

Diversidad y especificidad de estafilinidos (Coleoptera: Staphylinidae) asociados con inflorescencias de palmas silvestres en el Pacífico colombiano

Diversity and specificity of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) associated with wild palm inflorescences in the Colombian Pacific

Alfredo Euley Niño-Pérez¹, Luis A. Núñez-Avellaneda²

Resumen

Las inflorescencias de palmas se asocian con gran cantidad de insectos, sobre todo coleópteros. Sin embargo, hasta ahora no hay estudios previos que evalúen la asociación con especies de Staphylinidae como visitantes florales. **Objetivo:** Evaluar la riqueza, abundancia, la asociación y especificidad de estafilinidos en inflorescencias de palmas silvestres del Pacífico colombiano. **Metodología:** Se colectaron insectos visitantes de 27 palmas en los departamentos del Chocó, Valle del Cauca y Nariño. Se usaron estimadores no paramétricos de riqueza ICE, Jackknife 2, Chao 2 y Bootstrap. La especificidad se determinó a través del análisis de redes de interacción, usando los índices de similitud de Jaccard y ANOSIM. **Resultados:** De las 27 especies de palmas muestreadas solo 18 fueron visitadas por estafilinidos y en total se colectaron 48 morfoespecies. La subfamilia con mayor riqueza fue Aleocharinae (23 morfoespecies). La abundancia encontrada fue entre 1 y 21.956 individuos. *Athetini* sp.1 registró la abundancia más alta (16.068 individuos). Bootstrap estimó 63 morfo-especies pero ningún estimador estuvo por debajo de las 48 morfoespecies observadas. Las interacciones registradas fueron 68 de 864 posibles y la conectancia de la red fue de 7.8%. **Conclusión:** Los datos cuantitativos de la red compleja, el índice de Jaccard y la prueba de ANOSIM indicaron baja similitud en la preferencia de cada especie de Staphylinidae lo que indica alta especificidad y fuerte asociación entre estos coleópteros y especies de palmas del Pacífico colombiano.

Palabras clave: Especificidad, Interacciones, Palmas silvestres, Staphylinidae, Visitantes florales.

Abstract

Palm inflorescences are associated with a large number of mainly coleopteran insects, but so far there are no previous studies evaluating the association with visiting Staphylinidae species. **Objective:** We register the species richness, abundance, the association and specificity of staphylinids in inflorescences of wild palms of the Colombian Pacific. **Methodology:** Visiting insects of 27 palms were collected in the departments of Chocó, Valle del Cauca and Nariño. Non-parametric ICE, Jackknife 2, Chao 2 and Bootstrap richness estimators were used. The specificity was determined through the analysis of interaction networks, using similarity indexes of Jaccard and ANOSIM. **Results:** Of the 27 palms species sampled, only 18 were visited by staphylinids and 48 morph species were collected. The most abundant subfamily was Aleocharinae (23 morphospecies). The abundance found was between 1 and 21.956 individuals. *Athetini* sp.1 recorded the highest abundance (16.068 individuals). Bootstrap estimated 63 morph species; however, no estimator was below the 48-morph species observed. The interactions recorded were 68 out of 864 possible and the network connectivity was 7.8%. **Conclusion:** The Jaccard and ANOSIM test indicated low similarity in the preference of each species of Staphylinidae indicating high specificity and strong association between this coleopteran and the Colombian Pacific palms.

Keywords: Floral visitors, Interactions, Specificity, Staphylinidae, Wild palms.

¹ Área de Ciencias Naturales, Maestría en Ciencias, Entomología, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia. e-mail: entomoeuley.22@gmail.com

² Grupo de Investigación en Bioprospección y Conservación Biológica, Departamento de Ciencias Básicas, Programa de Biología, Universidad de La Salle, Bogotá, Colombia. e-mail: lanunez@unisalle.edu.co

Fecha recepción: Julio 6, 2017

Fecha aprobación: Febrero 23, 2018

Editor Asociado: Neita-Moreno J

Introducción

Las especies de Staphylinidae son un grupo muy importante de coleópteros y los más diversos del reino animal con aproximadamente 55.440 especies (Grebennikov y Newton 2009). La familia está dividida en 31 subfamilias y más de 3.400 géneros (Newton *et al.*, 2005); se les conoce comúnmente como *rove beetles* (escarabajos errantes o vagabundos) y son fáciles de reconocer por presentar élitros truncados que dejan descubiertos más de la mitad de los segmentos abdominales (Navarrete-Heredia *et al.* 2002).

Las especies de Staphylinidae tienen la capacidad de colonizar diferentes hábitats: troncos en descomposición, dosel, sotobosque, cadáveres, excremento de animales, incluyendo el de humanos, también en musgos, materia orgánica en descomposición, nidos de animales y estructuras reproductivas de gran número de plantas (Gutiérrez-Chacón y Ulloa-Chacón 2006, Newton *et al.* 2005).

Uno de los hábitats más utilizado por este grupo de insectos son las flores e inflorescencias; se han citado como visitantes florales de plantas en familias como Cactaceae (Navarrete-Heredia *et al.* 2002), Ebenaceae, Magnoliaceae, Monimiaceae, Myristicaceae (Bernhardt 2000), Zingiberaceae (López-García *et al.* 2011), Heliconiaceae (Frank y Barrera 2010), Aristolochiaceae (Burguess *et al.* 2004), Araceae (García-Robledo *et al.* 2004) Annonaceae (Gottsberger 1999) y Arecaceae (Núñez 2014).

Las especies de palmas están dentro de las principales familias de plantas donde hay evidencia de asociación con especies de Staphylinidae (Bernal y Ervik 1996, Núñez 2014) con interacciones como la depredación (Navarrete-Heredia *et al.* 2002, Burguess *et al.* 2004, Frank y Barrera 2010), la saprófagia (Sanabria *et al.* 2008) y relaciones mutualistas como la polinización (Seres y Ramírez 1995, Bernal y Ervik 1996, Gibernau *et al.* 1999, Gottsberger 1999, Bernhardt 2000, Navarrete-Heredia *et al.* 2002, Ollerton 2006), siendo esta un intercambio de recursos o servicios (Ollerton 2006).

Las especies de Staphylinidae acceden a las inflorescencias de especies de palmas en busca de diferentes tipos de alimento que incluye: presas vivas de otros visitantes, recursos florales como polen o tejidos, encuentro con parejas para copular y ovopositar (Bernal y Ervik 1996, Núñez y Carreño 2013, Núñez

2014, Núñez y Carreño 2016) y también para la ocupación espacial de diferentes partes de las estructuras reproductiva para el desarrollo de distintas fases de sus ciclos de vida (Bernal y Ervik 1996, Núñez y Carreño 2013, Núñez 2014). Sin embargo, y a pesar del frecuente reporte de especies de Staphylinidae visitando inflorescencias de palmas, esta interacción ha sido pobremente documentada y evaluada en los bosques neotropicales. En este contexto, el objetivo de esta investigación fue conocer la diversidad de especies de Staphylinidae y determinar la preferencia o especificidad con inflorescencias de palmas silvestres en el Pacífico colombiano.

Metodología

Área de estudio. Las especies de estafilínidos se obtuvieron de 18 especies de palmas presentes en nueve localidades de cinco municipios en los departamentos del Chocó, Valle del Cauca y Nariño en el Pacífico colombiano. En la Tabla 1 se describen los principales aspectos de cada localidad y la especie de palma muestreada. Las colectas de visitantes florales se realizaron directamente de las inflorescencias y como estas se exponen entre 8 y 20 metros de alto, se utilizaron equipos de escalada y arneses para llegar a las inflorescencias y tener acceso directo. Una vez cerca a la inflorescencia, y con ayuda de una bolsa plástica transparente de 80 x 100 cm, se envolvieron las inflorescencias y con fuertes sacudidas se colectaban todos los visitantes que cayeron dentro. Este procedimiento se repitió los dos primeros días de iniciada la floración que es cuando hay mayor actividad de visitantes, tanto para fase masculina como femenina de las especies de palmas monoicas.

Composición y riqueza de estafilínidos. En total se analizaron 45 muestras obtenidas de las 27 especies de palmeras del Pacífico colombiano. Luego para cada muestra colectada, en el laboratorio y con ayuda de un estéreo Leica ZOOM 2000, se realizaron las respectivas separaciones de los visitantes, inicialmente por órdenes, luego por familias y ya con los especímenes de Staphylinidae separados, se definieron las morfoespecies presentes en cada muestra y cada palmera. La identificación de morfotipos de estafilínidos se hizo con base en criterios de clasificación usados para Staphylinidae por Ashe (1994), Newton *et al.* (2000), Chani-Posse (2014), Caron *et al.* (2016) y se

Tabla 1. Ubicación y características climáticas de los lugares de procedencia del material biológico

Localidad	Altura msnm	Georeferenciación	Zona de vida	Temp (°C)	Prec (mm)	Palma
1. EA Amargal, Nuqui	30	05° 34' 14".48 N - 77° 30' 09. 07" W	(bmh-T)	25.9	5900	<i>Attalea allenii</i> <i>Asterogyne martiana</i> <i>Cocos nucifera</i> <i>Prestoea decurrens</i> <i>Welfia regia</i> <i>Wettinia quinaria</i> <i>Wettinia radiata</i>
	68	05° 34' 55.95" N - 77° 30' 01.44" W				<i>Astrocaryum standleyanum</i>
2. EA Tutunendo, Quibdó	105	05° 44' 41" N - 76° 32' 24" W	(bp-T)	25.2	8745	<i>Bactris coloradonis</i> <i>Bactris hondurensis</i> <i>Oenocarpus bataua</i> <i>Oenocarpus minor</i>
3. Camino hacia Tutunendo	104	05° 38' 33" N - 76° 40' 39" W	(bp-T)	25.2	8745	<i>Euterpe oleracea</i>
4. Pacurita, Quibdó	36	05° 40' 03" N - 76° 40' 39" W	(bmh-T)	25.2	8745	<i>Euterpe precatoria</i> <i>Socratea exorrhiza</i> <i>Bactris gasipaes</i>
5. Río Quito, Quibdó	41	05° 39' 53.13" N - 76° 38' 07.62" W	(bmh-T)	25.2	8745	<i>Manicaria saccifera</i>
6. PNN, Utría	377	05° 57' 19.18" N - 77° 19' 21.39" W	(bmh-T)	25.9	5900	<i>Phytelephas seemannii</i>
7. Bahía Málaga	44	03° 58' 42.81" N - 77° 19' 40.98" W	(bmh-T)	25.7	6918	<i>Attalea cuatrecasana</i> <i>Geonoma interrupta</i> <i>Geonoma calyptrogynoides</i> <i>Hyospathe elegans</i> <i>Wettinia aequalis</i>
8. Reserva, Yotoco	1575	03° 53' 01.49" N - 76° 25' 57.36" W	(bh-MB)	20	1500	<i>Prestoea ensiformis</i>
9. Tumaco	70	01° 26' 59.07" N - 78° 36' 22.79" W	(bmh-T)	24	3500	<i>Phytelephas tenuicaulis</i> <i>Prestoea schultzeana</i> <i>Synechanthus warscewiczianus</i>

EA= Estación ambiental PNN=Parque Nacional Natural

usaron las claves taxonómicas de Navarrete-Heredia *et al.* (2002). También se visitaron las colecciones del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia y del Museo Entomológico de la Universidad Industrial de Santander (UIS) en Bucaramanga. Definidas las morfoespecies se cuantificaron las abundancias relativas de cada morfotipo

por inflorescencia y por palmera. Cada morfotipo fue almacenado en frascos de vidrio con alcohol al 70%, asignándoles un código de identificación a cada uno.

Para la estimación de la riqueza de morfoespecies, se usaron los estimadores no paramétricos de riqueza, estos permiten trabajar con datos de presencia-ausencia (Villareal *et al.* 2004). El estimador ICE se basa en el número de especies raras, aquellas observadas en

menos de 10 unidades de muestreo (inflorescencias), en cambio Chao 2 estima las especies observadas exactamente en una y dos unidades de muestreo; mientras que Jackknife 2 también estima a las especies presentes en dos unidades de muestreo (Colwell y Coddington 1994).

Especificidad. Para determinar especificidad de las especies de estafilínidos se realizó un análisis de similitud con tres tipos de análisis: análisis de similitud empleando el índice de Jaccard, ANOSIM y un análisis de asociación de una red compleja.

En el análisis del Índice Jaccard se elaboró un dendrograma de similitud a partir de datos de presencia-ausencia de cada visitante donde se utilizó el algoritmo de grupos pareados que indica el valor del índice similitud entre cada especie de palma. Los valores cercanos a 0 indicaron baja similaridad en composición de visitantes y los cercanos a uno dan prueba de que en los períodos florales y localidades comparadas permanecieron los mismos visitantes florales.

Para el ANOSIM se construyeron matrices a partir de las abundancias relativas de cada visitante en la fase reproductiva; en este caso las abundancias relativas fue el total de ambas fases (masculina y femenina). Es una prueba de similitud no paramétrica de una vía que define si hay diferencias significativas de los visitantes de las inflorescencias entre cada especie de palma monoica, en términos de composición y abundancia de las especies de visitantes. La prueba ANOSIM produce un estadístico R, que es una medida absoluta de distancia o similaridad entre la inflorescencia de cada especie de palma monoica. Los valores cercanos a 1 indicarán baja similitud de los visitantes, mientras que los valores cercanos a 0 indicarán alta similitud de los visitantes. Como resultado se mostrará el valor de R producto del análisis. La similitud pareada y el ANOSIM se realizaron con el Software PAST® versión 2.17 c (Hammer *et al.* 2001).

Para el análisis de asociación inter-específica de los estafilínidos con las especies de palmas se utilizó una red compleja o red de interacción. La red permite conocer la fuerza de asociación (número de enlaces), la estructura, dinámica y función de la comunidad de visitantes asociados con las inflorescencias (Guimarães *et al.* 2007). Se elaboró una matriz cualitativa entre (P*E) entre las palmas (P) y los estafilínidos

(E). La interacción se representa con 1 cuando ocurre y 0 cuando es ausente. Para la matriz se calculó parámetros cualitativos de la red (conectividad y las medidas a nivel de especies de la red). Los parámetros fueron calculados con el software R versión 3.0.1 (RDCT 2008).

Resultados

Composición y riqueza de estafilínidos. Se registraron 48 morfoespecies, pertenecientes a cinco subfamilias y ocho tribus. Solo *Coproporus pulchellus* y *Coproporus* aff. *ventriculus* se identificaron hasta especie: 10 a nivel de género, una a subtribu, 28 a tribu y 3 a nivel de subfamilia (Tabla 2). La subfamilia Aleocharinae se destaca por presentar 23 morfoespecies (48% del total recolectadas) distribuidas en cinco tribus, destacándose la tribu Athetini con 19 y las restantes cuatro tribus con una morfoespecie cada una, seguido de las subfamilias Paederinae y Staphylininae con 10 (21%) y 8 (17%) morfoespecies respectivamente (Tabla 2, Figura 1). En total se colectaron 21.956 estafilínidos, destacándose cuatro morfo especies con las mayores abundancias con un total de 19.958 individuos distribuidos en Athetini sp.1 con 16.068 individuos, *Coproporus pulchellus* con 1.752, Athetini sp.2 con 1.090 y *Amazoncharis* sp.1 con 1.048 individuos (Tabla 2).

Las localidades con las mayores abundancias entre las nueve localidades muestreadas fueron: Tumaco, Nariño, donde se encontraron 18.305 individuos correspondientes a 12 morfoespecies, 3.462 individuos de 18 morfoespecies en la localidad 5 (Corregimiento Río Quito, Quibdó), y en la localidad 3 no se registraron individuos (Tabla 1, 3).

De las 27 especies de palmas muestreadas solo en 18 se registraron Staphylinidae en sus inflorescencias, presentando mayor riqueza *Manicaria saccifera* con 18 (37,5%), *Phytelephas tenuicaulis* 11 (22,9%) y *Welfia regia* con nueve (18,7%). Las que presentaron menor número de morfoespecies fueron: *Socratea exorrhiza* con cinco (10,4%) y *Wettinia aequalis* con tres (6,2%); nueve especies de palmas con dos (4,2%) morfoespecies cada una y cuatro especies de palmas con una (2,1%) morfoespecie cada una (Figura 2). La riqueza de estafilínidos en las inflorescencias de las especies de palmas se distribuyó en ocho de nueve localidades (Tabla 2), sin embargo, los valores de todos

Tabla 2. Composición y abundancia por taxa de las morfoespecies de Staphylinidae presentes en las inflorescencias de las especies de palmas silvestres, en las nueve localidades, con sus respectivas abundancias

N°	Subfamilia/Tribu/ Gen/especie	Abund	Presencia									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	Aleocharinae Athetini Athetini sp.1	16.068										Pte Psc
2	Athetini sp.2	1.090										Pte
3	Athetini sp.3	58										Pte
4	Athetini sp.4	625										Pte
5	Athetini sp.5	429										Pte
6	Athetini sp.6	6										Pte
7	Athetini sp.9	9										Pte
8	Athetini sp.10	1						Msa				
9	Athetini sp.11	65	Wre									
10	Athetini sp.12	136						Msa				
11	Athetini sp.13	1	Attall									
12	Athetini sp.14	1							Attcu			
13	Athetini sp.16	1				Bga						
14	Athetini sp.17	1		Oba								
15	Athetini sp.18	1		Pde								
16	Athetini sp.19	1										Psc
17	Athetini sp.20	1							Wae			
18	Athetini sp.21	1							Wae			
19	<i>Amazoncharis</i> sp.1	1.048	Wre, Asst			Sex	Msa	Pse				
	Falagrini											
20	<i>Falagria</i> sp.1	6					Msa					
	Hoplandrini											
21	<i>Hoplandria</i> sp.1	1					Msa					
	OXYPODINI											
22	<i>Phloeopora</i> sp.1	85					Msa					
	Placusini											
23	<i>Placusa</i> sp.1	1				Sex						
	Paederinae											
	Paederini											
24	Paederini sp.1	46					Msa					
25	Paederini sp.2	3					Msa					
26	Paederini sp.3	2					Msa					
27	Paederini sp.4	2					Msa					
28	Paederini sp.5	1							Attcu			
29	Paederini sp.6	1				Bga						Pte
30	Paederini sp.7	1		Bco								
31	Paederini sp.8	1										Pte
32	<i>Lithocharis</i> sp.1	121	Wre				Msa					

Tabla 2. Composición y abundancia por taxa de las morfoespecies de Staphylinidae presentes en las inflorescencias de las especies de palmas silvestres, en las nueve localidades, con sus respectivas abundancias

Nº	Subfamilia/Tribu/ Gen/especie	Abund	Presencia								
			1	2	3	4	5	6	7	8	9
33	<i>Rugilus</i> sp.1 Staphylininae Staphylinini	2	Wre, Asst								
34	<i>Philonthina</i> sp.1	1	Wre								
35	<i>Xenopygus</i> cf.	7	Wre				Sex		Pse		
36	<i>Philonthus</i> sp.1	5						Msa	Pse		Pte
37	<i>Belonuchus</i> sp.3	86	Wre				Sex	Msa			
38	<i>Belonuchus</i> sp.4	24						Msa			
39	<i>Belonuchus</i> sp.5	194	Wra	Omi				Msa			
40	<i>Belonuchus</i> sp.6	2						Msa			
41	<i>Belonuchus</i> sp.10 TACHYPORINAE <i>Tachiporini</i>	1	Pde								
42	<i>Tachiporini</i> sp.1	1	Wqu								
43	<i>Tachiporini</i> sp.2	1							Wae		
44	<i>C. pulchellus</i>	1752	Wre	Omi				Msa			Pte
45	<i>C. aff. Ventriculus</i> OMALINAE	20									Pen
46	<i>Omalinae</i> sp.2	3						Msa			
47	<i>Omalinae</i> sp.3	1	Wra								
48	<i>Omalinae</i> sp.4	50					Sex				
	Total	21956									

Localidades:1. Estación ambiental el Amargal, Nuquí, Chocó; 2. Estación ambiental Tutunendo, Chocó; 3. Camino hacia Tutunendo, Chocó; 4. Corregimiento Pacurita, Quibdó, Chocó; 5. Corregimiento Río Quito, Quibdó, Chocó; 6. Parque Nacional de Utría, Río San Pichi Nuquí, Chocó; 7. Bahía Málaga, Valle del Cauca; 8. Reserva de Yotoco, Valle del Cauca; 9. Tumaco, Nariño

Palmas: (Attcu= *A. cuatrecasana*, Attall= *A. allenii*, Asma= *Asterogyne martiana*, Asst = *A. standleyanum*, Bco= *B. coloradonis*, Bho= *Bactris hondurensis*, Bga= *B. gasipaes*, Cnu= *Cocos nucifera*, Eol= *Euterpe oleracea*, Epr= *Euterpe precatoria*, Gca= *Geonoma calyptrogynoides*, Gin= *Geonoma interrupta*, Hel= *Hyospathe elegans*, Msa= *M. saccifera*, Oba= *O. bataua*, Omi= *O. minor*, Pte= *P. tenuicaulis*, Pse= *P. seemannii*, Pen= *P. ensiformis*, Pde= *P. decurrens*, Psc= *P. schultzeana*, Sex= *S. exorrhiza*, Swa= *Synechanthus warszewiczianus*, Wae= *W. aequalis*, Wra= *W. radiata*, Wre= *W. regia*, Wqu= *W. quinaria*

los estimadores no paramétricos fueron superiores a los valores observados (Tabla 4), por lo tanto, es probable que, si se incrementa el esfuerzo de muestreo, se incrementa también el número de morfoespecies de estafilínidos. El 98% de las morfoespecies de Staphylinidae se presentaron en las localidades ubicadas por debajo de los 500 m de altitud, encontrándose en una zona de vida de bosque muy húmedo tropical. *Coproporus* aff. *ventriculus* es la única especie que se registró por encima de los 1000 msnm, encontrándose en una zona de vida bosque pluvial tropical.

Especificidad. En el dendrograma, se observa la

formación de tres grupos de palmas que son visitadas por estafilínidos; en el grupo uno se evidencia la mayor similitud de estafilínidos entre *Phytelephas seemannii* y *Socratea exorrhiza* con 0,4 (40%) siendo baja debido a las interacciones dadas con la morfoespecie de Staphylinidae *Xenopygus* cf., que también visita la palma *Welfia regia*; en segundo lugar, las palmas *Oenocarpus minor* y *Wettinia radiata* con 0,34 (34%) de similitud dada por la interacción con la morfoespecie de Staphylinidae *Belonuchus* sp.5 conformando el grupo dos del dendrograma; mientras el grupo tres presenta una similitud de 0,09 (9%) siendo

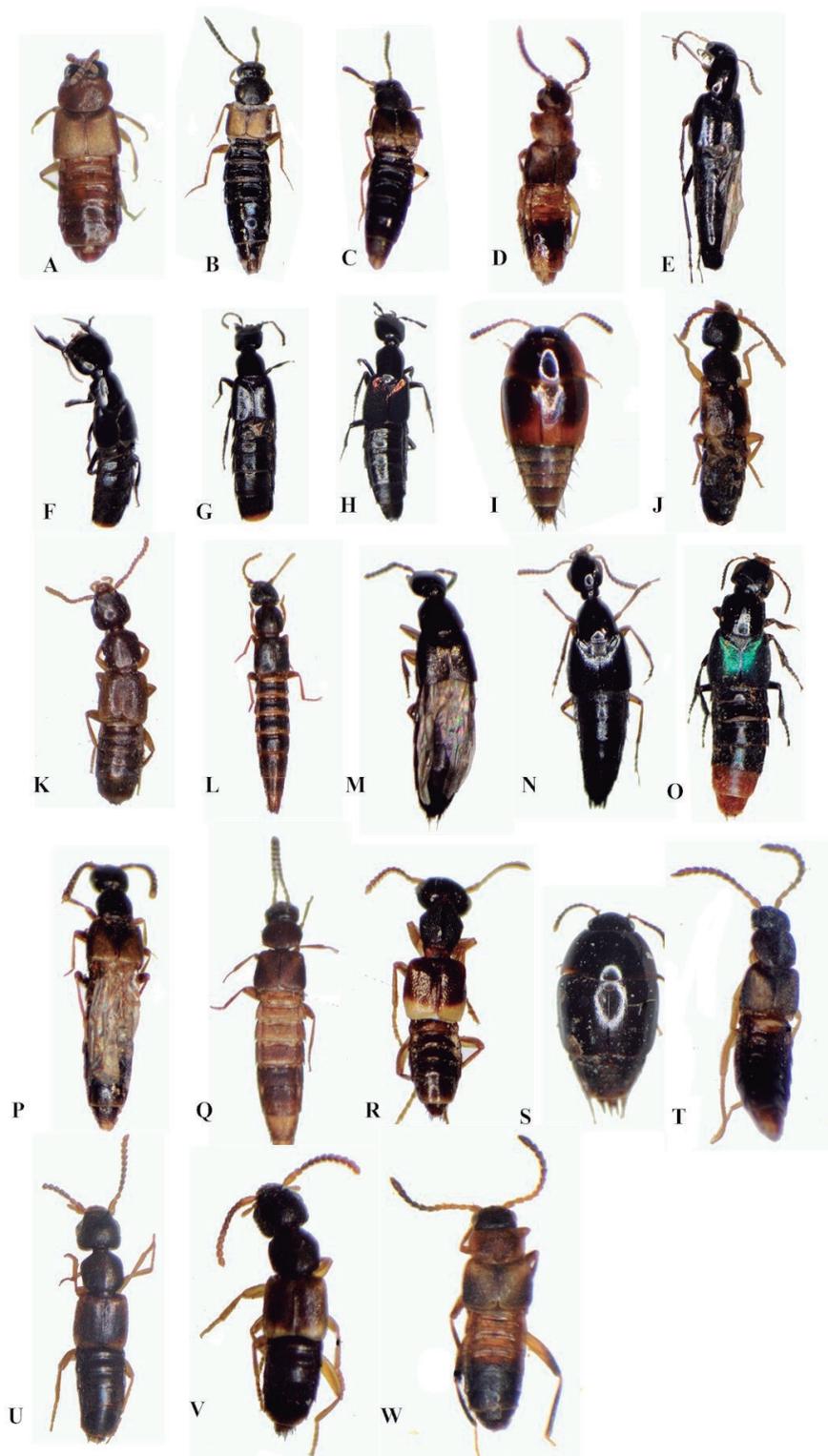


Figura 1. Principales especies de Staphilinidae visitantes de flores de palmas en el Pacífico colombiano. A: *Amazoncharis* sp.1, B: Athetini sp.11, C: Athetini sp.12, D: Athetini sp.13, E: *Belonuchus* sp.3, F: *Belonuchus* sp.4, G: *Belonuchus* sp.5, H: *Belonuchus* sp.6, I: *Coproporus pulchellus*, J: *Lithocharis* sp.1, K: Paederini sp.1, L: Paederini sp.3, M: *Philonthus* sp.1, N: Philonthina sp.1, O: *Xenopygus* cf., P: *Phloeopora* sp.1, Q: *Placusa* sp.1, R: *Rugilus* sp.1, S: *Coproporus* aff. *ventriculus*, T: Athetini sp.14, U: Paederini sp.6, V: Paederini sp.7, W: Athetini sp.17.

Tabla 3. Riqueza y abundancia de estafilínidos en las nueve localidades

Localidades	Riqueza	Abundancia
1. EA Amargal, Nuqui	16	160
2. EA Tutunendo, Quibdó	4	4
3. Camino hacia Tutunendo	-	-
4. Pacurita, Quibdó	7	8
5. Río Quito, Quibdó	18	3462
6. PNN, Utría	2	2
7. Bahía Málaga	5	5
8. Reserva, Yotoco	1	20
9. Tumaco	12	18305

EA= Estación Ambiental PNN=Parque Nacional Natural

Tabla 4. Estimativos no paramétricos de riqueza de morfoespecies de Staphylinidae

Estimador	Morfoespecies observadas	Morfoespecies estimadas	% de estimación de morfoespecies
Chao 2	48	155	31
ICE	48	153	31
Jackknife 2	48	113	42
Bootstrap	48	63	76

Tabla 5. Parámetros descriptivos de la red de interacciones

Red de Interacción	Parámetros descriptivos de la red de interacciones
1. Número de visitantes florales (Morfoespecies de Staphylinidae)	48
2. Número de palmas muestreadas	27
3. Número de especies de palmas visitadas	18
4. Número total de interacciones posibles	864
5. Número total de interacciones registradas	68
6. Porcentaje de interacciones	8
7. Conectancia	0.078 (7.8%)
8. Número promedio de interacciones entre especies de palmas	3.77
9. Número promedio de interacciones entre morfoespecie de Staphylinidae visitante	1.41
10. Densidad de interacciones	5.39

1, 2, 3, 4 y 5 indican las características relacionadas con la dimensión de la matriz
6, 7, 8, 9 y 10 son índices basados en la matriz cualitativa de interacciones (presencia/ ausencia de interacciones)

la más baja (Figura 3).

De las 27 especies de palmas silvestres en el Pacífico colombiano, la red solo incluyó 18 siendo las únicas visitadas por 48 morfoespecies de Staphylinidae conformando la red bipartita (Figura 4). Los parámetros descriptivos de la red de interacciones muestra que de 18 especies de palmas visitadas por estafilínidos, se obtuvieron en total 68 (8%) interacciones de 864 posibles (100%). El valor del índice de conectancia fue bajo, 0,078 (7,8%) (Tabla 5). El análisis de similitud ANOSIM arrojó un R de 0,89 ($p=0.0001$), este resultado muestra una diferencia significativa, lo que indica una baja similitud en la composición de morfoespecies de Staphylinidae entre las diferentes especies de palmas.

Especies de palmas

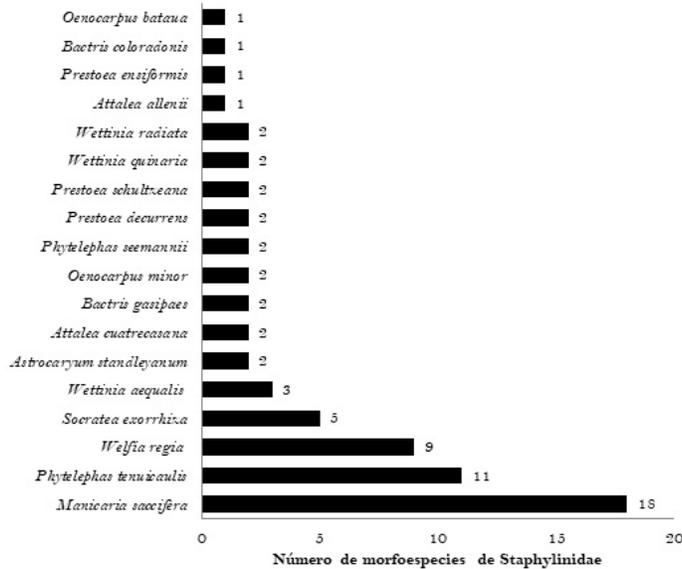


Figura 2. Riqueza específica de Staphylinidae en las especies de palmas muestreadas.

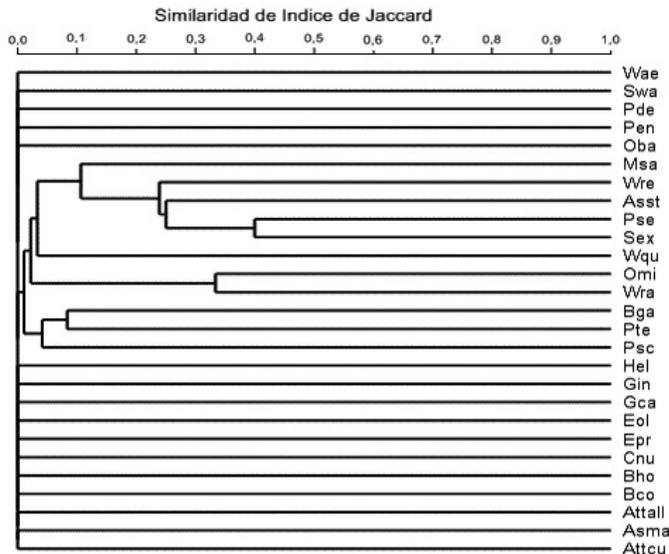


Figura 3. Similitud de morfoespecies de estafilínidos asociados a las inflorescencias palmas de silvestres.

Attcu = *A. cuatrecasana*, Attall = *A. allenii*, Asma = *Asterogyne martiana*, Asst = *A. standleyanum*, Bco = *B. coloradonis*, Bho = *Bactris hondurensis*, Bga = *B. gasipaes*, Cnu = *Cocos nucifera*, Eol = *Euterpe oleracea*, Epr = *Euterpe precatoria*, Gca = *Geonoma calyptrognoidea*, Gin = *Geonoma interrupta*, Hel = *Hyospathe elegans*, Msa = *M. saccifera*, Oba = *O. bataua*, Omi = *O. minor*, Pte = *P. tenuicaulis*, Pse = *P. seemannii*, Pen = *P. ensiformis*, Pde = *P. decurrens*, Psc = *P. schultzeana*, Sex = *S. exorrhiza*, Swa = *Synechanthus warscewiczianus*, Wae = *W. aequalis*, Wra = *W. radiata*, Wre = *W. regia*, Wqu = *W. quinaria*

Discusión

Composición y riqueza de estafilínidos.

La alta riqueza de especies de Staphylinidae se demuestra en el hecho de visitar otras familias y subfamilias de especies botánicas como Zingiberaceae (López-García *et al.* 2011); Aleocharinae y Heliconiaceae (Frank y Barrera 2010) donde se han informado la presencia de especies de la subfamilia de Staphylininae. Sin embargo, hay mayor registro de baja riqueza en Staphylinidae en un mayor número de plantas como Annonaceae (Gottsberger 1999), Araceae (Young 1986, Gibernau *et al.* 1999, García-Robledo *et al.* 2004), Aristolochiaceae (Burgess *et al.* 2004), Cyclanthaceae (Seres y Ramírez 1995), Ebenaceae, Magnoliaceae, Monimiaceae y Myristicaceae (Bernhardt 2000).

Las flores de las palmas son importantes en la sobrevivencia de insectos y otros animales; ellas ofrecen alimento y abrigo (Thum y Costa 1998), la familia Arecaceae presenta una importante asociación con especies de Staphylinidae (Henderson 1986, Bernal y Ervik 1996), destacándose interacciones como la polinización, depredación y saprofitia; hecho que, esto explica la visita de las especies de Staphylinidae a las 18 especies de palmas de las 27 muestreadas.

La alta riqueza de Staphylinidae en palmas es un fenómeno poco común porque ha sido evidenciada en muy pocas especies de palmas (Bernal y Ervik 1996, Barford *et al.* 2011), tal como se evidencia en este estudio con las especies *Manicaria saccifera*, *Phytelephas tenuicaulis* y *Welfia regia* (Figura 4). Estudios han documentado principalmente que especies de la subfamilia Phytelephantoideae como los géneros *Aphandra* y *Phytelephas* (Ervik *et al.* 1999) han registrado alta riqueza de Staphylinidae específicamente en las inflorescencias de *Aphandra natalia* (19 especies), *Phytelephas aequatorialis* (22), *Phytelephas macrocarpa* (11) y *Phytelephas seemannii* (4 especies) (Ervik *et al.* 1999); mientras que en este estudio para *Phytelephas seemannii*

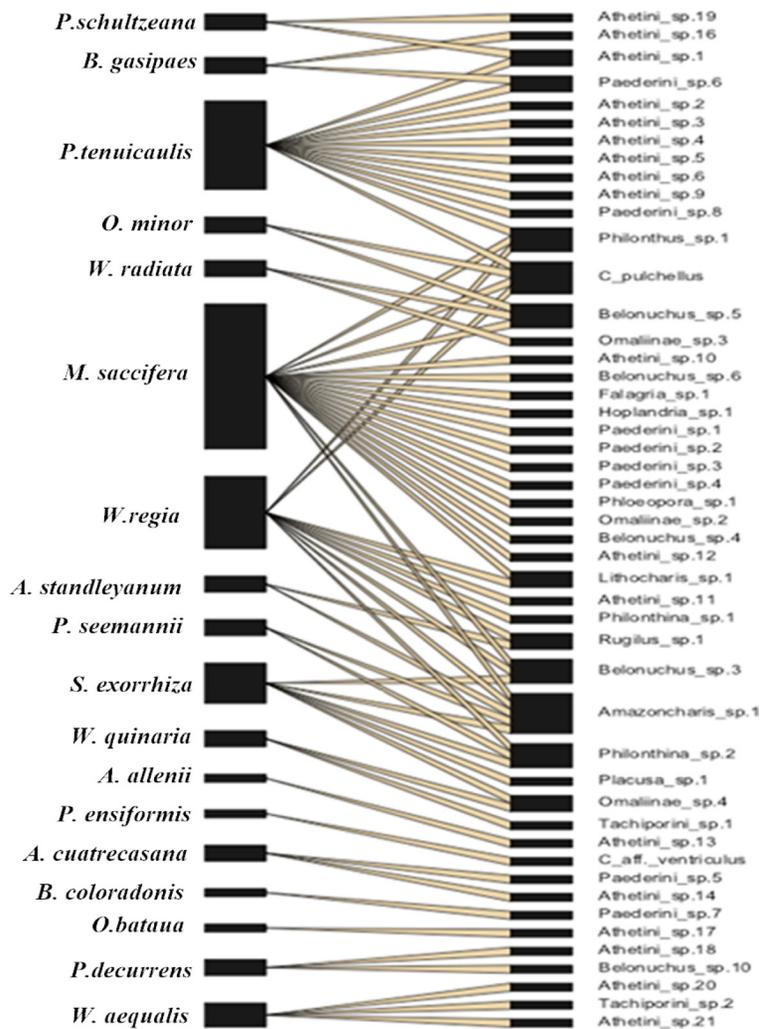


Figura 4. Red de interacción de especies de palmas y Staphylinidae visitantes florales en el Chocó Biogeográfico.

se registraron dos morfoespecies pero para *Phytelephas tenuicaulis* se registró la segunda riqueza más alta con 11. Contrario a lo registrado por Ervik *et al.* (1999) y Bernal y Ervik (1996), quienes encontraron que la subfamilia Phytelephantoideae presentó la mayor riqueza de especies de Staphylinidae. En el presente trabajo, fue *Manicaria saccifera* de la subfamilia Arecoideae, la especie de palma que contó con la mayor riqueza. Este resultado se debe probablemente a que las diferencias en la composición y la riqueza de morfoespecies de Staphylinidae asociadas con palmas, están determinadas en parte, por las características ambientales particulares en cada localidad. En la localidad de Río Quito, en el municipio de Quibdó, es común la presencia de la palma *Manicaria saccifera*; esta especie forma grandes poblaciones en el sotobosque de zonas bajas e inundadas o de nivel freático alto (Galeano y Bernal 2010); estas características de humedad alta son apropiadas para el esta-

blecimiento de poblaciones de especies de Staphylinidae (García *et al.* 2001, Navarrete-Heredia *et al.* 2002).

Respecto a la riqueza, Aleocharinae, está representada por 23 (48%) morfoespecies colectadas; esta alta riqueza concuerda con Navarrete-Heredia *et al.* (2002) quien afirma que especies de la subfamilia Aleocharinae son abundantes y dominantes en diferentes microhábitats especializados como las flores de especies de palmas; al igual que la riqueza destacada de las 10 (21%) morfoespecies de la subfamilia Paederinae y 8 (17%) de la subfamilia Staphylininae, siendo unas de las subfamilias con mayor número de especies alrededor del mundo (Navarrete-Heredia *et al.* 2002).

La alta abundancia registrada de *Phytelephas tenuicaulis* y *Manicaria saccifera* en este estudio, coincide con el de Núñez-Avellaneda y Rojas-Robles (2008) quienes registraron una alta abundancia en pocas especies y una baja abundancia en la mayoría de especies de visitantes florales en *Oenocarpus bataua*. En otro estudio en la Reserva del Ducke en la Amazonia brasileña KÜchmeister *et al.* (1997) registró 1.000 individuos de una sola morfoespecie de Staphylinidae en la palma *E. precatória*, mientras que en este estudio para la misma especie de palma no se registró ninguna morfoespecie de Staphylinidae; en este caso se puede sugerir que el aislamiento espacial o geográfico permite diferencias ambientales y ecológicas dando como resultados diferentes preferencias en insectos visitantes. La alta abundancia registrada en la localidad 9 es debido a la presencia de la especie de palma *Phytelephas tenuicaulis*, palma que registra 11 morfoespecies de las 12 registradas en las tres especies de palmas muestreadas en esta localidad. Para Ervik *et al.* (1999) el género *Phytelephas*

presenta características morfológicas, fenológicas y recompensas que permiten la presencia de especies de Staphylinidae con altas abundancias.

Las zonas de vida de bosque muy húmedo tropical y pluvial tropical que presentan las nueve localidades proporcionan ambientes y condiciones especializados para las especies de Staphylinidae como las flores (Navarrete-Heredia *et al.* 2002); en el caso de la inflorescencia de la especie de palma *Phytelephas seemannii* crece rápidamente durante la antesis donde se acumula grandes cantidades de agua, pudriéndose rápidamente después de la floración, ofreciendo tejidos suaves estos microhábitats muy húmedos, grandes cantidades de polen y sitios para el desarrollo de las etapas de vida de las especies de Staphylinidae como del género *Amazoncharis* (Bernal y Ervik 1996). Teniendo en cuenta lo anterior, en este estudio la morfoespecie *Amazoncharis* sp.1 (Aleocharinae) se encontró en cinco especies de palmas incluyendo *Phytelephas seemannii* distribuidas en cuatro localidades, demostrando ser una especie generalista o polífaga, aunque no se ha evidenciado si para las cuatro especies de palmas *Socratea exorrhiza*, *Astrocaryum standeleanum*, *Welfia regia* y *Manicaria saccifera* lleve a cabo su ciclo de vida y efectuó el papel de polinizador como sucede con *Phytelephas seemannii*. En general, cabe destacar que las anteriores especies de palmas se encontraron en el departamento del Chocó, siendo una región de alta pluviosidad (Gentry 1986), y donde se encuentra la mayor proporción de palmas por área respecto a las demás regiones del país y del mundo (Gentry 1990); lo anterior, junto con los recursos ofrecidos por las especies de palmas, permite indicar el porqué de la presencia de especies de Staphylinidae.

Especificidad. Los valores de similitud obtenidos tanto con el dendrograma como con el análisis de similitud (ANOSIM) indican especificidad de morfoespecies de Staphylinidae con las inflorescencias de las diferentes especies de palmas donde fueron registradas (Figura 3). En el establecimiento de la especificidad se debe principalmente a los recursos ofrecidos, pues la visita de los insectos a las inflorescencias, está relacionada con la oferta de sitios de cópula, desarrollo de su ciclo de vida y alimentación (Navarrete-Heredia *et al.* 2002, Amat 2007), cumpliendo así, funciones como la polinización (Seres y Ramírez 1995, Bernal y Ervik 1996,

Gibernau *et al.* 1999, Gottsberger 1999, Bernhardt 2000, Navarrete-Heredia *et al.* 2002), la depredación (Navarrete-Heredia *et al.* 2002, Burguess *et al.* 2004, Frank y Barrera 2010), y la saprofagia (Sanabria *et al.* 2008). En el presente estudio, y a juzgar por su gran abundancia, *Athetini* sp.1 actúa posiblemente como polinizador pese a ser también polívoro (Bernhardt 2000, Sanabria *et al.* 2008); en este caso el consumo de polen puede ser una interacción positiva para la planta porque mediante este mutualismo facultativo, las palmas se benefician de los servicios de la polinización por parte de las especies de Staphylinidae, a pesar de que cierta parte del polen sea consumido (Strauss 1997)

La alta riqueza y especificidad de especies de Staphylinidae que interactúan con *Phytelephas tenuicaulis* es una posible evidencia de adaptaciones morfológicas y fenológicas, así como de las recompensas ofrecidas a los visitantes florales (Knudsen *et al.* 2001). Un ejemplo es la subfamilia Phytelephantoidae que comprende los géneros *Ammandra*, *Aphandra* y *Phytelephas* (Ervik *et al.* 1999); el género *Phytelephas* presenta la característica que sus especies registran visitantes de la familia Staphylinidae, siendo atraídos por el principal componente aromático llamado p-metil anisol (Ervik *et al.* 1999). Por lo tanto, existe la posibilidad de que los componentes aromáticos ofrecidos por la palma *Manicaria saccifera* sean similares a los de *Phytelephas seemanni* y *Phytelephas tenuicaulis*, porque esta especie de palma presenta la mayor riqueza de morfoespecies de las 18 muestreadas en el Pacífico colombiano. Este estudio registra por primera vez la presencia de morfoespecies de Staphylinidae en *Manicaria saccifera* siendo el registro con el mayor número de morfoespecies seguido de *Phytelephas tenuicaulis* y *Welfia Regia*, donde se destaca la especie *Coproporus pulchellus* visitando principalmente a las anteriores especies de palmas incluyendo a *Oenocarpus minor*. Así lo registraron también Ervik *et al.* (1999) en Ecuador con el mismo género *Coproporus* sp.1 en las palmas *Phytelephas macrocarpa*, *Aphandra natalia* y *Astrocaryum urostachys* y la morfoespecie *Philonthus* sp.4 en la palma *Phytelephas macrocarpa*. En este trabajo, se encontró a la morfoespecie 1 del género *Philonthus* en la especie de palma *Phytelephas tenuicaulis*.

En el occidente de Ecuador, Ervik y Feil (1997) registraron en la especie de palma *Prestoea schult-*

zeana a *Hoplomicra* sp.1 (Aleocharinae), morfoespecie no muy común; mientras que en este estudio se registró en esta misma palma a la morfoespecie sp.1 del género *Athetini* perteneciendo a la misma subfamilia a la que pertenece *Hoplomicra* sp.1, lo cual puede tratarse de una especie del mismo género; sin embargo, para este trabajo, la identificación para la subfamilia Aleocharinae se pudo hacer sólo hasta nivel de tribu.

Henderson *et al.* (1985) reportó en Venezuela que gran cantidad de *Phyllotrox* sp. y *Mystrops* (Coleoptera) visitaron a la especie de palma *Socratea exorrhiza* sin reportar especies de Staphylinidae; en tanto que en este estudio se reporta por primera vez la presencia a las morfoespecies *Xenopygus* cf. y *Amazoncharis* sp.1. En otro estudio (Bernal y Ervik 1996), en el Chocó colombiano reportaron a tres especies del género *Amazoncharis* (*Amazoncharis* sp.9, 10 y 11) como polinizadores de la especie de palma *Phytelephas seemanni*, coincidiendo con este trabajo donde también se encontró al mismo género *Amazoncharis* de Staphylinidae en la misma especie de palma, mientras que para *Welfia regia* en el mismo estudio de Bernal y Ervik (1996), registraron tres especies del género *Amazoncharis* sin confirmar; en cambio, para este estudio se registró por primera vez las morfoespecies *Amazoncharis* sp.1 y *Athetini* sp.12 en la especie de palma *Welfia regia*.

Según lo reporta Jordano (1987), la conectancia disminuye si la riqueza de especies es baja. El valor bajo de conectancia encontrado en este trabajo, se debe a que quizás la riqueza de las especies de Staphylinidae fue baja. Por lo tanto, el bajo valor de la conectancia significa que las posibles conexiones en la red entre especies de Staphylinidae y especies de palmas, son posiblemente un indicador de ensamblajes específicos debido a que valores altos de conectancia indican sistemas de polinización generalista (Barrios *et al.* 2010). Finalmente, se puede concluir que la especificidad para la mayoría de morfoespecies de Staphylinidae para cada una de las inflorescencias de las especies de palmas mostrada en este estudio es débil, debido a las bajas abundancias; sin embargo, sólida para las morfoespecies de Staphylinidae *Athetini* sp.2, *Athetini* sp.4 y *Athetini* sp.5 que presentaron altas abundancias en la inflorescencia de la especie de palma *Phytelephas tenuicaulis*.

Conclusiones

- Las subfamilias Staphylininae, Aleocharinae y Paederinae presentaron la mayor riqueza en las inflorescencias de las especies de palmas silvestres.
- El nivel de identificación taxonómica de la composición de las morfoespecies de Staphylinidae asociados con las palmas silvestres del Pacífico colombiano, solo fue posible hasta grupos taxonómicos superiores como subfamilia, tribu, subtribu y en menor porcentaje a nivel de género y especie.
- *Manicaria saccifera*, *Phytelephas tenuicaulis*, y *Welfia regia* fueron las especies de palmas con la mayor riqueza de estafilínidos en el Pacífico colombiano.
- Ocho de las nueve localidades de las zonas de vida de bosque muy húmedo tropical (bmh-T) y bosque pluvial tropical (bp-T), presentaron los mayores porcentajes de morfoespecies de Staphylinidae.
- De las 48 morfoespecies de Staphylinidae que visitan las inflorescencias de las palmas solo 11 visitan más de una especie de palma. De las 37 morfoespecies que visitan a una sola especie de palma solo *Athetini* sp.2, *Athetini* sp.4 y *Athetini* sp.5 presentaron altas abundancias en la inflorescencia de la palma *Phytelephas tenuicaulis*.
- La composición de estafilínidos para cada una de las inflorescencias de las palmas es específica, muy pocas morfoespecies visitan más de una sola especie de palma y las que lo hacen, visitan especies de palmas no emparentadas cercanamente sino a nivel de familia.

Literatura citada

- Amat GG. 2007. *Fundamentos y métodos para el estudio de los insectos*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia; 162 pp.
- Ashe JS. 1994. Evolution of aedeagal parameres of *Aleocharine staphylinids* (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae). *Can Entomol.* 126(3): 475-91. Disponible en: <https://doi.org/10.4039/Ent126475-3>
- Barford AS, Hagen M, Borchsenius F. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Ann Bot.* 108(8): 1503-16. Disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21831852>
- Barrios Y, Ramírez N, Ramírez E, Sánchez E, Del Castillo R. 2010. Importancia de los polinizadores en la reproducción de seis especies de subpáramo del Pico Naiguatá

- (Parque Nacional El Ávila, Venezuela). *Acta Bot Venezuel.* 33 (2): 213-31. Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=86219465004>
- Bernal R, Ervik F. 1996. Floral biology and pollination of the Dioecious pal (*Phytelephas seemannii*) en Colombia: An adaptation to staphylinid beetles. *Biotropica.* 28 (4B): 682-96.
- Bernhardt P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Plant Syst Evol.* 222 (1-4): 293-320. Disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00984108>
- Burguess KS, Singfield J, Meléndez V, Kevan PG. 2004. Pollination biology of *Aristolochia grandiflora* (Aristolochiaceae) in Veracruz, México. *Ann Missouri Bot Gard.* 91 (2): 346-56. Disponible en: https://www.jstor.org/stable/3298612?seq=1#page_scan_tab_contents
- Caron E, De Castro JC, Silva MR, Ribeiro-Costa CS. 2016. Phylogeny and revision of a colorful Neotropical genus of rove beetles: *Xenopygus bernhauer* (Coleoptera: Staphylinidae). *Zootaxa.* 4138 (1): 59-82. Disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27470752>
- Chani-Posse M. 2014. An illustrated key to the New World genera of Philonthina Kirby (Coleoptera: Staphylinidae), with morphological, taxonomical and distributional notes. *Zootaxa.* 3755 (1): 62-86. Disponible en <https://biotaxa.org/Zootaxa/article/view/zootaxa.3755.1.3>
- Colwell R, Coddintong JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 345 (1311): 101-18. Disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7972351>
- Ervik F, Tollsten L, Knudsen JT. 1999. Floral scent chemistry and pollination ecology in phytephantoid palms (*Areceaceae*). *Plant Syst Evol.* 217(3-4): 279-97. Disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00984371>
- Ervik F, Feil JP. 1997. Reproductive biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. *Biotropica.* 29 (3): 309-17. Disponible en: https://www.jstor.org/stable/2389146?seq=1#page_scan_tab_contents
- Frank JH, Barrera R. 2010. Natural history of *Belonuchus Nordmann* spp. and allies (Coleoptera: Staphylinidae) in *Heliconia* L. (Zingiberales: Heliconiaceae) flower bracts. *Insecta Mundi* 0110: 1-12. Disponible en: <http://digitalcommons.unl.edu/insectamundi/634/>
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9. Disponible en: https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- Henderson A, Galeano G, Bernal R. 1995. *Field Guide to the palms of the Americas*. Princeton Princeton University Press; 352 pp.
- Henderson A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Bot Rev.* 52 (3): 221-59. Disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02860996>
- Galeano G, Bernal R. 2010. *Palmas de Colombia. Guía de Campo*. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá; 688 pp.
- García-Robledo C, Kattan G, Murcia C, Quintero-Marín P. 2004. Beetle pollination and fruit predation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia. *J Trop Ecol.* 20 (4): 459-69. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0266467404001610>
- García R, Armbrrecht I, Ulloa-Chacón P. 2001. Staphylinidae (Coleoptera): Composición y mirmecofilia en bosques secos relictuales de Colombia. *Folia Entomol Mex.* 40 (1):1-10. Disponible en: <http://hormigas.univalle.edu.co/pdf/Staphylinidae%20Composocion%20y%20Mirmecofilia.pdf>
- Gentry AH. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. *Caldasia.* 15 (71-75): 71-91. Disponible en: <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/35010/35267>
- Gentry A. 1990. La región del Chocó. In: *Selva húmeda de Colombia*. Bogotá: Villegas Editores; pp: 41-8.
- Gibernau M, Barabé D, Cerdan P, Dejean A. 1999. Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. *Int J Plant Sci.* 160 (6): 1135-43. Disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10568780>
- Gottsberger G. 1999. Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. *Plant Species Biol.* 14: 143-52.
- Grebennikov VV, Newton AF. 2009. Good-bye Scydmaenidae, or why the ant-like stone beetles should become megadiverse *Staphylinidae sensu latissimo* (Coleoptera). *Euro J Entomol.* 106 (2): 275-301. doi: 10.14411/eje.2009.035
- Guimarães PRJr, Rico-Gray V, Oliveira PS, Izzo TJ, dos Reis SF, Thompson JN. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Curr Biol.* 17 (20): 1787-803.
- Gutiérrez-Chacón C, Ulloa-Chacón P. 2006. Composición de estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) asociados a hojarasca en la cordillera Oriental de Colombia. *Folia Entomol Mex.* 45(2): 69-81. Disponible en: <http://www.redalyc.org/html/424/42445201/>
- Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am Naturalist.* 129 (5): 657-77. Disponible en: https://www.jstor.org/stable/2461728?seq=1#page_scan_tab_contents
- Knudsen JT, Tollsten L, Ervik F. 2001. Flower scent and pollination in selected neotropical palms. *Plant Biol.* 3: 642-53. Disponible en: <https://doi.org/10.1055/s-2001-19366>
- Küchmeister H, Silberbauer-Gottsberger I, Gottsberger G. 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Pl Syst Evol.* 206 (1-4): 71-97. Disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007%2FBF00987942>
- López-García MM, Méndez-Rojas DM, Cárdenas R. 2011. Staphylinidae y Nitulidae (Coleoptera) asociados a inflorescencias de *Etilingera elatior* (Zingiberaceae). *Rev Colomb Entomol.* 37 (1): 357-9. Disponible en: <http://www.sciebo.org.co/pdf/rcen/v37n2/v37n2a33.pdf>
- Navarrete-Heredia JL, Newton AF, Thayer MK, Ashe JS, Chandler DS. 2002. *Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México*. Guadalajara: Uni-

- versidad Guadalajara y CONABIO; 401 pp.
- Newton FA, Gutiérrez-Chacón C, Chandler DS. 2005. Checklist of the Staphylinidae (Coleoptera) of Colombia. *Biota Colomb.* 6 (1): 1-72.
- Newton AF, Thayer K, Ashe JS, Chandler DS. 2000. Staphylinidae Latreille. In: American Beetles, Volumen 1 Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Sataphyliniformia. Arnett RHJr, Thomas MC (eds). Boca Raton: CRC Press; pp: 272-418.
- Núñez LA, Carreño J. 2016. Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del Moriche (*Mauritia flexuosa*: Arecaceae) en Colombia. En: *Morichales, cananguachales y otros palmares inundables de Suramérica*. Parte II. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH); 285 pp.
- Núñez LA. 2014. *Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica*. Tesis Doctoral en Ciencias. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia; 348 pp. Disponible en: <http://www.bdigital.unal.edu.co/39647/1/1190858.2014.pdf>
- Núñez-Avellaneda L, Rojas-Robles R. 2008. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma mil pesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia* 30 (1): 101-25. Disponible en: <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/39132>
- Ollerton J. 2006. "Biological Barter": patterns of specialization compared across different mutualisms. pp. 411-35. In: Waser NM, Ollerton J (Eds.). *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization*. Chicago: University of Chicago Press Books.
- Sanabria C, Armbrrecht I, Gutiérrez-Chacón C. 2008. Diversidad de estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) en cinco sistemas productivos de los Andes colombianos. *Re Colomb Entomol.* 34 (2): 217-23. Disponible en: <http://www.scielo.org.co/pdf/rcen/v34n2/v34n2a15.pdf>
- Seres A, Ramírez N. 1995. Biología floral y polinización de algunas monocotiledóneas de un bosque nublado venezolano. *Ann Missouri Bot Garden.* 82 (1): 61-81. Disponible en: <http://biostor.org/reference/12967>
- Strauss SY. 1997. Floral character link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology.* 78 (6): 1640-5. Disponible en: https://www.jstor.org/stable/2266088?seq=1#page_scan_tab_contents
- Thum AB, Costa EC. 1998. Entomofauna visitante das inflorescencia de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassm. (Palmae). *Rev Faculd Zootec, Vet Agronomia Uruguaiana.* 5 (1): 43-7.
- Villareal H, Álvarez M, Córdoba S, Escobar F, Fagua G, Gast F, et al. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. 2ª ed. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; 236 pp. Disponible en: https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/pdf/villareal_et_al_2004.pdf