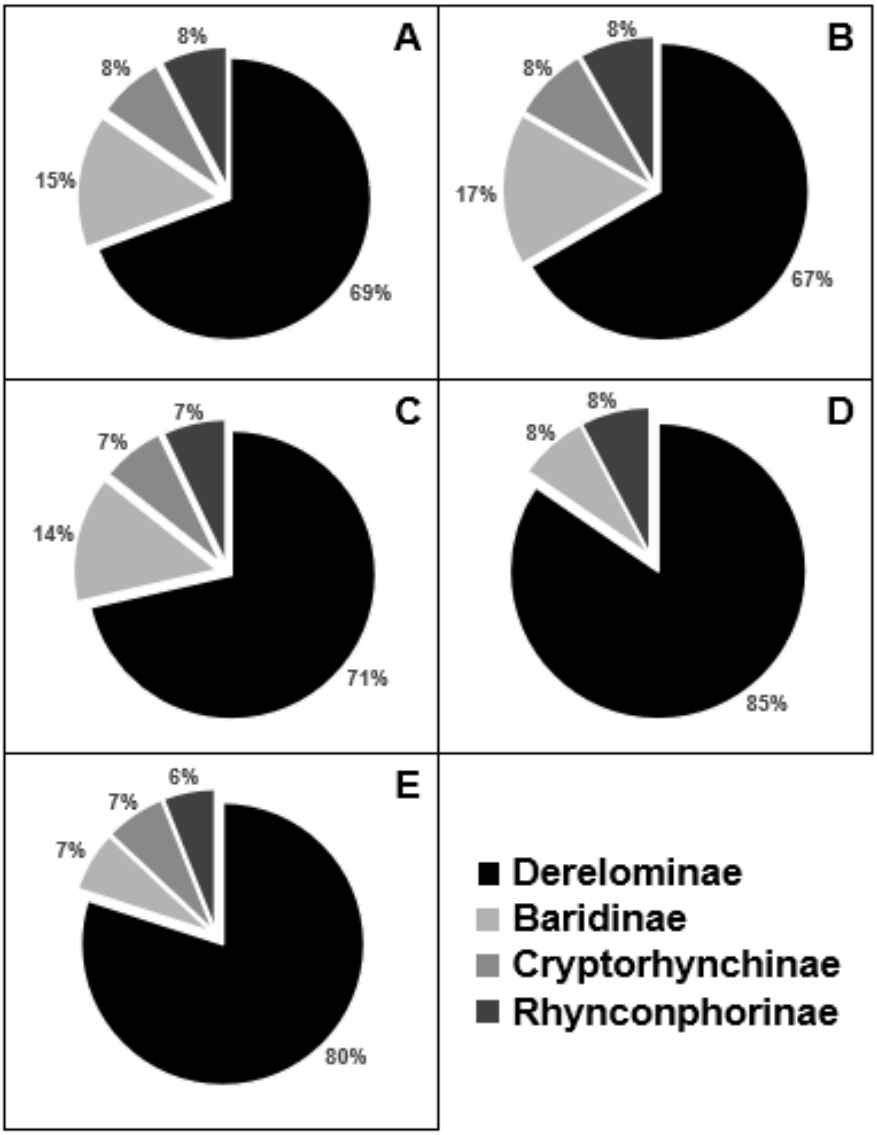

Figura 2. Comparación de la representatividad de las subfamilias de las cinco comunidades de gorgojos asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa.* **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.

De igual manera, para los géneros, se encontró al menos a un representante por cada género de gorgojos de cada subfamilia, a excepción de Cryptorhynchinae Gn.1 de la subfamilia Cryptorhynchinae, el cual se encontró ausente en Tauramena, como ya se había mencionado anteriormente. Los géneros *Celetes* y *Phytotribus* son los más representativos, con un porcentaje entre el 42% y el 61% de las especies para cada población de *M. flexuosa*, como se puede observar en la figura 3. Géneros como

Mauritinus, Derelomini Gn.1, Cryptorhynchinae Gn.1, y *Phyllotropx*, tuvieron una representatividad no mayor al 9%, indicando que solo se encontró a una especie por cada uno de estos géneros en cada una de las poblaciones.

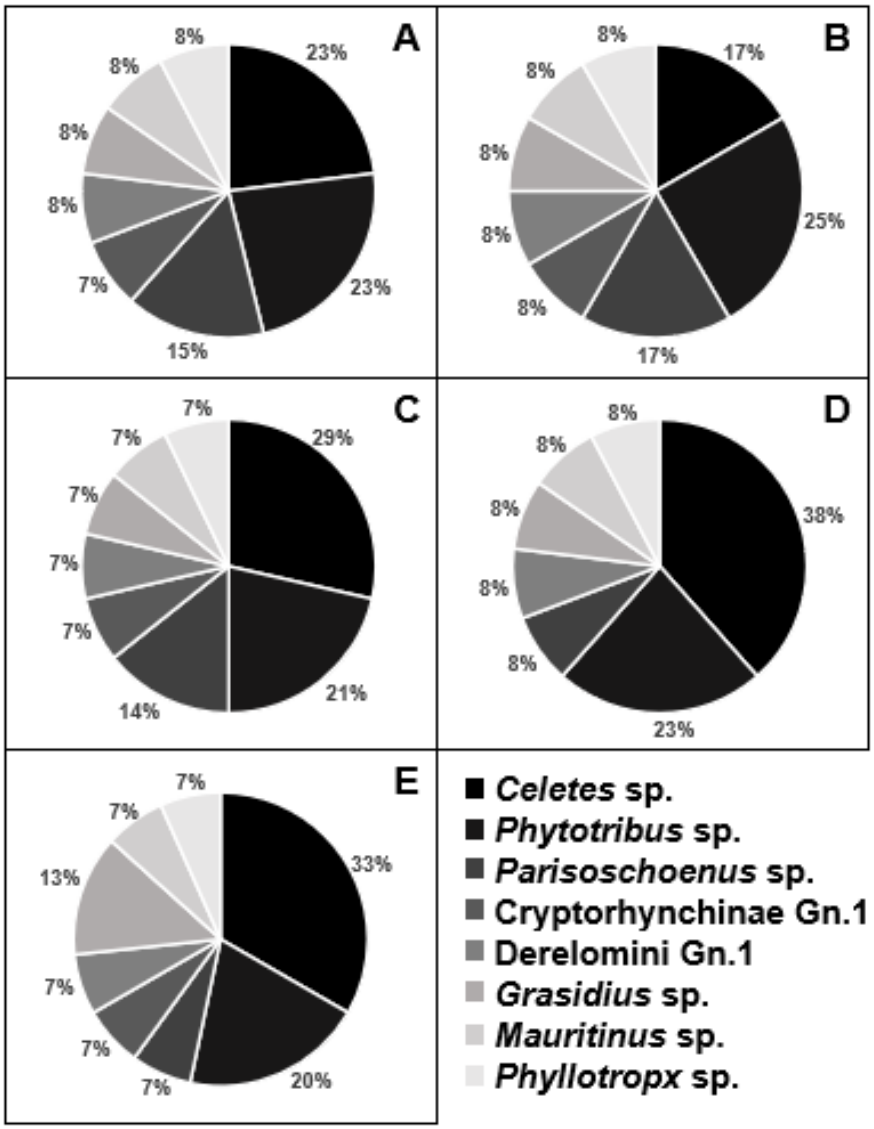

Figura 3. Comparación de la representatividad de los géneros de las cinco comunidades de gorgojos asociados a las inflorescencias de *Mauritia flexuosa*. **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.

De las 16 especies registradas en el estudio, 10 de ellas: Derelomini Gn.1, sp.1, *Celetes* sp.1, *Celetes* sp.2, *Grasidius* sp.1, *Mauritinus seferi*, *Parisoschoenus* sp.1, *Phyllotropx* sp.1, *Phytotribus* sp.1, *Phytotribus* sp.2 y *Phytotribus* sp.3 (algunas pueden verse en la

figura 4), fueron las que se encontraron presentes en todas las poblaciones de *M. flexuosa* (ver tabla 1). Por el contrario, *Grasidius* sp.2 fue la única especie registrada en este estudio exclusiva para la población de la palma de Monterrey.

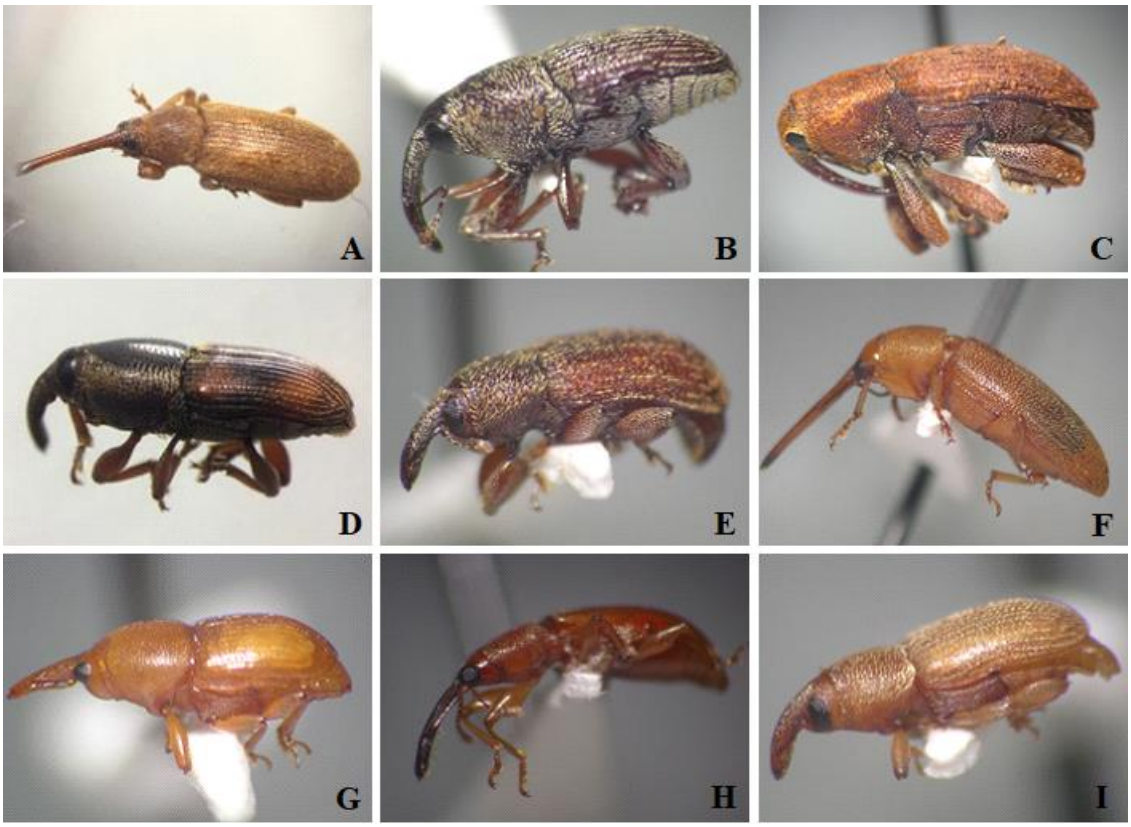

Figura 4. Gorgojos representantes de cada subfamilia y las especies más abundantes de todas las localidades. **A.** *Celetes* sp.3 **B.** *Parisoschoenus* sp.1 **C.** Cryptorhynchinae Gn.1, sp.1. **D.** *Mauritinus seferi.* **E.** *Phytotribus* sp.3. **F.** *Celetes* sp.2. **G.** *Phyllotropx* sp.1. **H.** *Celetes* sp.1 **I.** *Phytotribus* sp.1.

+Todas las especies registradas de la subfamilia Derelominae pertenecen a la tribu Derelomini para un total de 12 especies, distribuidas en cinco géneros: *Celetes* sp., Derelomini Gn.1, *Grasidius* sp., *Phyllotropx* sp. y *Phytotribus* sp., como se puede observar en la tabla 1. De estos géneros, *Celetes* sp. y *Phytotribus* sp. son los que cuentan con más especies, teniendo cinco especies y tres especies respectivamente.

En la red bipartita (figura 5), existe una fuerte asociación entre los gorgojos y la palma, dado que, a pesar de estar en diferentes poblaciones de *M. flexuosa*, las especies de

gorgojos y sus abundancias se siguen manteniendo constantes. Esto puede ser soportado por un valor de H2=0.09, significando una baja especialización de la red, lo cual indicaría que los gorgojos no se encuentran restringidos a poblaciones de *M. flexuosa* específicas, sino que pueden encontrarse en general en todas las poblaciones de la palma.

Los índices cualitativos y cuantitativos de la red bipartita (GxP) entre la comunidad de gorgojos (G) y las poblaciones de *Mauritia flexuosa* en las diferentes poblaciones de *M. flexuosa* (P) pueden ser observadas en la tabla 2, e indican que la mayoría de los gorgojos encontrados en este estudio se comparten en todas las poblaciones de *M. flexuosa*, es decir que es posible encontrar a los mismos gorgojos en las distintas poblaciones de *M. flexuosa*, esto basado en el índice de conectancia el cual tuvo un valor de 83.7% teniendo en cuenta que de 80 posibles enlaces, se presentaron 67 de ellos.

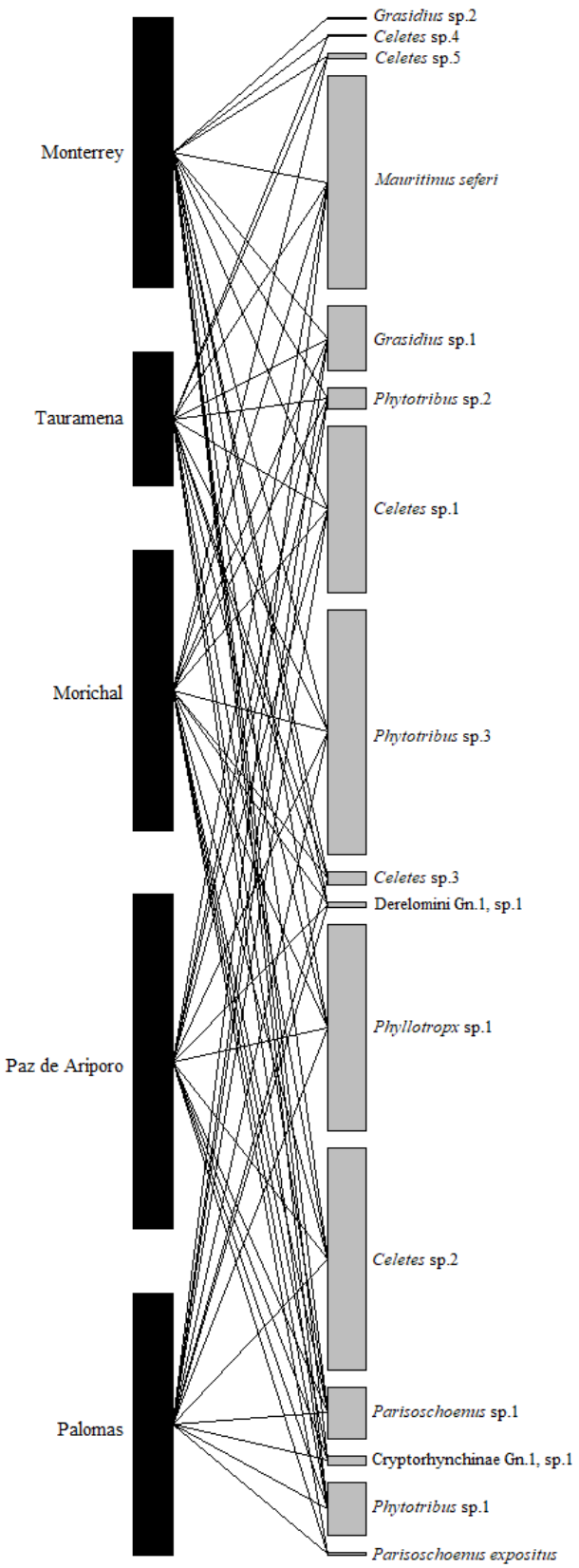

Figura 5. Red bipartita de la variación espacial de las especies de gorgojos a partir de la presencia/ausencia. Los nodos de color negro representan las poblaciones de *M. flexuosa*, y los nodos de color gris representan cada especie de gorgojo.

Tabla 2. Índices cuantitativos y cualitativos de la red de interacción entre los gorgojos y las poblaciones de *M. flexuosa*.

Índices	**Valores**
Número de especies de gorgojos (G)	16
Número de poblaciones de *M. flexuosa* (P)	5
Tamaño de matriz (GxP)	80
Número total de interacciones	67
Índices cualitativos (presencia/ausencia/interacciones)	
Conectancia	0.84
C-score gorgojos	0.47
C-score poblaciones de *M. flexuosa*	0.43
Grado de anidamiento	15.6
Peso de anidamiento	0.14
Índices cuantitativos	
Índice de diversidad (Shannon)	3.54
Índice de equitatividad interacciones (Alatalo)	0.78
H2	0.09
Fuerza de interacción asimétrica	0.16

ABUNDANCIA

Las abundancias de gorgojos de las cinco poblaciones de *M. flexuosa* presentan una misma distribución, donde es posible encontrar tres grupos de gorgojos definidos: el grupo de gorgojos con altas abundancias, con abundancias medias y con bajas abundancias (Figura 6). El grupo con altas abundancias se encuentra siempre encabezado por *Phytotribus* sp.3, el cual contó con un promedio de 408±275 (rango: 248-760, n=5) individuos por población de *M. flexuosa*, *Celetes* sp.2 con 368±235 (rango: 179-595, n=5) individuos, *Mauritinus seferi* con 354±221 (rango: 32-683, n=5) individuos, *Phyllotropx* sp.1 con 344±211 (rango: 109-501, n=5) individuos, y *Celetes* sp.1 con 275±142 (rango:

100-421, n=5) individuos a excepción de la población de Palomas, donde la especie *Mauritinus seferi* es reemplazada por *Phytotribus* sp.1 en el grupo de las más abundantes.

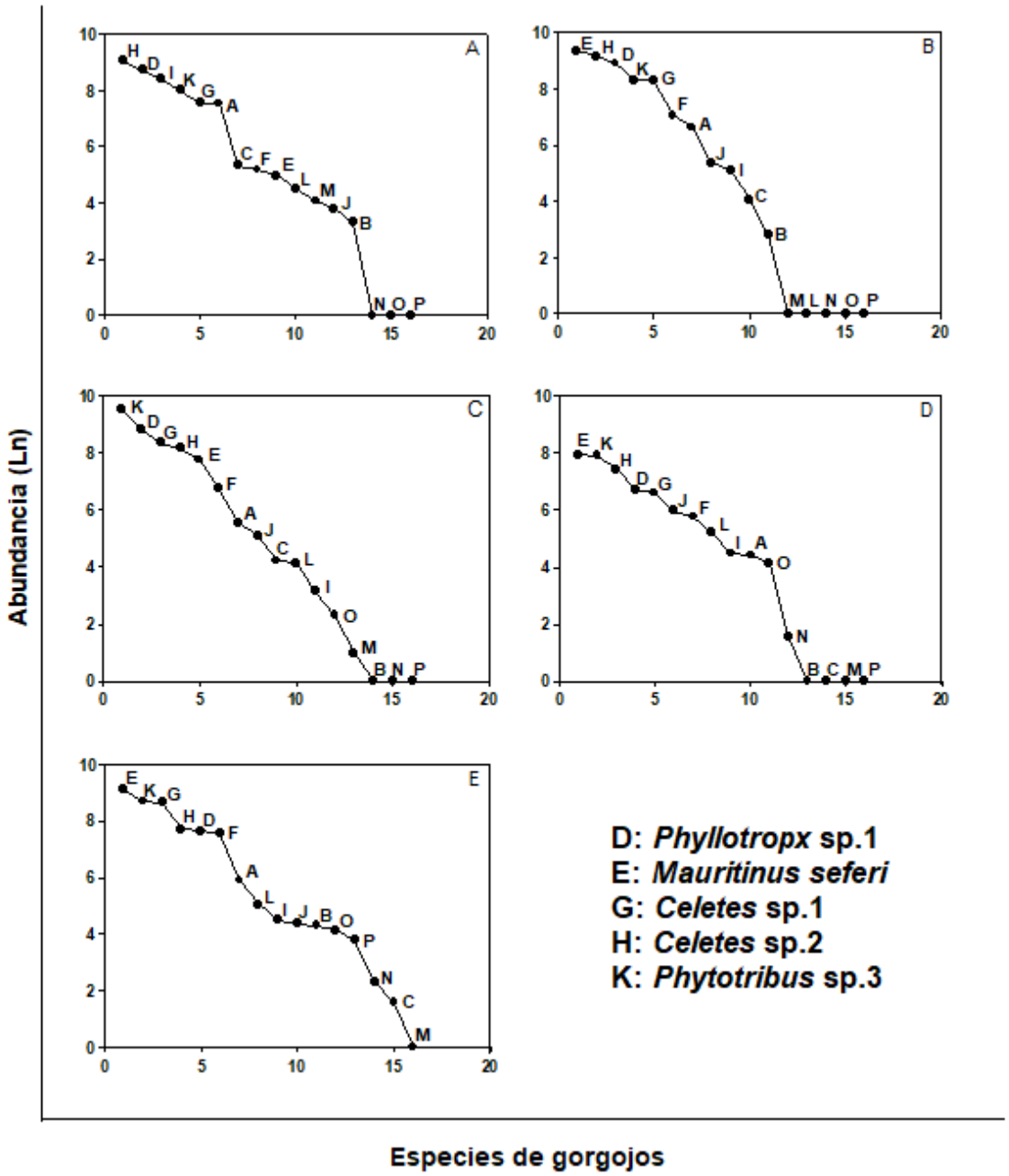

Figura 6. Curva rango-abundancia para la comunidad de gorgojos asociados a las inflorescencias de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare. **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.

El grupo con bajas abundancias se encuentra establecido por *Celetes* sp.4 con un promedio de 2±2 (rango: 0-5, n=5) individuos aproximadamente por población de *M.*

flexuosa, *Grasidius* sp.2 con 3±6 (rango: 0-14, n=5) individuos aproximadamente, *Parisoschoenus expositus* con 4±7 (rango: 0-17, n=5) individuos y *Celetes* sp.5 con 9±9 (rango: 0-18, n=5) individuos aproximadamente. Lo anterior, teniendo en cuenta que *Parisoschoenus expositus* y *Celetes* sp.5 se encontraron ausentes en dos poblaciones de *M. flexuosa*, *Celetes* sp.4 se encontró ausente en tres, y *Grasidius* sp.2 se halló presente tan solo en una de las cinco poblaciones de *M. flexuosa*.

La población de *M. flexuosa* que más abundancias de gorgojos presentó fue Paz de Ariporo con un total de 2779 gorgojos, seguido por Morichal y Monterrey con 2324 y 2247 respectivamente. La población de *M. flexuosa* que menos abundancias de gorgojos fue Tauramena con un total de 1117 organismos como se puede observar en la Figura 7.

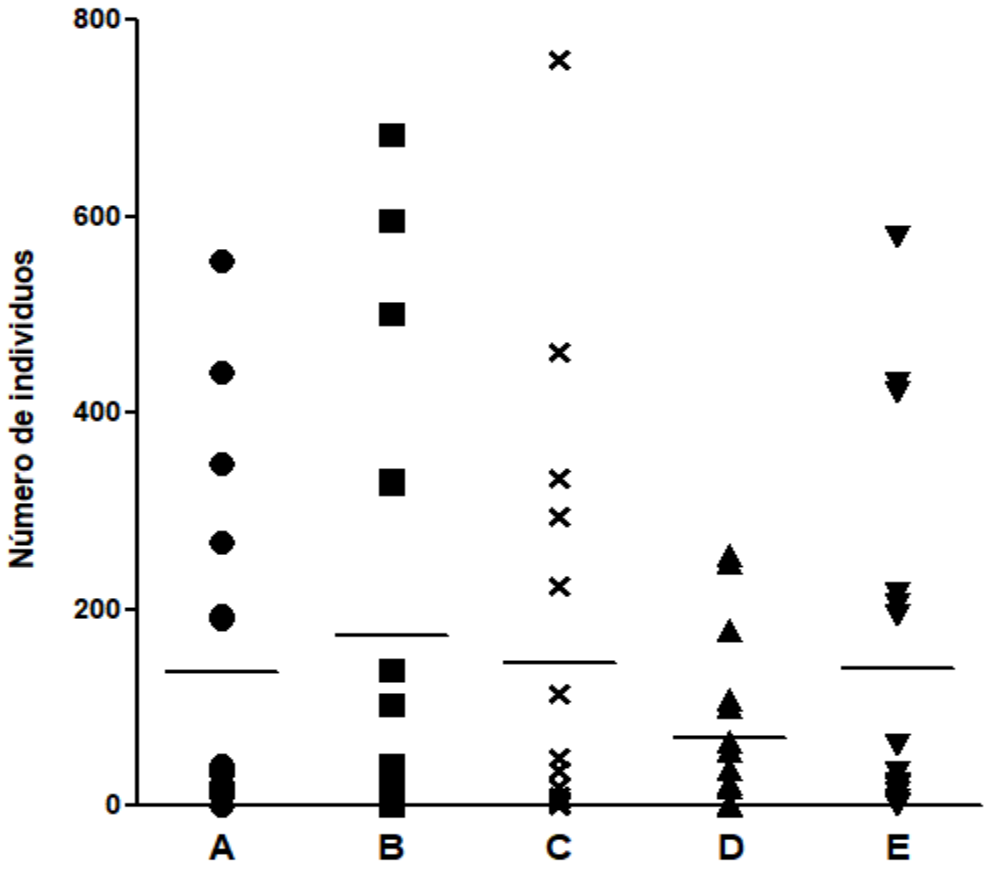

Figura 7. Media de las abundancias de gorgojos con error estándar para las cinco poblaciones de *M. flexuosa*, descritas como: **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.

Existe un patrón presente en las cinco poblaciones de *M. flexuosa*, donde es posible observar que en promedio sólo 5±1 (rango 4-6, n=5) de las especies por población presentan abundancias que son superiores al promedio de las abundancias de cada población, es decir que, entre 9 y 10 especies de gorgojos, por población de la palma, se encuentran por debajo del promedio de las abundancias, como se puede observar en la figura 7. La población de Palomas contó con un promedio de 136±179 (rango: 0-555, n=16) individuos, Paz de Ariporo contó con un promedio de 174±236 (rango: 0-386, n=16) individuos, 145±219 (rango: 0-760, n=16) individuos en la población de Morichal, 70±87 (rango: 0-255, n=16) individuos en la población de Tauramena, siendo el promedio más bajo, y, por último, 140±186 (rango: 0-579, n=16) individuos en la localidad de Monterrey.

A pesar del bajo número de individuos promedio en la población de Tauramena, se mantiene la constancia de unas pocas especies más abundantes que otras y no se registraron diferencias significativas en la abundancia de los gorgojos entre las poblaciones de *M. flexuosa* ($p>0.05$), lo cual apoya lo antes mencionado sobre la constancia de las abundancias a través de las poblaciones de *M. flexuosa*.

RIQUEZA

La población de *M. flexuosa* con mayor riqueza fue Monterrey, donde se registraron 16 especies (en esta población de *M. flexuosa* se encontró exclusividad de una de ellas), seguido Morichal con 15 especies, y, por último, Palomas, Paz de Ariporo y Tauramena con 14 especies. Para todas las poblaciones de *M. flexuosa* la tribu con mayor riqueza fue Derelomini, perteneciente a la subfamilia Derelominae, y los géneros que presentaron mayor riqueza fueron *Celetes* sp. y *Phytotribus* sp. con un total de 5 y 3 especies

respectivamente. Por el contrario, las subfamilias con menor riqueza fueron Cryptorhynchinae y Rhynchonphorinae, con una especie cada una.

Las cinco poblaciones de *M. flexuosa* evaluadas en el presente estudio muestran un comportamiento asintótico en la curva de acumulación de especies, donde los índices no paramétricos calculados superan o son iguales a los observados, a excepción del índice Jacknife 1, el cual se encuentra por encima de los observados. A pesar de estos cambios no se presentan diferencias significativas en la riqueza de gorgojos entre poblaciones de *M. flexuosa* ($p>0.05$), como se puede observar en la figura 8.

Palomas, obtuvo una eficiencia del 76,92% en los tres estimadores. Para Paz de Ariporo, la eficiencia frente al estimador ACE fue 61.53%, Chao 1 66.66% y Jacknife 1 62.11% (Figura 8-B). Para Morichal, todos los estimadores mostraron baja eficiencia, siendo ACE 33.71%, Chao1 35.71% y Jacknife 1 32.05% (Figura 8-C). Para Tauramena ACE fue de 49.61%, Chao 1 53.84% y Jacknife 1 con un 50.50%. Finalmente, para Monterrey, los estimadores ACE y Chao1 dieron la misma eficiencia 46.66% y Jack 1 44.13%. La eficiencia de muestreo más alta se reportó en la población de Palomas seguido por Paz de Ariporo, luego por Tauramena, Monterrey y por último Moriche siendo la más baja.

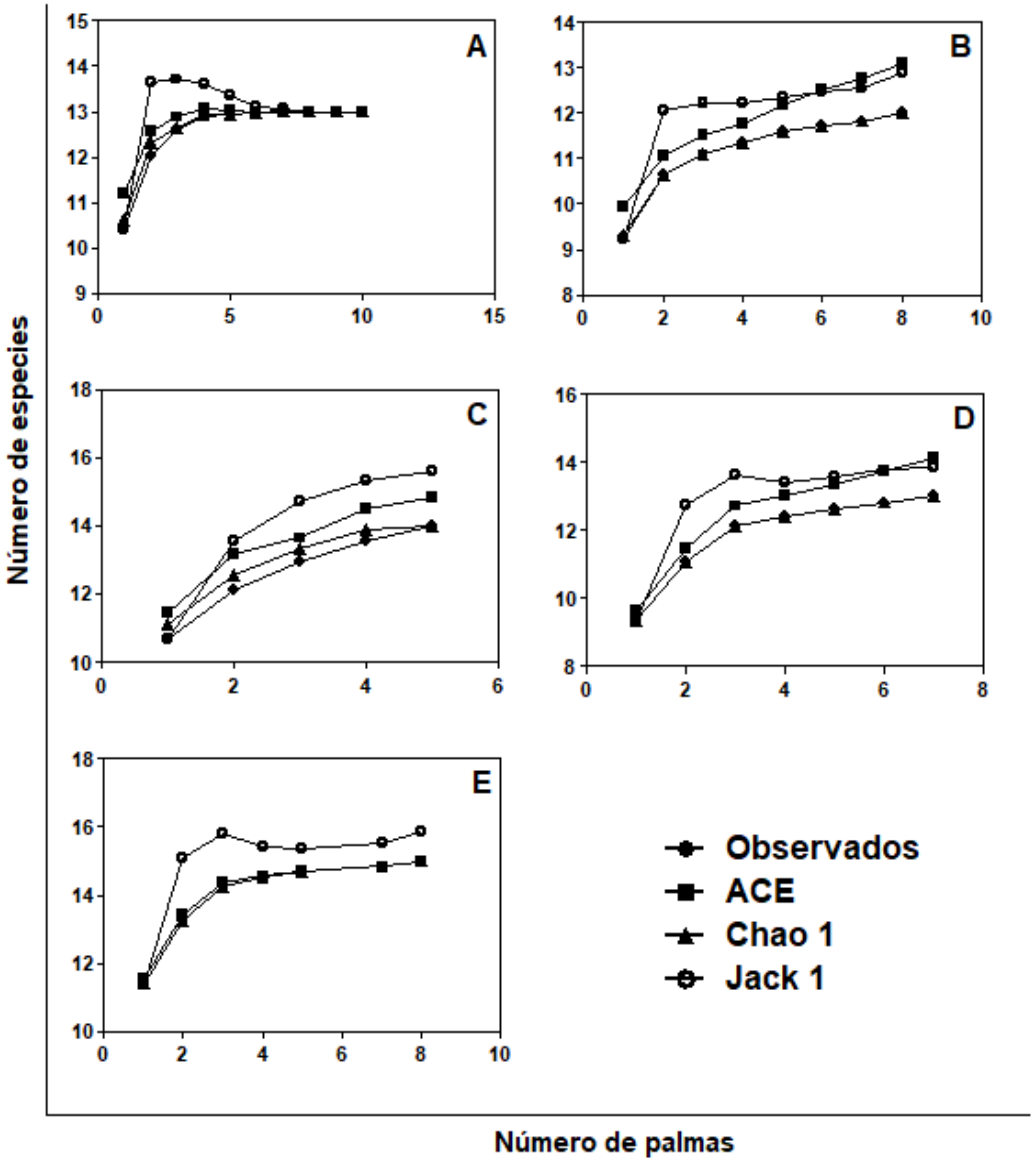

Figura 8. Curva de acumulación de especies para la comunidad de gorgojos asociados a las inflorescencias de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare. **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.

DIVERSIDAD

Diversidad Alfa

Según los índices de diversidad empleados se puede inferir que para el índice de Shannon (H'), las poblaciones de *M. flexuosa* de Palomas, Tauramena y Monterrey son las

poblaciones que tiene un valor alto de diversidad, ya que se encuentra en un rango entre 2 y 3, por el contrario, para Paz de Ariporo y Moriche ya que los valores son inferiores a 2, se considera que presentan una baja diversidad (tabla 3).

El índice de Dominancia (D) para las cinco poblaciones de *M. flexuosa* fue bajo, siendo este de 0.1, ya que los valores cercanos a 1 para este índice expresan la dominancia de una especie sobre las demás, y dado los valores, se confirma que no existe dominancia por parte de alguna especie, y que la comunidad de gorgojos en cada población de *M. flexuosa* es equilibrada en términos de diversidad. Esto también se evidencia con el índice de Equitatividad (J), donde todas las poblaciones de *M. flexuosa* mostraron un valor relativamente alto estando en un rango entre 0.7 y 0.8, demostrando que la abundancia de las especies de gorgojos es muy similar.

De acuerdo con los índices, se infiere que Tauramena es la población de *M. flexuosa* más diversa y equitativa, Morichal y Paz de Ariporo son las menos diversas, presentando baja equitatividad y el mayor índice de dominancia. Monterrey y Palomas muestran los valores más similares entre sí para los tres índices empleados (tabla 3). Pese a las diferencias antes mencionadas, no se encontraron diferencias significativas ($p>0.05$) en las poblaciones de *M. flexuosa* frente a la diversidad alfa, lo cual evidencia una consistencia en la estructura de la comunidad de gorgojos.

Tabla 3. Índices de diversidad α para la comunidad de gorgojos asociados a las inflorescencias de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare frente a los índices de Shannon y Equitatividad.

Índices	**Palomas**	**Paz de Ariporo**	**Morichal**	**Tauramena**	**Monterrey**

Shannon	2.004	1.927	1.864	2.084	2.023
Dominancia	0.162	0.170	0.195	0.152	0.164
Equitatividad	0.781	0.775	0.706	0.812	0.747

Diversidad Beta

Frente a la diversidad Beta los tres índices (Whittaker, Wilson-Shmida y Mourelle) mostraron la mismos valores, siendo estos bajos frente a los rangos en los que cada índice se distribuye (tabla 4), donde el índice de Whittaker indica que no hay un recambio de especies en las distintas poblaciones de *M. flexuosa*, el índice de Wilson-Shmida muestra una baja pérdida y ganancia de especies, y finalmente, el índice de Mourelle señala que no hay introducción de especies o efectos por parte de la fragmentación, es decir, no hay diferencias entre las poblaciones *M. flexuosa* en el departamento de Casanare.

Tabla 4. Índices de diversidad β para la comunidad de gorgojos asociados a las inflorescencias de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare frente al índice Whittaker, Wilson-Shmida y Mourelle.

	Palomas	**Paz de Ariporo**	**Morichal**	**Tauramena**	**Monterrey**
Palomas	0	0.04	0.037	0.153	0.142
Paz de Ariporo	0.04	0	0.076	0.2	0.185
Morichal	0.037	0.076	0	0.111	0.103
Tauramena	0.153	0.2	0.111	0	0.071
Monterrey	0.142	0.185	0.103	0.071	0

El dendrograma de similitud muestra que las poblaciones de *M. flexuosa* se encuentran separadas en dos grupos bien definidos y un pequeño subgrupo dentro del segundo grupo (Figura 9). El primer grupo se encuentra conformado por las poblaciones de *M. flexuosa* de Tauramena y Monterrey, el segundo grupo se encuentra conformado por las poblaciones de *M. flexuosa* de Morichal, Paz de Ariporo y Palomas. Ambos grupos son similares en un 74%, donde el primero cuenta con una similitud de 87% entre sus dos poblaciones, y en el segundo grupo, las poblaciones de Palomas y Morichal tienen una similitud entre ellos en un 93%, dejando separada a la población de Paz de Ariporo que tiene una similitud de 88% con respecto a estas dos últimas comunidades.

La prueba ANOSIM indicó la ausencia de diferencias significativas en cuanto a la similitud de los gorgojos entre las poblaciones de *M. flexuosa* ($P>0,05$), indicando una alta similitud entre las comunidades de gorgojos de las diferentes poblaciones de *M. flexuosa*. El estadístico R sugerido por el ANOSIM, el cual es entendido como una medida de similitud o distancia entre las poblaciones de *M. flexuosa*, indicó un valor bajo ($R=0,373$).

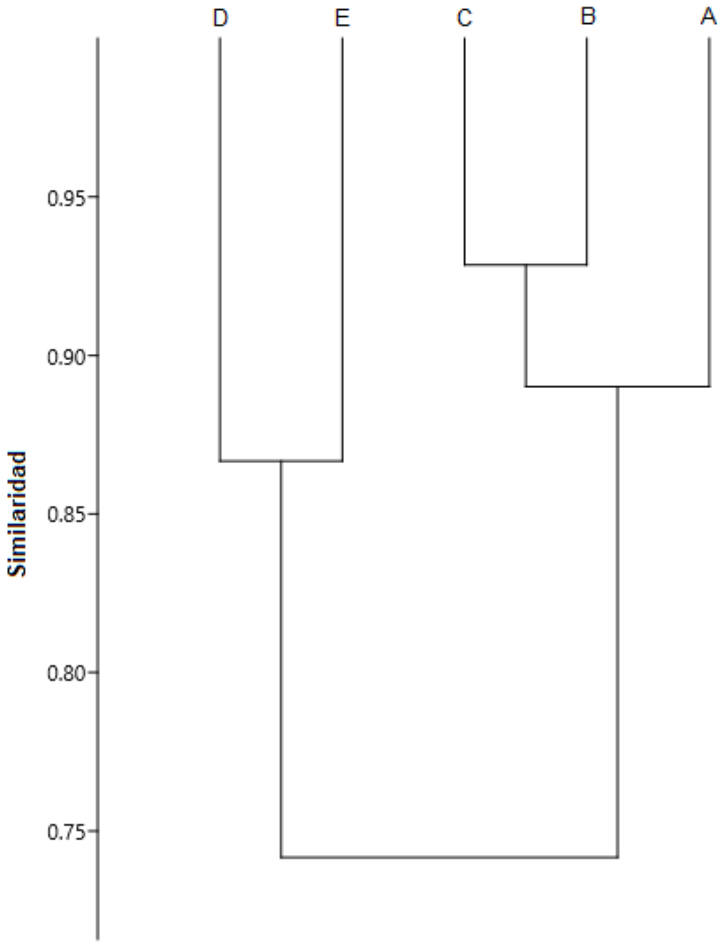

Figura 9. Dendrograma de similitud basado en el índice de Jaccard. **A.** Palomas. **B.** Paz de Ariporo. **C.** Morichal. **D.** Tauramena. **E.** Monterrey.

Los resultados obtenidos en la prueba de similitudes (ANOSIM) fueron corroborados con el escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS), el cual no mostró diferencias evidentes en la distancia de las poblaciones de *M. flexuosa*, debido a que puede observarse el solapamiento de las poblaciones de *M. flexuosa* (Figura 10). Lo cual confirma una alta similaridad, baja variación espacial y que no existe preferencia por parte de las comunidades de gorgojos hacia una población de *M. flexuosa*, sino que, por el contrario, los gorgojos se encuentran distribuidos equitativamente a lo largo de las cinco poblaciones.

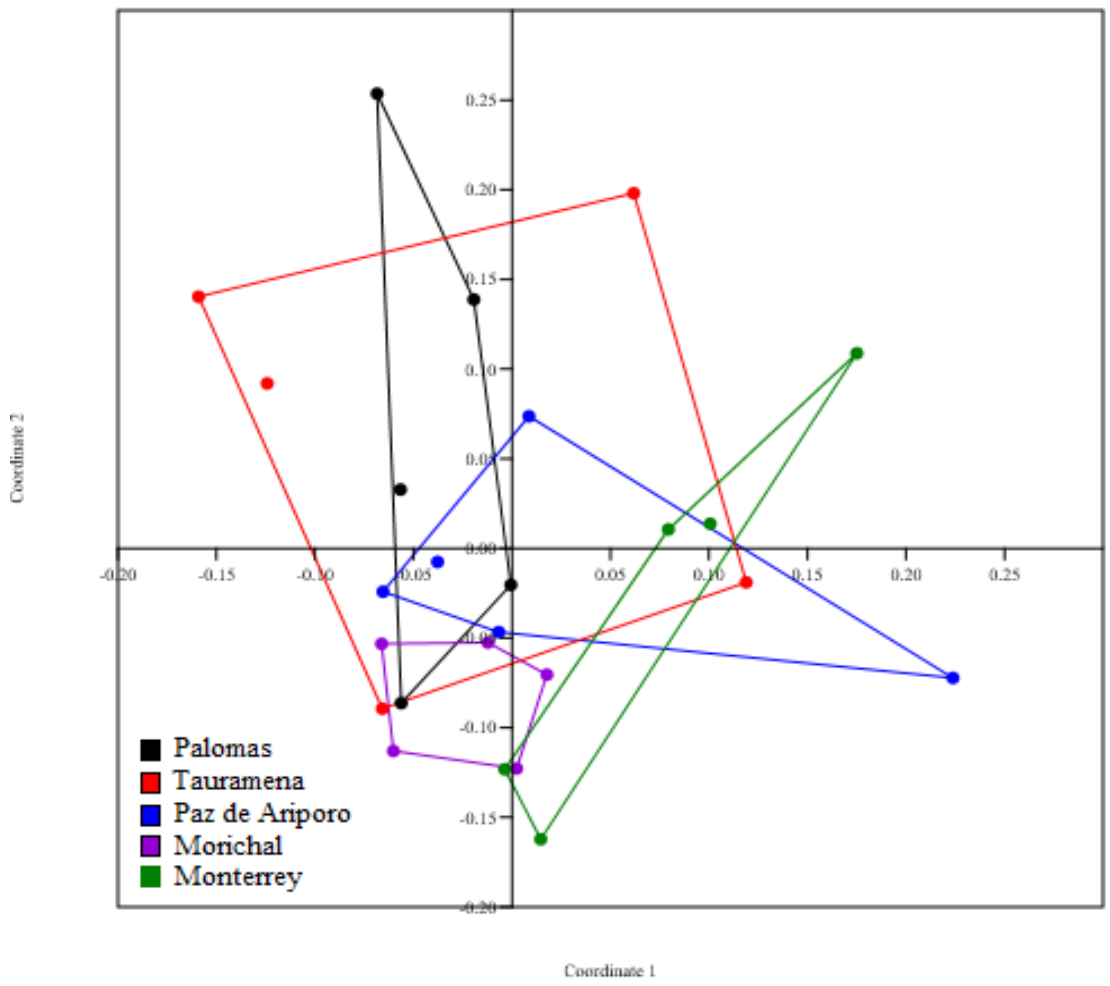

Figura 10. Escalamiento multidimensional no métrico (NMSD) para la comunidad de gorgojos asociados a las inflorescencias de *M. flexuosa* en el departamento de Casanare**.**

DISCUSIÓN DE RESULTADOS

Existe una comunidad de gorgojos presente en las inflorescencias de *Mauritia flexuosa*. Esta comunidad es estable, y homogénea a lo largo de la distribución de las poblaciones de la palma en cuanto a la estructura.

En cuanto a composición de especies de gorgojos se encontraron los géneros: *Celetes*, Cryptorhynchinae Gn.1, Derelomini Gn.1, *Grasidius*, *Mauritinus*, *Parisoschoenus*, *Phyllotropx* y *Phytotribus* asociados a inflorescencias de la palma de moriche. De estos,

cinco géneros pertenecen a la subfamilia Derelominae, con una representatividad del 63%. Estos resultados son similares a los descritos por Núñez y Carreño (2013), Núñez y Carreño (2016), Carreño (2008), Fernández (1993); Gurgel-Gonçalves *et al., (*2006); Abreu (2001); Mendes *et al*., (2016); Franz y Valente (2005); Storti (1993) en estudios realizados en *Mauritia flexuosa*, los cuales encontraron entre 10 y 16 géneros distribuidos en las mismas cuatro subfamilias establecidas en este estudio (Derelominae, Baridinae, Cryptorhynchinae y Rhynchonphorinae), donde Derelominae fue la subfamilia que destacó como la más representativa (entre 67 y 84%), y los géneros *Celetes* y *Phytotribus* tuvieron entre tres y cinco especies.

De la misma manera, la subfamilia Cryptorhynchinae, la cual en el actual estudio presentó tan solo una especie e incluso estuvo ausente en una población de *M. flexuosa*, concuerda con lo descrito por Núñez y Rojas (2008) en la palma *Oenocarpus bataua* los cuales encontraron una única especie de gorgojo perteneciente a esta subfamilia. Guerrero *et al.* (2018) no encontraron ninguna especie perteneciente a esta subfamilia para la palma *Syagrus sancona* en su estudio. La baja presencia o incluso ausencia de estos gorgojos en la palma, puede estar relacionado con su comportamiento como fitófagos. Carreño (2008), encontró tan solo un gorgojo perteneciente a la subfamilia Cryptorhynchinae en *Mauritia flexuosa*, y discute que este aprovecha el recurso de polen y tejidos florales, pero no se tiene conocimiento de su actividad en la cópula y oviposición dentro de las inflorescencias de la palma, lo que lo convierte en un esporádico visitante y, por ende, su baja presencia en las inflorescencias.

Los resultados en este estudio con respecto a las abundancias son bastante diferentes a las que presentaron Battirola *et al.* (2014) donde encontraron que la especie más abundante de gorgojos presentó un total de 58 individuos colectados para la palma *Attalea phalerata*. Esto puede estar relacionado con la metodología de colecta utilizada por los autores, los

cuales realizaron una nebulización de dosel, además del uso como modelo biológico de otra palma diferente a la utilizada en este trabajo. Por el contrario, Guerrero *et al.* (2018), los cuales realizaron su estudio en el departamento de Casanare en Colombia, evidenciaron abundancias similares de gorgojos en *Syagrus sancona*, donde presentaron igualmente pocas especies con abundancias que superan los 200 individuos y otras que son esporádicas con menos de 10 individuos. Además, Carreño (2008), Núñez y Carreño (2013) y Núñez y Carreño (2016) han encontrado en sus estudios una alta abundancia de organismos pertenecientes a los géneros *Phytotribus*, *Celetes* y *Phyllotropx*, datos consistentes con los resultados obtenidos en el presente trabajo donde estos mismos tres géneros son los más abundantes.

Comparando la riqueza de especies entre las cinco comunidades de gorgojos se observó una baja variación, puesto que Monterrey presentó la riqueza más alta con 16 especies y Palomas, Paz de Ariporo y Tauramena la menor riqueza con 14 especies. Entre todas las poblaciones de *M. flexuosa* hubo un total de 16 especies, siendo datos consistentes con lo presentado por Núñez y Carreño (2016) presentó un total de 16 especies asociadas a *M. flexuosa* y Guerrero *et al.*, (2015) los cuales encontraron para la palma *Syagrus sancona* un total de 17 especies en el mismo departamento de estudio.

También se observa que el esfuerzo de muestreo varió entre poblaciones de *M. flexuosa* siendo el menor en Moriche con 33,82% y el mayor en Palomas con 76,92% (figura 8). Sin embargo, todos los índices están por encima de los observados a excepción de 1 y en algunas poblaciones de *M. flexuosa* se acerca a la asíntota en la curva de acumulación de especies, lo cual concuerda con Guerrero *et al.* (2018) que encontraron un 50% de las especies y Rocha (2009) que considera que al menos el 52% de las especies encontradas fueron incluidas en su trabajo.

Valente y Guimaräes (2010) compararon comunidades de gorgojos en 20 especies de palmas en Brasil y obtuvieron resultados similares a los encontrados en el presente estudio, donde no sólo muestran una alta especificidad sino también una alta diversidad. Igualmente, Carreño (2008) probaron que la diversidad de gorgojos asociados a palmas es alta en comparación a otras familias de plantas donde solo reportan 1 o 2 especies. Para la palma *M. flexuosa* Núñez y Carreño (2013) reportan que, entre todos los visitantes florales encontrados, la familia Curculionidae presentó la mayor riqueza y abundancia.

Con respecto a los índices obtenidos en diversidad, Shannon mide la uniformidad de todas las especies de la muestra, por lo tanto, un valor 0 es cuando la muestra presenta solo una especie, los valores inferiores a 2 se consideran bajos en diversidad y superiores a 3 son altos en diversidad de especies. El índice de dominancia determina si existen especies dominantes, con un rango entre 0 y 1, donde valores cercanos a 0 expresan que no hay dominancia de ninguna especie sobre otra y valores cercanos a 1 muestran que sí existe una especie dominante. Finalmente, la equitatividad describe cómo se distribuye la abundancia de las especies que conforman la comunidad, su valor va de 0 a 1, siendo 0 que las abundancias de las especies son diferentes y 1 donde todas las especies son igualmente abundantes (Reyes y Torres 2009). El índice de Shannon muestra un rango entre 1 y 2 para las poblaciones de *M. flexuosa*; sin embargo, se encontró que Tauramena presentó el valor más alto y esto puedo estar relacionado a las características propias de la población de *M. flexuosa*. Además, las diferencias en la diversidad podrían estar determinada por la riqueza y cambios en la distribución de la abundancia de las especies en la comunidad, ya que estos factores tienen influencia con los cambios ocasionados en la diversidad (Del Río *et al.*, 2003). Con respecto al índice de equitatividad los valores permanecieron entre el 70% y 80% es decir, existe una alta probabilidad de encontrar dos individuos que pertenezcan a especies diferentes, y en el índice de Dominancia los valores

permanecieron en un 0.1 dejando en claro que no hay dominancia por parte de una especie hacia las demás.

Adicionalmente, se puede observar que en los índices Whittaker, Wilson-Shmida y Mourelle empleados en la diversidad beta (tabla 4), permiten establecer de forma cualitativa patrones de similitud entre las cinco poblaciones de *M. flexuosa* del departamento de Casanare encontrando que en estas no hay un recambio de especies, ni ganancia, ni pérdida, pero si se reporta una alta diversidad compartida y similaridad en la riqueza y abundancias de especies. Esto concuerda con lo descrito por Núñez y Carreño (2017) donde al comparar visitantes florales en siete poblaciones de *M. flexuosa* en Colombia, gran parte de las especies permanecieron constantes entre las poblaciones de *M. flexuosa*, mostrando así que la fuerte asociación de gorgojos con las inflorescencias de la palma es más visible cuando se realiza un análisis a nivel regional o a nivel de países (Valente y Guimaräes, 2010).

Esta asociación de gorgojos e inflorescencias fue visible de igual forma con los resultados obtenidos en el dendrograma de similaridad, donde valores cercanos a 1 significan una baja similitud entre las poblaciones de *M. flexuosa* y los gorgojos, y valores cercanos a 0 significan una alta similitud entre las poblaciones de *M. flexuosa* (Núñez y Carreño 2016). Los cuales muestran que todas las poblaciones son similares en al menos el 74%, incluso algunas de ellas llegando a parecerse hasta el 93% (Paz de Ariporo y Morichal), esto teniendo en cuenta que el dendrograma de similitud utiliza una matriz de presencia-ausencia, y no las abundancias de las especies. En este caso, a pesar de las distancias que se encuentran entre las poblaciones, no se encontraron diferencias significativas ($p>0.05$), mostrando una alta especificidad de los gorgojos, ya que los insectos se distribuyen a lo largo de la zona donde se encuentra la palma hospedera (Guerrero *et al.*, 2018; Valente y Guimaräes, 2010; Valente *et al.*, 2007, Núñez y Rojas 2008).

Esta especificidad, como ya antes se había mencionado, está relacionada con las estrategias que la palma produce como la alta cantidad de polen, que es fuente de alimento para estos organismos, además de la presencia de un estímulo aromático que los atrae a las inflorescencias, y la facilidad de encontrar pareja para la reproducción, oviposición y crecimiento de estadios juveniles (Guerrero, 2015; Guerrero *et al*., 2018; Núñez *et al*., 2005; Carreño 2008).

De acuerdo con los resultados encontrados, se discute la existencia de dos grupos de gorgojos asociados a palmas. En el primer grupo, se encuentran aquellos gorgojos que presentan bajas abundancias denominados "visitantes", y son las especies que esporádicamente recurren a la palma para suplirse de alimentos, pero que no dependen necesariamente de la planta para sobrevivir; en este grupo pueden incluirse especies de la subfamilia Cryptorhynchinae, algunos de la subfamilia Baridinae y muy pocos de la subfamilia Derelominae. En el segundo grupo, se encuentran las especies de gorgojos denominados "habitantes", los cuales cuentan con altas abundancias, y son las especies que residen en la palma para suplir todas sus necesidades ya que dependen de ella exclusivamente (Carreño, 2008; Guerrero *et al.*, 2018).

Franz y Valente, 2006; Guerrero *et al*., 2018; Núñez y Carreño, 2013; Carreño, 2008 han determinado que existe un mutualismo entre gorgojos asociados a palmeras. Se trata de las especies de gorgojos habitantes, aquellas que presentan un alto número de abundancias, las cuales obtienen de la palma un beneficio alimenticio y, como su nombre lo dice, un lugar donde pueden habitar, para poder cumplir su ciclo de vida. A cambio, la palma recibe el beneficio de la polinización ya que algunas especies de la tribu Derelomini (subfamilia Derelominae) pertenecientes a los géneros *Phyllotropx* sp., *Phytotribus* sp. y *Celete*s sp. han sido descritas como polinizadores: presentan una alta eficiencia con respecto al flujo de polen, presentan alta constancia y fidelidad lo cual les permite generar

una estabilidad reproductiva de los vectores de polen entre los visitantes florales (atributos necesarios para ser denominados polinizadores (Pellmyr 2002; Núñez y Carreño 2017)) y por ello una fuerte asociación con palmas neotropicales (Carreño, 2008; Núñez y Carreño 2016). Sin embargo, otras especies pertenecientes a subfamilias como Baridinae, Rhynconphorinae y Cryptorhynchinae pueden ser estrictamente predadores de polen, por lo cual su relación simbiótica con la palma pasa a ser de parasitismo (Carreño 2008).

La dependencia y el mutualismo de los habitantes hacia la palma *M. flexuosa*, ha llegado a sugerir la existencia de una coevolución (Núñez *et al.*, 2005; Franz y Valente 2006; Valente 2005; Carreño 2008), gracias a caracteres evolutivos, como por ejemplo, la atracción de polinizadores por medio de aromas y la gran cantidad de polen producido por las inflorescencias, favoreciendo así que los gorgojos permanezcan en la palma y visiten diferentes inflorescencias, tanto masculinas como femeninas, convirtiéndolos en polinizadores. De esta manera la palma asegura la probabilidad de éxito reproductivo y su permanencia a lo largo del tiempo (Núñez y Rojas 2008; Núñez y Carreño 2013; Guerrero-Olaya *et al.*, 2018).

Los cambios ambientales pueden determinar la presencia o la ausencia de una especie en un lugar determinado (Delfín-Alfonso *et al*., 2013). En la Orinoquia Colombiana el régimen bimodal de lluvias va de diciembre a marzo y de abril a noviembre (Núñez y Carreño 2013). Estos periodos de lluvias pueden ocasionar cambios en variables ambientales como temperatura y humedad, factores que modifican los comportamientos de las comunidades, y así mismo, su estructura. Sin embargo, Guerrero *et al.* (2018), determinaron que las comunidades de gorgojos asociados a *Syagrus sancona* no se ven afectados por las lluvias en todos sus periodos (inicio de lluvias, lluvias altas y lluvias bajas), por lo que se puede decir que los gorgojos no se ven afectados por cambios

ambientales, lo que les permite permanecer en sus microambientes complejos (inflorescencias) y así distribuirse espacialmente a lo largo de los moriches de la región.

Aunque existen barreras geográficas entre las poblaciones de *M. flexuosa* (figura 1) se logra evidenciar que las especies de gorgojos encontrados en este estudio mantienen interacciones mutualistas con la palma principalmente por la alta especificidad que estos presentan, ya que se ha reportado que, únicamente el 15% de los gorgojos visitan más de una especie, mientras que el 85% son específicos para cada palma (Carreño 2008). De igual forma Núñez *et al*. (2015) evaluaron una comunidad de visitantes florales en tres especies de *Oenocarpus* sp. donde el 78% son específicas para cada palma. Además, Franz y Valente (2006) en su trabajo encontraron que los curculiónidos solo visitaban entre una y dos palmas. Carreño (2008) presenta que las especies de gorgojos que visitaron inflorescencias en diferentes palmas, solo 9 gorgojos visitaron más de una palma. Valente (2000) reconoce una alta especificidad puesto que registra 112 especies de gorgojos en 16 especies de palmas, donde solo una especie de gorgojo se encontró en dos palmas. La alta fidelidad y amplia asociación de los gorgojos con palmas neotropicales ha sido estudiada por diferentes autores (tabla 5).

Tabla 5. Comparación de trabajos donde reportan a una asociación de curculiónidos y Arecaceae en Suramérica. Nº= Número de palmas evaluadas.

País	Localidad	Nº	Referencia
	Casanare	1	Núñez y Carreño (2008)
		1	Guerrero *et al.* (2018)
		13	Carreño (2008)

Colombia		2	Guerrero (2015)
	Amazonía y Orinoquía	1	Núñez y Carreño (2016)
Brasil	Uberlândia	39	Abreu (2001)
	Manaos	1	Sorti (1993)
	Mato Grosso	1	Rocha (2009)
	Querência	1	Mendes *et al.* (2017)
Perú	Loreto	30	Reynel *et al.* (2003)
Bolivia	Iturralde	10	Cabrera y Wallace 2007)

Por último, la estabilidad de la comunidad fue evidenciada por medio del análisis de la estructura de la comunidad de gorgojos asociados a inflorescencias de *M. flexuosa* a nivel espacial, en cinco poblaciones de la palma en el departamento de Casanare, y fue posible observar el grado de especialización y fidelidad por parte de los gorgojos hacia la palma. Se propone para futuras investigaciones seguir evaluando parámetros similares a los utilizados en este trabajo y poder comparar entre departamentos cercanos e incluso comparando entre países generando una escala espacial más amplia y así poder llevar más a fondo el estudio de interacción entre los gorgojos y la palma.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en el presente estudio contribuyen al conocimiento de la estructura de las comunidades de gorgojos asociados a la palma *M. flexuosa* en Colombia y permiten concluir que:

Existe una baja variación espacial en las comunidades de gorgojos asociados a la palma, dados los resultados obtenidos frente a la composición, riqueza, abundancia y diversidad. Sin importar la distancia en la que las poblaciones de *M. flexuosa* se encuentren, la composición de especies se mantiene constante presentando así las mismas subfamilias y géneros e incluso con porcentajes de representatividad similares, siendo Derelominae y *Celetes* sp. los más representativos respectivamente.

La comunidad de gorgojos asociados a inflorescencias de *M. flexuosa* mostró valores cercanos frente a las especies encontradas; sin embargo, Monterrey presentó la mayor riqueza con 16 especies, demostrando que gran parte de las especies son constantes entre poblaciones debido a la alta especificidad y fidelidad que estos presentan.

Frente a la diversidad alfa, se encontró que cada población de *M. flexuosa* es equitativa y estable. Adicionalmente, en la diversidad beta se observó que la mayoría de las especies de gorgojos se encuentra compartida entre las poblaciones de la palma, y en una baja proporción algunas exclusivas para una población mostrando así la fuerte asociación con las inflorescencias de la palma.

Por ultimo se propone realizar más estudios alrededor del tema, que incluyan el rol funcional de los gorgojos en las palmeras neotropicales, que puedan determinar si existe o no una coevolución entre estas especies, y que también permitan esclarecer si estos gorgojos juegan un papel importante en las dinámicas poblacionales de la palma y en los morichales.

REFERENCIAS

1. Abreu, S. A. (2001). Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* L. (Arecaceae) em Vereda no Municipio de Uberlândia-MG. [Tesis de maestría no publicada, Universidad federal de Uberlândia]. Repositorio institucional UFU. https://repositorio.ufu.br/handle/123456789/26791

2. Amat, G. G. (ed.). (2007). Fundamentos y métodos para el estudio de los Insectos. Pro Offset Editorial S.A.

3. Andrade, I. G. (2013). Prólogo. En: Lasso, C. A. & Rial, A. (Eds.). Morichales y cananguchales de la Orinoquía y Amazonía: Colombia y Venezuela parte I. (pp. 9-10). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

4. Barbosa, M. L. & Valente, R. D. (2003). *Mauritinus seferi* Bondar, 1960: bionomy, description of immature stages and redescription of adult (Coleoptera, Curculionidae). Revista Brasileira de Entomología, 47(1), 81-88.

5. Battirola, L. D., Santos, G. B., Rosado-Neto, G. H. & Marques, M. I. (2014). Coleoptera (Arthropoda, Insecta) Associados às Copas de *Attalea phalerata Mart.* (Arecaceae) no Pantanal de Mato Grosso, Brasil. EntomoBrasilis, 7(1), 20-28.

6. Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. BMC Ecology, 6(1), 9.

7. Bravo, D. N. (2003). Study of the biodiversity spatial distribution: concepts and methods. Cuadernos de Investigación Geográfica, 29, 67-82.

8. Brightsmith, D. & Bravo, A. (2006). Ecology and management of nesting blue-and-yellow macaws (*Ara ararauna*) in Mauritia palm swamps. Biodiversity & Conservation, 15(13), 4271-4287.

9. Carreño J. B. (2008). Aspectos ecológicos de los gorgojos (Coleóptera: Curculionidae) asociados a flores de palmas silvestres en Casanare-Colombia. [Tesis de pregrado no publicada, Fundación Universitaria Internacional del trópico Americano-Unitrópico]. Repositorio Unitrópico.

10. Colwell, R. K. (2005). EstimateS 9.1.0 User's Guide**.** Department of Ecology & Evolutionary Biology. University of Connecticut, Storrs.

http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/EstimateSPages/EstSUsersGuide/EstimateSUsersGuide.htm

11. Clarke, K. & Gorley, R. (2001). Primer v5: User manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK.

12. Delfín-Alfonso, C. A., Gallina-Tessaro, S. & López-González, C. A. (2013). El hábitat: definición, dimensiones y escalas de evaluación para la fauna silvestre. En: Gallina-Tessaro, S. & López-González, C. (eds.). Manual de técnicas para el estudio de la fauna. (pp. 285-288). Universidad Autónoma de Querétaro e Instituto de Ecología, AC México.

13. Del Río, M., Montes, F., Cañellas, I. & Montero, G. (2003). Revisión: Índices de diversidad estructural en masas forestales. Investigación agraria: Sistemas y recursos forestales, 12(1), 159-176.

14. Escobar, F. & Chacón de Ulloa, P. (2000). Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. Revista de Biología Tropical, 48(4), 961-975.

15. Fernandez, S. A. (1993). BIOLOGIA FLORAL DE *Mauritia flexuosa* LIN. FIL, NA REGIÃO DE MANAUS, AM, BRASIL. Acta Amazonica, 23(4), 371-381.

16. Franz, N. M. & Valente, R. M. (2006). Evolutionary trends in derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae): from associations to homology. Invertebrate Systematics, 19(6), 499-530.

17. Galeano, G. (2010). Palmas de Colombia, guía de campo, 1-688. Editorial Universidad Nacional de Colombia.

18. García-Atencia, S. P. (2014). Variación espacio-temporal de ensambles de escarabajos fitófagos (Coleoptera: Melolonthidae) en bosque seco tropical del departamento del Atlántico, Colombia. [Tesis de maestría no publicada, Universidad nacional de Colombia]. Repositorio institucional UN. https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/54171

19. Girón, J. & Cardona-Duque, J. (2018). Estado del conocimiento de los Curculionidae (Coleóptera: Curculionoidea) en Colombia. En: Deloya, C. &

Gasca, H. (eds.). Escarabajos del Neotrópico (Insecta: Coleóptera). (pp. 171-259). Corporación Sentido Natural.

20. González B, V. (2013). Morfología y estructura de las palmas. En: Lasso, C. A. & Rial, A. Morichales y cananguchales de la Orinoquía y Amazonía: Colombia y Venezuela parte I. (pp. 37-50). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

21. González B, V. (2016). Los palmares de pantano de *Mauritia flexuosa* en Suramérica: una revisión. En: Lasso, C. & Rial, A. Morichales y cananguchales de la Orinoquía y Amazonía: Colombia y Venezuela parte I. (pp. 45-60). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

22. Guerrero-Olaya, N. Y. (2015). Comparación de visitantes florales y polinizadores de tres especies de palmas de género *Syagrus* (Arecaceae) endémicas y alopátricas de Colombia. [Tesis de pregrado no publicada, Universidad De La Salle]. https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia/2.

23. Guerrero-Olaya, N. Y., Carreño, J. & Núñez, L. A. (2018). Ensamblaje de gorgojos (Curculionidae) asociados a inflorescencias de *Syagrus sancona* (kunth) h. Karsten (Arecaceae), en un bosque de galería de la Orinoquia Colombiana. Entomología mexicana, 5(1), 281−287.

24. Gurgel-Gonçalves, R., Palma, A., Motta, P., Bar, M. & Cuba, C. (2006). Arthropods associated with the crown of Mauritia flexuosa (Arecaceae) palm trees in three different environments from Brazilian Cerrado. Neotropical Entomology, 35(3), 302-312

25. IGAC, Instituto Geográfico Agustín Codazzi. (2009). Mapa de bosques de Colombia. Memoria explicativa. https://www.colombiaenmapas.gov.co/

26. Junk, W. J. (2016). Prólogo. En: Lasso, C., Colonnello, G. & Moraes, M. (eds.). Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina. (pp. 9-14). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

27. Labarca, M. V. & Narváez, Z. (2009). Identificación y fluctuación poblacional de insectos polinizadores en palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacquin) en el sur del

lago de Maracaibo, estado Zulia, Venezuela. Revista de la Facultad de Agronomía, 26(3), 305-324.

28. Maestre, F. T., Escudero, A. & Bonet, A. (2008). Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones. Dykinson.

29. Maciel-Mata, C. A., Manríquez-Morán, N., Octavio-Aguilar, P. & Sánchez-Rojas, G. (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. Acta universitaria, 25(2), 3-19.

30. Marvaldi, A. & Lanteri, A. A. (2005). Key to higher taxa of South American weevils based on adult characters (Coleoptera: Curculionoidea). Revista Chilena de Historia Natural, 78: 65-87.

31. Medina, C. A. & Toro, A. L. (2000). Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. Caldasia, 22(2), 209-315.

32. Mendes, F. N., Melo, R. V., Correa, M. M. & Esposito, M. C. (2017). The floral biology and reproductive system of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) in a restinga environment in northeastern Brazil. Brittonia, 69(1), 11-25.

33. Nuñez, L. A., Bernal, R. & Knudsen, J. T. (2005). Diurnal palm pollination by mystropine beetles: is it weather-related?. Plant Systematics and Evolution, 254(3), 149-171.

34. Núñez, L. A. & Rojas-Robles, R. (2008). Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. Caldasia, 30(1), 101-125.

35. Núñez, L. A. & Carreño J. B. (2013). Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. En: Lasso, C., Colonnello, G. & Moraes, M. (eds.), Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina. (pp. 119-150). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

36. Núñez, L. A. & Carreño J. B. (2016). Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del moriche (*Mauritia flexuosa*: ARECACEAE). En: Lasso, C., Colonnello, G. & Moraes, M. (eds.), Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina. (pp. 133-158). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

37. 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.

38. Núñez, L. A. & Carreño, J. B. (2017). Polinización por abejas en *Syagrus orinocensis* (Arecaceae) en la Orinoquia colombiana. Acta Biológica Colombiana, 22(2), 221-233.

39. Parra, E. A. (2013). Efecto de los patrones del paisaje sobre la diversidad de orquídeas de bosques nublados del Valle del Cauca. [Tesis de maestría no publicada, Universidad nacional de Colombia]. Repositorio institucional UN. https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/12053

40. Parra, E. S., Armenteras, D. & Retana, J. (2016). Edge influence on diversity of orchids in Andean cloud forests. Forests, 7(3), 63.

41. Pla, L. (2006). Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. Interciencia, 31(8), 583-590.

42. Prena, J. (2005). The Middle American species of Embates Chevrolat (Coleoptera: Curculionidae: Baridinae). Zootaxa, 1100(1), 1-151.

43. Prena, J. (2003). The Pardisomus species from Costa Rica, with descriptions of four new species and one larva (Coleoptera: Curculionidae: Baridinae). Contributions to Entomology, 53(1), 199-216.

44. Prena, J. (2001). A revision of the neotropical weevil genus Pantoteles Schönherr (Coleoptera, Curculionidae, Baridinae). Transactions of the American Entomological Society, 127(3), 305-358.

45. Prena, J. & Whitehead, D. (2012). A taxonomic revision of the Neotropical weevil genus Cleogonus Schönherr (Curculionidae, Molytinae). Deutsche Entomologische Zeitschrift, 59(1), 55-79.

46. Rangel-Acosta, J. L. & Martínez-Hernández, N. J. (2017). Comparación de los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) entre fragmentos de bosque seco tropical y la matriz adyacente en el departamento del Atlántico-Colombia. Revista mexicana de biodiversidad, 88(2), 389-401.

47. Rangel-Acosta, J. L., Solano-Torres, J. A. & Martínez-Hernández, N. J. (2018). Variación temporal y vertical de los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico-Colombia. Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas, 22(1), 179-198.

48. Reyes, P. R. & Torres-Florez, J. P. (2009). Diversidad, distribución, riqueza y abundancia de condrictios de aguas profundas a través del archipiélago patagónico austral, Cabo de Hornos, Islas Diego Ramírez y el sector norte del paso Drake. Revista de biología marina y oceanografía, 44(1), 243-251.

49. Rocha, J. (2009). A comunidade de curculionidae (coleóptera) de inflorescências da palmeira *Euterpe longebracteata* barb. rodr. em uma área de transição Amazônia-cerrado, Mato grosso, Brasil. [Dissertação de mestrado não publicada, Universidade Federal Do Pará]. Universidade Federal Do Pará. https://repositorio.museu-goeldi.br/handle/mgoeldi/991

50. Rodríguez, J., Blanco, J. & Rodríguez, V. (2013). Estructura y dinámica de las comunidades. En: Ediciones Pirámide, Ecología (pp. 331-361).

51. Sackmann, P. (2006). Efectos de la variación temporal y los métodos de captura en la eficiencia de un muestreo de coleópteros en la Reserva Natural Loma del Medio, El Bolsón, Río Negro. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina, 65(3-4), 35-50.

52. Rubio-Gomez, J. & Sepulveda-Cano, P. (2009). Especies de Dryophthorinae (Coleoptera: Curculionidae) asociadas a plátano y banano (*Musa* spp.) en Colombia. Acta Biológica Colombiana, 14(2).

53. Smith, T. M & Smith, R. L. (2007). Factores que influyen en la estructura de las comunidades, 370-390. En Martín-Romo M (eds.), *Ecología 6 edición*. Pearson Education.

54. Thorpe, C. M., Hallet, D. & Wilkie, D. M. (2007). The role of spatial and temporal information in learning interval time-place tasks. Behavioural processes, 75(1), 55-65.

55. Trujillo-Gonzales, J. M., Torres, M. A. & Santana-Castañeda, E. (2011). La palma de Moriche (*Mauritia flexuosa* L. f;) un ecosistema estratégico. Orinoquia, 15(1), 62-70.

56. Valente, R. (2000). Os insetos e os gorgulhos das palmeiras de caxiuanã: manual para professores. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.

57. Valente, R. & Guimaräes, J. R. (2010). Besouros gorgulhos de flores de palmeiras. En I. Silva, A. Botelo, A. Pineiro, T. Lobao (eds.), Os animais da Tanguro, Mato Grosso: diversidade na zona de transigäo entre a floresta amazónica e o cerrado (pp. 26-30). Belém, Brazil.

58. Virapongse, A., Endress, B., Gilmore, M., Horn, C. & Romulo, C. (2017). Ecology, livelihoods and management of the *Mauritia flexuosa* palm in South America. Global Ecology and Conservation, 10(1), 70–92.

59. Vivas, L. E. & Notz, A. (2011). Distribución espacial en poblaciones de *Oebalus insularis* Stal (Hemíptera: Pentatomidae) en el cultivo de arroz en Calabozo, estado Guárico, Venezuela. Revista Científica UDO Agrícola, 11(1), 109-125.

60. Zamora-Abrego, J. G., Ruíz-Martínez, E., Urrego-Giraldo, L. E., Galeano-Gonzáles, Y. A., Acevedo-Quintero, J. F. & Peñuela-Mora, M. C. (2016). Aproximación demográfica de una población de la palma *Mauritia flexuosa*. En la amazonia colombiana. En: Lasso, C., Colonnello, G. & Moraes, M. (eds.), Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Uruguay y Argentina (pp. 109-132). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

61. Zepeda, V., Golubov. J. & Mandujano, M. 2017. Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae). Acta botánica mexicana, (119), 35-49.