Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias Básicas
Escuela de Biología

Tesis presentada para optar al grado de

Licenciatura en Biología con énfasis en Botánica

Polinización en el género de palmas dioicas *Chamaedorea* (Arecaceae): comprendiendo la interacción entre anemofilia y entomofilia

Luis Diego Ríos Reyes

A64729

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2014

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

_____
Alfredo M. Cascante Marín, Ph.D.
Director de tesis

_____
Eric Fuchs Castillo, Ph.D.
Lector de tesis

_____
Gerardo Ávalos Rodríguez, Ph.D.
Lector de tesis

_____
Jorge Lobo Segura, Ph.D.
Miembro del tribunal examinador

_____
Javier Trejos Zelaya, Ph.D.
Decano de la Facultad de Ciencias Básicas y Presidente del tribunal

_____
Luis Diego Ríos Reyes
Postulante

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por el incansable e incondicional apoyo. Este trabajo es para ellos.

A mis amigos por la paciencia, el afecto y las palabras de aliento.

A Gerardo Ávalos, Elmer García, Axel Retana y Jorge Lobo por discusiones y comentarios acerca del tema. A Laurence Mound de CSIRO (Thysanoptera), a Ángel Solís de INBio (Coleoptera) y a Paul Hanson (Hymenoptera) por la identificación de insectos. A Donald Hodel (Universidad de California) por su contribución al análisis morfológico. Al personal de la Universidad para la Paz y el Campo Escuela Iztarú, por permitir realizar el trabajo de campo en las Zonas Protectoras. Gracias a todos los asistentes de campo: Alejandro Montero, David Vargas, Carolina Campos, Jennifer Sánchez, Carolina Ovares, Margarita Loría, Andrés Quesada, Viktoria Bogantes, Genuar Nuñez, Aldo Farah, Elena Vásquez, Wendy Solís, Christian Trejos.

Especialmente, quiero agradecer a Alfredo Cascante y Eric Fuchs por presentarme el tema en un principio y por sobretodo, enseñarme la pasión por la ciencia y su genuino valor. Estaré eternamente agradecido y en deuda con ambos.

Finalmente, le agradezco a Ana I. Alvarado por su apoyo en el desvelo, su amistad, su cariño y compañía.

Nada hubiera sido posible sin la Universidad de Costa Rica. Infinitas gracias a la U.

ÍNDICE GENERAL

Página

1. INTRODUCCIÓN……1

1.1 Marco teórico……...1

1.2 Antecedentes……2

1.2.1 Polinización en palmas……...2

1.2.2 El género *Chamaedorea*……3

1.2.3 Estudios sobre polinización en *Chamaedorea*……...…4

1.3 Justificación……..6

2. OBJETIVOS……...9

2.1. Objetivo principal……9

2.2 Objetivos específicos……9

3. MATERIALES Y MÉTODOS……10

3.1 Sitios de estudio……..10

3.2 Especies de estudio……10

3.3 Metodología……12

3.3.1. Sistema de polinización y éxito reproductivo……12

3.3.2. Polinización abiótica……...15

3.3.3 Vectores de polinización biótica……..15

3.3.4. Diversidad floral y síndromes de polinización dentro de *Chamaedorea*……17

4. RESULTADOS……19

4.1. Éxito reproductivo y polinización…….19

4.2. Polinización biótica……...20

4.3. Síndromes de polinización en *Chamaedorea*……22

5. DISCUSIÓN……23

5.1 Polinización biótica……23

5.2 La thripofilia como síndrome de polinización……...27

5.3 Ambofilia en *Chamaedorea*……...29

5.4 Alcances y limitaciones del análisis morfológico……..30

5.5 Implicaciones para la evolución de la polinización en *Chamaedorea*……...31

5.6 Polinización y conservación en *Chamaedorea*……..34

6. CONCLUSIONES……35

7. BIBLIOGRAFÍA……..……35

LISTA DE CUADROS

Cuadro I. Principales rasgos florales de las cuatro especies de *Chamaedorea* en este estudio……..56

Cuadro II. Matriz binaria de los 18 rasgos florales y de inflorescencias para 52 especies de *Chamaedorea* utilizados en el análisis de conglomerados. 1 = presencia; 0 = ausencia del rasgo. Las letras se refieren a los rasgos de flores e inflorescencia (ver métodos)……..57

Cuadro III. Visitadores florales de las especies de *Chamaedorea*. + = abundante; ± = frecuente; - = poco frecuente; **O** = ausente……..59

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Tratamientos de polinización: (A) Exclusión de insectos, (B) Apomixis, (C) Polinización natural y (D) Exclusión insectos grandes (nótese el tubo de entrada indicado con la flecha)……..……..48

Figura 2. Trampa para recolectar polen transportado por viento. El porta-objetos de vidrio está recubierto con glicerogelatina teñida con fucsina en la parte central……...49

Figura 3. Diagrama de los rasgos de inflorescencia y florales utilizados para el análisis de síndrome de polinización……..49

Figura 4. Producción de frutos en tratamientos de exclusión de polinizadores y condiciones de polinización natural en cuatro especies de *Chamaedorea* en (A) La Carpintera y (B) El Rodeo, Costa Rica. Las barras verticales indican el error estándar. Las letras distintas representan diferencias significativas según una prueba de Mann-Whitney (p = 0.0167, corrección de Bonferroni)……50

Figura 5. Distribución temporal del polen de *Chamaedorea* transportado por viento en El Rodeo (A) y La Carpintera (B), Costa Rica. El periodo de medición fue de noviembre 2010 a enero del 2011 y marzo a mayo a 2011, respectivamente. Datos de 4 estaciones, durante 14 fechas de muestreo en El Rodeo y cinco fechas en La Carpintera. Los valores corresponden al promedio de granos por trampa ±error estándar (líneas verticales)……51

Figura 6. Granos de polen de (A) *Chamaedorea costaricana*, (B) *C. macrospadix*, (C) *C. tepejilote* y (D) *C. pinnatifrons*. Barras de escala = 10 µm……..52

Figura 7. Porcentaje de individuos adultos (gris oscuro) y juveniles (gris claro) de *Brooksithrips chamaedoreae* (Thysanoptera: Thripidae) en inflorescencias estaminadas en antesis (A) y senescencia (B) de las cuatro especies de estudio……52

Figura 8. (A) Inflorescencia estaminada de *Chamaedorea tepejilote* con thrips; (B) la misma inflorescencia días después, evidenciando daño por thrips en el raquis (los puntos blancos en el raquis son thrips juveniles); (C) flores pistiladas de *C. tepejilote* visitadas por thrips; (D) un adulto de *Brooksithrips chamaedoreae* deambulando entre las flores estaminadas de C. tepejilote, las estructuras blancas corresponden a las anteras; (E) thrips juveniles (señalados con flechas) en flores estaminadas de *C. tepejilote* . Barra de escala: A-C = 10 mm, D = 5 mm, E = 2 mm……...53

Figura 9. Segmentos de espigas de una inflorescencia pistilada de *Chamaedorea pinnatifrons* mostrando grupos de flores donde se observa la acumulación de polen entre y sobre las pétalos (apariencia pulverulenta blanca). El polen fue liberado espontáneamente de las anteras luego de que la inflorescencia se aisló dentro de una bolsa plástica durante el periodo de antesis. La imagen del recuadro muestra la inflorescencia completa. Barra de escala = 10 mm…….54

Figura 10. (Derecha) UPGMA de 52 especies de *Chamaedorea* a partir de rasgos florales y de inflorescencia relacionados con polinización por viento e insectos. (Izquierda) Matriz de sombras para las mismas especies mostrando los rasgos analizados. Las áreas sombreadas representan el estado del caracter asociado con la polinización por insectos. Las letras se refieren a los rasgos de flores e inflorescencia (ver métodos) y los caracteres con la menor contribución a la separación de los grupos no se muestran…….……..55

RESUMEN

La polinización de especies dioicas se ha relacionado habitualmente con polinización por viento y polinizadores poco especializados. En palmas (Familia Arecaceae o Palmae) la presencia de especies dioicas se restringe a las tribus Lepidocaryeae, Ceroxyleae, Phytelepheae y Chamaedoreae. El género *Chamaedorea* consta de palmas de sotobosque, siendo exclusivo de bosques neotropicales. Estudios recientes de su polinización sugieren que el viento y los insectos realizan la polinización de manera separada. Sin embargo, los resultados de estas investigaciones son poco concluyentes y la extensa variabilidad de la morfología floral del género sugiere una amplia diversidad de modos de polinización. Con el propósito de evaluar esta hipótesis, se analizó la polinización de *C. costaricana*, *C. macrospadix* y *C. tepejilote* en el bosque premontano de El Rodeo (Valle Central Occidental, San José) en la temporada 2010-2011 y de *C. pinnatifrons* en el bosque montano de La Carpintera (Valle Central sureste, Cartago) durante dos periodos reproductivos (2011 y 2012). Se realizaron experimentos de exclusión de polinizadores, observaciones en inflorescencias y pruebas para comprobar que el polen es transportado por viento. De igual manera, para establecer la variación de síndromes de polinización dentro del género se efectuó un análisis morfológico con 18 rasgos florales y de inflorescencia en 52 especies. Los rasgos se analizaron con un Análisis de Conglomerados y se seleccionaron por su asociación con los síndromes de polinización por viento (anemofilia) e insectos (entomofilia). Los experimentos de exclusión mostraron que tanto el viento como los insectos, principalmente el thrips *Brooksithrips chamaedoreae* (Thysanoptera: Thripidae) polinizan las especies de estudio. Los thrips utilizaban las inflorescencias estaminadas como sitio para alimentación, apareamiento y ovoposición,

polinizando las flores pistiladas por engaño. Los insectos capturados en flores pistiladas transportaban polen en su cuerpo, mientras que las trampas demostraron que el polen es transportado también por viento. El análisis morfológico indicó tres grupos principales: un grupo con mayoría de rasgos asociados a anemofilia; otro con mayor cantidad de rasgos ligados a entomofilia; mientras que la mayoría de especies evidenciaron una combinación de rasgos. Los resultados sugieren que la polinización en las palmas dioicas *Chamaedorea* no es una dicotomía, sino que existe una combinación de síndromes de polinización, con algunas especies polinizadas por insectos, otras por viento, y la mayoría polinizadas por ambos vectores en un sistema denominado "ambofilia". Los resultados se contraponen a lo demostrado en investigaciones anteriores acerca de la polinización en este grupo de palmas. Falta aún por determinar si la ambofilia en *Chamaedorea* es una estrategia evolutivamente estable, o si más bien representa un estado transicional de entomofilia a anemofilia, o viceversa.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Marco teórico

Las angiospermas muestran una amplia diversidad de sistemas de expresión sexual (Barrett 2002). La típica flor angiosperma es hermafrodita, es decir, posee ambos sexos; sin embargo, muchas especies presentan flores unisexuales, ya sea en plantas hermafroditas (monoicas) o en plantas unisexuales (dioicas) (Glover 2007). Las plantas dioicas se encuentran en casi todos los grupos de plantas con flor y constituyen el 6% de las especies de angiospermas (Renner y Ricklefs 1995). Los bosques tropicales suelen presentar una mayor frecuencia de especies dioicas que los bosques de zonas templadas (Bawa 1980, Fox 1985). Esto se ha relacionado con una mayor incidencia de especies de hábito leñoso y perenne (Bawa 1980, Renner y Ricklefs 1995). Se ha asumido que en el hábito leñoso y perenne la probabilidad de autofertilización es mayor, lo que ha generado una presión selectiva hacia el dioicismo (Bawa 1980). En zonas tropicales la polinización de este tipo de especies se ha asociado comúnmente con polinizadores generalistas (p.ej., abejas, moscas, escarabajos) y polinización por viento, este último especialmente en zonas templadas (Bawa 1980, Renner y Fiel 1993). Los insectos generalistas presentan una baja discriminación en sus preferencias florales, por lo que son más propensos a visitar los morfotipos florales que no ofrecen recompensa (i.e., flores pistiladas) (Charlesworth 1993, Bullock 1994).

En zonas tropicales, las palmas (familia Arecaceae Schultz Sch. o Palmae Juss.) representan elementos estructurales conspicuos y abundantes de la vegetación (Dransfield *et al.* 2008). Dicha familia está compuesta principalmente por especies hermafroditas y monoicas. Sin embargo, el género de palmas dioicas *Chamaedorea* Willd. destaca como el

grupo Neotropical más importante debido a su amplia distribución (México a Bolivia), su elevado número de especies (107 spp.) y su potencial económico (Hodel 1992a; Govaerts *et al*. 2013).

1.2. Antecedentes

1.2.1. Polinización en palmas

Históricamente, las palmas fueron consideradas como polinizadas por viento (síndrome de anemofilia) debido a la presencia de flores inconspicuas, la producción en alto número de polen pequeño y pulverulento, así como la presencia de diclínia (todos los miembros de una población no son regularmente hermafroditas) (Good 1956, Stebbins 1974). No obstante, Henderson (1986) demostró que la mayoría de especies son polinizadas por escarabajos (síndrome de cantarofilia), abejas (síndrome de melitofilia) y moscas (síndrome de miofília). Henderson (1986) señala que la polinización por viento es un fenómeno muy raro y evolutivamente derivado dentro de la familia. Veinticinco años después, Barfod *et al*. (2011) señalan de nuevo que los escarabajos son el principal polinizador dentro de la familia, aunque ya se registran murciélagos, pájaros y thrips (Thysanoptera) como polinizadores de algunas especies (Syed 1979, Porter-Morgan 2007). La anemofilia se ha documentado en siete especies de palmas y también se registra la ocurrencia simultánea de polinización por viento e insectos en al menos nueve especies, en un sistema combinado que se denomina como “ambofilia” (Friedman y Barrett 2009).

La ambofilia se ha descrito en familias como Euphorbiaceae, Moraceae y Ericaceae, entre otras (Wilmer 2011). La polinización por viento e insectos puede ocurrir simultáneamente o de manera secuencial en un periodo reproductivo (Friedman y Barrett 2009). Se ha sugerido que este sistema permite a las plantas colonizar nuevos hábitats

debido a que no dependen de un polinizador exclusivo para producir frutos (Culley *et al.* 2002), además de que puede que facilite un mayor éxito reproductivo pues el polen puede llegar al estigma por dos vías diferentes (viento y animal) (Costa y Machado 2012).

1.2.2. El género *Chamaedorea*

Las palmas del género *Chamaedorea* (popularmente denominadas como: "Pacayas", "Xaté", "Molinillo") son plantas de sotobosque de bosques secundarios maduros y primarios que se reconocen por su hábito arbustivo, flores pistiladas y estaminadas solitarias o en acérvulos (pequeñas agrupaciones florales, Uhl y Moore 1978) y por la producción de pequeñas drupas, que al madurar usualmente pasan de color verde a negro-púrpura (Hodel 1992a; Henderson *et al.* 1995). En Mesoamérica existen dos centros importantes de diversidad de *Chamaedorea*: la zona comprendida por Guatemala-Yucatán y las montañas de Costa Rica-Panamá (Hodel 1992a; Henderson *et al.* 1995). En Costa Rica, *Chamaedorea* es el género más diverso de palmas, con un estimado de 36 especies (1/3 parte del total de especies del género y un 33% de las especies de palmas de Costa Rica) (Grayum 2003; Govaerts *et al.* 2013); las cuales se encuentran principalmente en bosques lluviosos de elevaciones intermedias (800-1500 msnm) (Grayum 2003).

Las plantas del género *Chamaedorea* representan un bien económico en la región Mesoamericana debido a su uso comestible, como plantas ornamentales y como fuente de follaje para arreglos florales (Hodel 1992a, Bridgewater *et al.* 2007). La mayoría de productos de *Chamaedorea* (follaje, semillas e individuos) se extraen directamente de poblaciones naturales (Johnson 2010), lo que ha ocasionado que muchas especies (53%) se encuentren bajo alguna categoría de peligro según la UICN (Walter y Gillet 1998, Johnson 2010). La Comisión para la Cooperación en Medio Ambiente de América del Norte calculó

que en el año 2000 se exportaron unas 2000 toneladas de hojas de distintas especies de *Chamaedorea* desde México y Centroamérica hacia EEUU y Europa, lo que generó utilidades por cerca de unos $20 millones de dólares (CEC 2002). Entre todas las especies, cabe resaltar el caso de *C. tepejilote*, la cual es ampliamente comercializada en el sur de México, Guatemala y El Salvador por sus inflorescencias estaminadas comestibles (Castillo *et al.* 1994).

Morfológicamente, dentro del género *Chamaedorea* las especies evidencian una amplia variedad de atributos florales y de inflorescencias (Hodel 1992a; Askgaard *et al*. 2010). Muchas especies presentan flores con colores vistosos, fragancias fuertes y polen pegajoso; otras poseen flores verdes, sin aroma y polen pulverulento; mientras que la mayoría de especies poseen caracteres florales intermedios entre dichas condiciones (Douglas 1988, Hodel 1992a, Askgaard *et al*. 2010).

1.2.3. Estudios sobre polinización en *Chamaedorea*

Observaciones acerca de la posibilidad de que varias especies de *Chamaedorea* sean entomofílicas fueron realizadas hace más de un siglo por Spruce (1869). Más recientemente en su trabajo detallado sobre el género, Hodel (1992a) enumera las siguientes especies como entomofílicas basándose en caracteres morfológicos florales: *C. fragrans* (Ruiz & Pav.) Mart., *C. pauciflora* Mart., *C. angustisecta* Burret, *C. deckeriana* (Klotzsch) Hemsl., *C. elatior* Mart., *C. seifrizii* Burret y *C. pochutlensis* Liebm. Todas estas especies presentan fragancias florales fuertes que se relacionan con la atracción de insectos (Faegri y van der Pijl 1979). De manera similar, Knudsen *et al.* (2001) caracterizó las fragancias de las inflorescencias estaminadas de *C. linearis* (Ruiz & Pav.) Mart., pero no relacionó la composición de los aromas con un potencial polinizador.

Croat (1978) y Porter-Morgan (2007) señalaron que diversos tipos de insectos tienen un rol significativo en la polinización de *C. tepejilote*. Porter-Morgan (2007) también analizó (con experimentos de exclusión de polinizadores) en Belice la polinización de *C. ernesti-augusti* H. Wendl., *C. neurochlamys* Burret y *C. oblongata* Mart. Porter-Morgan (2007) señala que los thrips que visitan las inflorescencias son los principales polinizadores de las cuatro especies. Henderson (1986) por su lado, observó que las inflorescencias de *C. tepejilote* (como *C.* aff. *costaricana*) en Costa Rica, eran visitadas por abejas trigonas, escarabajos crisomélidos, halíctidos y moscas drosófilas.

Contrario a las observaciones de Croat (1978) y Porter-Morgan (2007), Bawa (1985) señaló que *C. tepejilote* es polinizada por viento en los bosques tropicales lluviosos de la Estación La Selva (Costa Rica). La anemofilia se ha descrito o sugerido en tres especies adicionales: *Chamaedorea radicalis* Mart. (Berry y Gorchov 2004), *C. alternans* H. Wendl. (Otero-Arnaiz y Oyama 2001) y *C. pinnatifrons* (Jacq.) Oerst. (Listabarth 1992).

Berry y Gorchov (2004) estudiaron la polinización de *C. radicalis* en Tamaulipas, México y relacionaron las características florales (flores verdes y pequeñas) y palinológicas (polen seco, pulverulento y sin ornamentación), así como los resultados con experimentos de exclusión de polinizadores con la anemofilia. A pesar de que sus hallazgos indican polinización por viento, los autores no corroboraron que el polen fuera efectivamente transportado por viento; además, hallaron nectarios en la base de las flores pistiladas, lo que interpretaron como un remanente evolutivo y no relevante en la polinización. Al mismo tiempo, Berry y Gorchov (2004) hallaron moscas del género Drosophila que visitaban las inflorescencias de ambos sexos, aunque no evaluaron la posibilidad de que transportaran polen. De manera similar, Otero-Arnaiz y Oyama (2001)

en Veracruz, México describen a *C. alternans* como anemofílica y también observaron insectos (en este caso thrips) en las inflorescencias estaminadas, pero de nuevo no se les asignó un rol como polinizadores.

Listabarth (1992) por su parte, halló en una población de *C. pinnatifrons* en la región amazónica del Perú que una especie no identificada de thrips se reproducía en las inflorescencias estaminadas y visitaba regularmente las inflorescencias pistiladas. El autor estudió el sistema de polinización sin realizar experimentos de exclusión de polinizadores o captura de polen transportado por viento y describió el sistema como "polinización por viento inducida por insectos". Listabarth (1992) reporta que los thrips visitaban las inflorescencias estaminadas y entraban a las flores donde se alimentaban de los pétalos y su actividad facilitaba la liberación de pequeñas nubes de polen fuera de las flores, las cuales eran transportadas posteriormente por el viento. Opuesto a lo observado por Listabarth (1992), Seres y Ramírez (1995) describen que tanto el viento como los escarabajos del género *Sanariana* (Chrysomelidae) pueden actuar como polinizadores en *C. pinnatifrons* en un bosque nublado en Venezuela, pero tampoco realizaron experimentos para corroborar sus observaciones.

1.3 Justificación

Las descripciones en la literatura señalan que el viento o los insectos, de manera excluyente, polinizan las palmas del género *Chamaedorea* (Listabarth 1992, Otero-Arnaiz y Oyama 2001, Berry y Gorchov 2004, Porter-Morgan 2007). No obstante, aquellas especies descritas como anemofílicas presentan inflorescencias visitadas por muchos insectos, mientras que las especies entomofílicas poseen caracteres florales asociados con la polinización por viento (polen seco y en abundancia, flores inconspicuas con colores

poco llamativos, estigmas y anteras exsertas, ausencia de nectarios, pocos óvulos por flor, etc). Asimismo, las conclusiones de Porter-Morgan (2007) contradicen lo expuesto por Listabarth (1992) y Otero-Arnaiz y Oyama (2001) acerca del papel del viento y los thrips en la polinización. Esto, sumado a la diversa morfología floral dentro de *Chamaedorea*, sugiere que los sistemas de polinización son más complejos de lo que se ha informado, con algunas especies polinizadas por insectos, otras por viento y posiblemente otro grupo de especies polinizado por ambos vectores. Nueva información sobre los sistemas de polinización en el género permitiría aclarar en parte hipótesis acerca de eventuales transiciones evolutivas dentro del género de un sistema de polinización a otro, así como el papel ecológico que juegan las palmas en el sotobosque. Debido a esto, resulta de interés clarificar la importancia relativa de la polinización por viento e insectos en el género *Chamaedorea*.

Por otro lado, la polinización representa un servicio ambiental esencial para mantener la reproducción sexual de muchas especies vegetales de interés comercial, particularmente en especies auto-incompatibles o con sexos separados (Ashworth *et al.* 2009). Varias investigaciones han demostrado que un descenso en la población de polinizadores puede contribuir a una disminución en la producción frutos/semillas en varias especies con polinización biótica de importancia económica (Steffan-Dewenter *et al.* 2005). A pesar del valor comercial que representan las palmas *Chamaedorea*, el mecanismo de polinización de estas palmas no se ha clarificado aún. Debido a esto, es esencial identificar los polinizadores en el género, así como el mecanismo por el cual ocurre la polinización.

Por último, los mecanismos de polinización no se pueden desligar del deterioro ambiental de los ecosistemas terrestres. La fragmentación de los bosques y el consecuente

aislamiento espacial de las especies pueden afectar negativamente la disponibilidad de polinizadores y la cantidad de polen recibido por las flores, que a su vez afecta el éxito reproductivo y el flujo génico entre poblaciones (Aguilar *et al.* 2006). Este fenómeno es particularmente crítico en especies en peligro de extinción. Tal es el caso del género *Chamaedorea* donde un 53% de las especies esta bajo alguna categoría de peligro según la UICN (Walter y Gillet 1998). Asimismo, las palmas *Chamaedorea*, al ser especies dioicas, son particularmente sensibles a los efectos de la degradación ambiental debido a que requieren obligatoriamente de un conspecífico para reproducirse. La información acerca del sistema de apareamiento es crucial para el desarrollo de estrategias de conservación efectivas, ya que puede afectar los patrones de flujo génico, lo que a su vez repercute en la diversidad y estructura génica de las poblaciones.

II. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Dilucidar los sistemas de polinización en el género de palmas dioicas Neotropicales *Chamaedorea* (Arecaceae).

2.2 Objetivos específicos

1. Identificar la ocurrencia independiente o simultánea de polinización abiótica (anemofilia) y biótica (entomofilia) en cuatro especies de *Chamaedorea*.
2. Identificar los principales vectores de la polinización por entomofilia.
3. Describir el mecanismo de polinización por entomofilia.
4. Determinar la importancia relativa de la polinización por viento e insectos en el éxito reproductivo femenino de las especies de estudio.
5. Identificar grupos de especies entomofílicos, anemofílicos y ambofílicos potenciales dentro del género, a partir de un análisis morfológico de 18 rasgos florales de 52 especies de *Chamaedorea*.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitios de estudio

El estudio se realizó en dos sitios distintos: la Zona Protectora El Rodeo y la Zona Protectora Cerros de La Carpintera. El Rodeo se localiza en el cantón de Mora, San José (9º54´25”N, 84º16´30”W). El bosque es muy húmedo premontano con una elevación entre 500 y 1100 m. Presenta una estación seca de diciembre a abril, con una precipitación media anual de 2467 mm y una temperatura media anual de 23,4°C (IMN, sin fecha). Las tres especies de *Chamaedorea* presentes en El Rodeo (*C. costaricana, C. tepejilote* y *C. macrospadix*) se encontraban dentro de dos parcelas de 1.0 ha establecidas para estudiar la composición del bosque (Cascante y Estrada 2001). Observaciones previas indican que las especies florean entre octubre y febrero.

La Zona Protectora Cerros de la Carpintera se localiza en el cantón de La Unión, Cartago, Costa Rica (9°53’20”N, 83°58’10”W), a 1750 msnm. La Zona Protectora cubre 2400 ha de bosque húmedo premontano y montano bajo, dominadas por bosque secundario, >50 años (Sánchez *et al.* 2008). La estación seca se extiende desde enero hasta abril y presenta una precipitación media anual de 1563 mm y una temperatura media anual de 16,6°C (IMN, sin fecha). *Chamaedorea pinnatifrons* es la única especie de palma en el sitio y florea de febrero a julio.

3.2 Especies de estudio

Para analizar los sistemas de polinización en *Chamaedorea* se utilizaron cuatro especies: *Chamaedorea costaricana* Øerst., *C. macrospadix* Øerst., *tepejilote* Liebm. *pinnatifrons* (Jacq.) Øerst. Las especies se escogieron debido a su disponibilidad y a que presentan

caracteres florales acordes con los síndrome de anemofilia y la entomofilia. Las cuatro especies de estudio poseen hojas pinnadas, inflorescencias racemosas y producción de drupas negras. El resumen de las principales características florales de cada especie se presenta en el cuadro I.

Chamaedorea costaricana Øerst. (subgénero *Chamaedoropsis*) se reconoce por sus tallos múltiples de hasta 8 m de altura, sus hojuelas lineo-lanceoladas y la presencia de una lígula en las vainas peciolares (Grayum 2003). Se distribuye desde Chiapas en el sur de México hasta Coclé en Panamá; entre los 50 y 2300 m (Henderson *et al*. 1995). En El Rodeo, *C. costaricana* presenta un proporción sexual de 1,1 machos por cada 1,0 hembra con una densidad promedio de 5,3 (±2,8 DE) individuos/10m^2. *Chamaedorea costaricana* es ampliamente utilizada como ornamental, especialmente en el Valle Central de Costa Rica (Hodel 1992a). Cabe resaltar que en fragmentos boscosos en el Valle Central se ha convertido en una especie dominante, considerada en ocasiones como invasora (Avalos, com. pers.)

Chamaedorea macrospadix Øerst. (subgénero *Chamaedorea*) tiene una distribución geográfica restringida al sur de Mesoamérica, desde Alajuela en Costa Rica hasta Coclé en Panamá, entre los 100 y 1300 m (Henderson *et al*. 1995). Posee foliolos con un pronunciado nervio central y un tallo solitario que crece hasta 3 m, aunque es más común como acaulescente (Hodel 1992a). En El Rodeo, *C. macrospadix* exhibe una proporción sexual de 1,04 machos por cada 1,0 hembras con una densidad promedio de 5,3 (±4,2 DE) individuos/10m^2. *Chamaedorea macrospadix* posee un alto potencial ornamental debido su hábito pequeño y al agradable aroma que emiten sus inflorescencias (obs. pers.).

Chamaedorea tepejilote Liebm. (subgénero *Stephanostachys*) se caracteriza por su tallo solitario de hasta 5 m de altura, sus hojuelas sigmoides y la presencia de una banda

blanco-amarillenta en el lado abaxial de las hojas (Hodel 1992a). Se encuentra desde Chiapas en México hasta el Chocó en noroeste de Colombia, entre los 0 y 1600 m (Henderson *et al.* 1995). *Chamaedorea tepejilote* evidencia una proporción sexual en esta población de 2,0 machos por cada 1,0 hembra, con una densidad promedio de 15,5 (±12,2 DE) individuos/10m^2. Las inflorescencias estaminadas inmaduras aún cerradas (pacayas) son utilizadas como alimento por poblaciones indígenas mesoamericanas, aunque en Costa Rica su potencial alimenticio no ha sido aprovechado (Castillo *et al.* 1994, Sylvester *et al.* 2012).

Chamaedorea pinnatifrons (Jacq.) Øerst. (subgénero *Chamaedorea*) se distribuye desde el sur de México hasta Bolivia, entre los 50 y 2700 m, por lo que posee la distribución geográfica y altitudinal más amplia del género (Henderson *et al* 1995). Se identifica por su tallo único de hasta 4 m, sus hojuelas relativamente sigmoides y la particular maduración de sus frutos, que adquieren coloraciones amarillo-naranjas antes de alcanzar el color negro característico en la madurez (Hodel 1992a). En La Carpintera, *C. pinnatifrons* evidencia una proporción sexual de 0,91 machos por cada 1,0 hembra, con una densidad promedio de 11,4 (±9,1 DE) individuos/10m^2. En Colombia la parte inferior del tallo se utiliza como instrumento de cocina (Henderson *et al.* 1995). Especímenes testigo de todas las especies fueron depositados en el herbario USJ (*Ríos 16, 21, 22, 23*).

3.3 Metodología

3.3.1 Sistema de polinización y éxito reproductivo

Se realizaron experimentos de exclusión para determinar la importancia relativa de los potenciales vectores de la polinización en el éxito reproductivo femenino de las cuatro especies de estudio. Los experimentos se llevaron a cabo durante la floración 2010-2011 en

El Rodeo y las floraciones de 2011 y 2012 en La Carpintera. Los tratamientos se realizaron en inflorescencias pistiladas en estado previo a antesis (periodo en que las flores pistiladas están receptivas y las estaminadas liberan polen, Kearns y Inouye 1993) para asegurar que las flores no hubieran sido polinizadas previo al experimento.

Los experimentos de exclusión de posibles vectores de polinización se llevaron a cabo en una muestra total de 89 inflorescencias de *C. tepejilote*, 67 de *C. costaricana*, 56 de *C. macrospadix* y 155 de *C. pinnatifrons*. Se realizaron los siguientes tratamientos:

i. **Exclusión de insectos**. La contribución potencial de la anemofilia en la producción de frutos se evaluó por medio de exclusión de insectos en las inflorescencias. Cada una se cubrió con una bolsa de tela con poro de 100-150 µm, que permitía la entrada de polen transportado por viento (tamaño de polen 20-25 µm, Fig. 1) pero impiden la visitación por polinizadores bióticos como thrips, escarabajos y dípteros (Fig. 1a).

ii. **Exclusión total.** La capacidad de las plantas de formar frutos sin la ayuda de un polinizador (apomixis) se evaluó a través de la exclusión total de insectos y viento a las inflorescencias con bolsas plásticas transparentes y de papel (Pollinating Bags; Midco Enterprises, San Luis, MO, EEUU) (Fig. 1b).

iii. **Polinización natural.** A manera de control, se marcaron inflorescencias que no se manipularon de ninguna forma y estuvieron expuestas tanto a la influencia del viento como de los insectos (Fig. 1c).

iv. **Exclusión de insectos grandes y viento (sólo efecto de thrips).** Observaciones preliminares indicaron que los thrips (Thysanoptera) son los visitantes florales más abundantes a las inflorescencias de *Chamaedorea*. En *C. pinnatifrons* también se observaron otras especies de insectos. Debido a esto, para evaluar el papel de los

thrips como polinizadores directos, 24 inflorescencias pistiladas de *C. pinnatifrons* fueron cubiertas con bolsas plásticas transparentes, dejándoseles una abertura de plástico (pajilla) de ~7 cm de largo y ~3 mm de diámetro (Fig. 1d). La abertura permitía la entrada de insectos pequeños (p.ej. thrips), pero limitaba el acceso de dípteros, escarabajos u otros insectos, así como el ingreso de polen transportado por viento.

Para cuantificar el número de frutos producidos en cada tratamiento, las infrutescencias fueron recolectadas de 4-6 semanas después de la antesis, cuando lo frutos aún estaban inmaduros (color verde) y habían alcanzado aprox. un 1/3 de su tamaño total. Esto para evitar cualquier pérdida de frutos por depredación pre-dispersión. Como variable de respuesta se utilizó la proporción de frutos formados con respecto al número total de flores por inflorescencia. Como variable predictiva se utilizaron los tratamientos de exclusión.

Para evaluar el efecto de los diferentes vectores de polinización sobre el éxito reproductivo femenino de las especies de estudio, se comparó la proporción de flores con frutos entre los tratamientos separadamente para cada especie por medio de una prueba no-paramétrica Kruskal-Wallis. Cuando se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos de una especie, se realizaron comparaciones pareadas entre tratamientos con pruebas post-hoc Mann-Whitney, con una corrección de Bonferroni para los niveles de significancia ($K = 3$, $p = 0.0167$). Todos los análisis se llevaron a cabo con el programa JMP 7 (SAS 2006).

3.3.2. Polinización abiótica

Para comprobar el papel del viento en el transporte del polen de las especies de estudio, se colocaron trampas de polen en cuatro estaciones fijas en los dos sitios de estudio. Cada trampa consistió de un portaobjetos de vidrio para microscopio cubierto parcialmente en una de sus caras con glicerogelatina teñida con fucsina en la parte central (Fig. 2), cubriendo un área aproximada de 2 cm^2 (Kearns y Inouye 1993). En cada estación se colocaron tres trampas separadas al menos por 2 m entre sí y a una altura entre 1.5 y 2.5 m colgando de la vegetación, por un periodo de 3-4 días. En cada trampa se identificaron y contabilizaron los granos de polen de *Chamaedorea* con el microscopio de luz y con la ayuda de una colección de referencia. En La Carpintera se realizaron cinco repeticiones semanales entre marzo y abril del 2011, mientras que en El Rodeo se realizaron 14 repeticiones cada cuatro días de noviembre 2010 a enero 2011.

3.3.3. Vectores de polinización biótica

Se registraron los visitantes florales a las inflorescencias de ambos sexos de las cuatro especies de estudio a través de observaciones directas y ocasionales a lo largo del periodo de floración. Se tomó nota de la identidad de cada visitante, su comportamiento y su abundancia relativa en las inflorescencias.

Debido a que observaciones previas indicaron que los thrips fueron los visitantes florales más abundantes, se determinó la carga de polen en thrips presentes en cinco inflorescencias pistiladas de cada especie (una en *C. macrospadix*). Las inflorescencias fueron cubiertas con bolsas plásticas y luego sacudidas suavemente para separar los insectos. Una vez dentro de la bolsa, los insectos fueron recogidos con un pincel humedecido y colocados en viales con 1 ml de etanol al 70%. En el laboratorio, las

muestras fueron sacudidas en un vortex y luego centrifugadas para separar el polen de los insectos. Posteriormente, se contabilizaron los insectos y el fluido fue analizado bajo el microscopio de luz a 400x para comprobar la presencia de polen. Los resultados se presentan como el promedio general de granos de polen por thrips presentes en cada inflorescencia.

Con el fin de sugerir la funcionalidad de las inflorescencias estaminadas como sitio de alimentación, refugio y apareamiento para los thrips ("broodsite", *sensu* Sakai 2002), se determinó la abundancia relativa de thrips juveniles y adultos en inflorescencias estaminadas en antesis y senescencia. La abundancia relativa de los thrips se determinó según su estado de desarrollo como adultos o juveniles (i.e., larva a pupa II). Se recolectaron insectos de 27 inflorescencias estaminadas (14 en antesis y 13 en senescencia) de *C. costaricana*, 15 (9 en antesis y 6 en senescencia) de *C. macrospadix*, 16 (8 en antesis y 8 en senescencia) de *C. pinnatifrons* y 23 (12 en antesis y 11 en senescencia) de *C. tepejilote*.

Simultáneamente, cinco inflorescencias estaminadas en pre-antesis de *C. pinnatifrons* y *C. macrospadix* fueron cubiertas con bolsas plásticas transparentes para determinar si la liberación del polen al ambiente ocurre de manera espontánea o requiere de vectores bióticos, como lo sugirió Listabarth (1992). Las inflorescencias se revisaron durante la antesis para determinar si el polen se acumulaba entre las flores o en la cara interna de las bolsas.

3.3.4. Diversidad floral y síndromes de polinización dentro de *Chamaedorea*

Con el propósito de estimar las posibles formas de polinización dentro del género *Chamaedorea* se utilizó el enfoque de los síndromes de polinización. Se analizó la morfología floral de 52 especies según la presencia/ausencia de atributos florales y de inflorescencias relacionados con la anemofilia y la entomofilia (Faegri y van der Pijl 1979, Proctor *et al.* 1996, Friedman y Barrett 2009). Los rasgos florales fueron tomados de Hodel (1992a) y otras fuentes: Douglas (1988), Hodel (1992b, 1995), Hodel *et al.* (1995), Grayum (1998, 2003), Otero-Arnaiz y Oyama (2001), Berry y Gorchov (2004), Porter-Morgan (2007), Askgaard *et al.* (2008); etiquetas de especímenes de herbario (USJ, CR, INB); observaciones de campo propias y las realizadas por Donald Hodel (en el Jardín Virginia Robinson, EEUU, y en el campo).

A cada rasgo floral se les asignó un valor de 0 ó 1 según si poseía un rasgo asociado con anemofilia o entomofilia, respectivamente. Los datos se recolectaron de esta manera debido a que tomar los datos como variables continuas era inviable y altamente costoso. Un diagrama de los rasgos utilizados se observa en la Fig. 3. Los rasgos utilizados fueron los siguientes:

Morfología de la inflorescencia

A. Longitud del pedúnculo de la inflorescencia estaminada: corto (menos de 50 cm; 1) / largo (más de 50 cm; 0). **B**. **Posición de las espigas de la inflorescencia estaminada**: erectas (1) / pendulosas (0). **C. Ramificación de la inflorescencia estaminada**: espigada (1) / paniculada (0). **D. Número de espigas de la inflorescencia estaminada**: pocas (menos de 5; 1) / muchas (más de 5; 0). **E. Raquis de la inflorescencia estaminada**: blanco y suave (1) / verde y duro (0). **F. Longitud del pedúnculo de la inflorescencia**

pistilada: corto (menos de 50 cm; 1) / largo (más de 50 cm; 0). **G. Posición de las espigas de la inflorescencia pistilada**: erectas (1) / pendulosas (0). **H. Ramificación de la inflorescencia pistilada**: espigada (1) / paniculada (0). **I. Número de espigas de la inflorescencia pistilada**: pocas (menos de 5; 1) / muchas (más de 5; 0). **J. Raquis de la inflorescencia pistilada**: blanco y suave (1) / verde y duro (0).

Morfología floral

K. **Color de las flores estaminadas**: llamativo (Amarillo o anaranjado; 1) / inadvertido (verde; 0). **L. Color de las flores pistiladas**: llamativo (Amarillo o anaranjado; 1) / inadvertido (verde; 0). **M. Posición de las anteras en las flores estaminadas**: insertas (1) / exsertas (0). **N. Posición del estigma en las flores pistiladas**: inserto (1) / exserto (0). **O. Forma del estigma**: entero (1) / dividido (0).

Fragancia y polen

P. Fragancia en inflorescencia estaminada: presente (1) / ausente (0). **Q. Fragancia en inflorescencia pistilada**: presente (1) / ausente (0). **R. Tipo de polen:** húmedo y pegajoso (1) / seco y pulverulento (0).

Las variables morfológicas de las inflorescencias se recolectaron por razones aerodinámicas relacionadas con la liberación, el transporte y la deposición de polen transportado por viento. Los pedúnculos largos (>50 cm) son capaces de generar mayores movimientos oscilatorios, lo que permite liberar más polen y capturar mayor cantidad de polen suspendido en el aire (Niklas y Spatz 2012); lo mismo con inflorescencias paniculadas y con muchas espigas. Asimismo, inflorescencias estaminadas pendulosas pueden tener mayores movimientos oscilatorios generados por el viento que

inflorescencias erectas (Niklas y Spatz 2012); mientras que inflorescencias pistiladas erectas pueden atrapar mayor cantidad de granos de polen que inflorescencias pendulosas debido a su mayor capacidad de generación de corrientes recirculatorias de aire y de atrapar granos de polen por impacto directo (Friedman y Harder 2005, Niklas y Spatz 2012).

La matriz con los valores de cada rasgo para las 52 especies se presenta en el cuadro II. Las especies se agruparon con un Análisis de Conglomerados, utilizando un Método de Grupos Pareados sin Ponderar, UPGMA (Unweighted Paired Group Method; Legendre y Legendre 2012). La similitud entre las especies se determinó por medio del Indice de Correspondencia Simple (Simple Matching). Este índice se recomienda para este tipo de análisis debido a que toma en cuenta los valores positivos (presencias) y negativos (ausencias) al momento del cálculo de la similitud (Krebs 1999). De manera complementaria, se utilizó un análisis de Porcentaje de Similitud (SIMPER: Similarities Percentages) con disimilitudes de Bray-Curtis (Clarke 1993) para identificar las variables morfológicas con mayor contribución en la separación de los grupos. Todos los análisis se realizaron con el programa PAST (v. 2.16) (Hammer *et al.* 2001).

IV. RESULTADOS

4.1. El papel de la anemofilia y la entomofilia en el éxito reproductivo

El éxito reproductivo promedio por inflorescencia (porcentaje de flores con frutos) en condiciones naturales (control) fue mayor en *Chamaedorea tepejilote* y *C. costaricana* (52% y 49%, respectivamente), y fue menor en *C. macrospadix* (33%) y *C. pinnatifrons* (2011: 22% y 2012: 27%) (Fig. 4). La producción de frutos en las cuatro especies de

estudio, varió significativamente entre todos los tratamientos de exclusión ($\chi^2_2 < 9.05$, $p < 0.003$). El éxito reproductivo en inflorescencias expuestas a polinizadores naturales (insectos y viento) fue significativamente mayor con respecto a aquellas en las cuales se aplicaron métodos para excluirlos ($U < 27.39$, $p < 0.01$ en todas las comparaciones). En las inflorescencias excluidas a insectos, la producción de frutos varió desde un 7% en *C. pinnatifrons* hasta un 22% en *C. tepejilote*. Específicamente para *C. pinnatifrons* en el periodo 2011, no se evidenciaron diferencias significativas en la producción de frutos entre las inflorescencias expuestas a viento y las expuestas solamente a thrips ($U = 3.24$, $p = 0.07$). Todas las especies (excepto *C. pinnatifrons)* produjeron frutos por apomixis (es decir, sin polinización aparente); no obstante, la producción fue relativamente baja (1–6%).

La presencia de granos de polen en las trampas confirma que el polen es transportado por viento (Fig. 5). En El Rodeo no fue posible cuantificar la abundancia relativa del polen de cada especie debido a su alta similitud morfológica (Fig. 6). La cantidad de polen capturado en las trampas varió en cada censo y sitio de estudio. En El Rodeo la cantidad de polen en el aire fue mayor, se cuantificó en promedio 86.2 (± 11.04 EE) granos de polen/trampa, mientras que en La Carpintera fue 16.2 (± 3.7 EE) granos de polen/trampa.

4.2 Polinización biótica

Se registró cuatro órdenes de artrópodos en las inflorescencias de las cuatro especies (Cuadro III). El thrips *Brooksithrips chamaedoreae* (Thripidae), una especie descrita en El Rodeo (Retana-Salazar y Mound 2005), fue el principal visitador floral en todas las inflorescencias. En ocasiones, se cuantificaron hasta 2000 individuos en una inflorescencia estaminada.

Por otro lado, la cantidad de thrips juveniles en las inflorescencias estaminadas senescentes aumentó con respecto a las inflorescencias en antesis (Fig. 7). Se hallaron adultos y juveniles en ambos tipos de inflorescencias, pero fue en evento poco frecuente hallar juveniles en inflorescencias pistiladas (n = 3). Los individuos adultos de *B. chamaedoreae* deambulaban en las inflorescencias probablemente en busca de pareja y/o alimento, cubriendo su cuerpo de polen en el proceso. Es importante mencionar que en *C. tepejilote* los thrips no solo depredaban el polen sino también el raquis de las inflorescencias (Fig. 8).

Brooksithrips chamaedoreae también fue el visitante floral más abundante en las inflorescencias pistiladas de *C. tepejilote, C. costaricana* y *C. pinnatifrons* (Fig. 8). Se contabilizó un total de 221 thrips con 259 granos de polen en inflorescencias pistiladas de *C. tepejilote*, 200 thrips con 212 granos de polen en inflorescencias de *C. costaricana* y 224 thrips con 400 granos de polen en inflorescencias de *C. pinnatifrons*. Por lo tanto, cada thrips transportó 1.0 ± (0.6 DE) granos de polen en *C. tepejilote*, 1.1 ± (0.7) en *C. costaricana*, 2.5 ± (2.9) en *C. pinnatifrons*. No se halló ningún grano de polen en los nueve thrips capturados en la única inflorescencia pistilada de *C. macrospadix* que se examinó.

También se observaron abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) visitando las inflorescencias de las cuatro especies (Cuadro II). Estas se observaron recolectando polen de las inflorescencias estaminadas; sin embargo, nunca fueron observadas visitando las inflorescencias pistiladas. También se registraron cinco especies de escarabajos de cuatro familias en las inflorescencias de *C. pinnatifrons* (Cuadro II). Escarabajos de la familia Criptofagidae fueron visitantes comunes a las inflorescencias de ambos sexos; no obstante, siempre en un número comparativamente bajo en comparación con los thrips (estaminadas: 20-50 individuos, pistiladas: 1-5 individuos). Escarabajos del género *Demotispa*

(Chrysomelidae) también se observaron en inflorescencias pistiladas y estaminadas pero en menor número (1-3 individuos). Por otro lado, los escarabajos Crisomélidos *Tetragonotes* sp. también se encontraron en las inflorescencias. Estos escarabajos, debido a su gran tamaño (~0.8 x ~1.2 cm), no tenían acceso al polen, por lo que destruían los pétalos de las flores estaminadas para poder alimentarse de él. Los escarabajos utilizaban las inflorescencias estaminadas para reproducirse y se observaron en tres ocasiones visitando inflorescencias pistiladas. Sin embargo, no se evaluó su posible función como polinizador. Las otras dos especies de escarabajos y una especie de araña (Araneae: Ctenidae) solo fueron observados una única vez por lo que su comportamiento no se describió.

Las inflorescencias estaminadas de *C. pinnatifrons* y *C. macrospadix,* cuyas flores tienen pétalos apicalmente unidos, y que fueron cubiertas con bolsas plásticas, evidenciaron acumulación de polen en los espacios interflorales y en la cara interna de la bolsa misma pocos días después de la antesis (Fig. 9).

4.3 Síndromes de polinización en *Chamaedorea*

El análisis de conglomerados identificó cinco grupos entre las 52 especies, con una disimilitud promedio de 49.7% (Fig. 10). Los rasgos florales y de inflorescencia que más contribuyeron a separar entre grupos incluían la longitud del pedúnculo, el número de espigas, el color de las flores estaminadas y la posición de las anteras. Estos rasgos explicaban un 53.1% de la disimilitud. Entre los rasgos que menos explicaban la separación de los grupos estaban la textura del raquis, el tipo de polen, la fragancia de las flores estaminadas y la posición de las espigas pistiladas. Dichos rasgos comprendían el 10.5% de las diferencias.

Ninguno de los grupos identificados por el algoritmo estaba descrito solamente por rasgos entomofílicos o anemofílicos; más bien, las especies dentro de cada grupo evidenciaban una combinación de rasgos para ambos síndromes de polinización. Las especies de *Chamaedorea* con más rasgos asociados con la anemofilia se conglomeraron en el grupo 1 (Fig. 10). La mayoría de éstas especies presentaban pedúnculos largos (rasgos C y D), muchas espigas (G y H), flores inadvertidas (K y L), estigma expuesto y divido (M y N), así como anteras excertas (O). Por el contrario, las especies con mayor cantidad de rasgos congruentes con la entomofilia se concentraron en el grupo 3 (Fig. 9). Estas especies presentaron pedúnculos cortos, pocas espigas, flores llamativas, estigma entero e inserto y, anteras insertas.

Las especies en los grupos "2", "4" y "5" no exhibieron caracteres que apoyen un síndrome de polinización predominante. De las cuatro especies analizadas en el presente estudio, tres fueron asignadas a uno de los grupos que mostró una combinación de rasgos entomofílicos o anemofílicos (grupo 2). Mientras que *C. macrospadix* fue colocada en el grupo con mayor cantidad de rasgos asociados con la anemofilia (grupo 1).

V. DISCUSIÓN

Los resultados de los experimentos de polinización y observación de insectos visitadores son congruentes con la hipótesis de que tanto el viento como los insectos polinizan efectivamente las cuatro especies de estudio. El análisis de morfología floral sugiere que la polinización dentro de *Chamaedorea* no representa una dicotomía. Más bien, la mayoría de especies exhiben una combinación de rasgos adecuados para la anemofilia y la entomofilia en un sistema denominado "ambofilia" (Stelleman 1984).

5.1 Polinización biótica

Los experimentos y observaciones de campo sugieren que los thrips son los principales vectores bióticos en las *Chamaedorea* analizadas. A pesar de esto, no se pueden hacer generalizaciones acerca de la existencia de un mutualismo extendido entre los thrips y las especies de *Chamaedorea* que se congregaron en el grupo con mayoría de rasgos entomofílicos (Grupo 3). Los estudios de polinización en *Chamaedorea* solo comprenden un 9% (9/107) de la totalidad de las especies del género. Asimismo, es probable que aquellas especies con una distribución altitudinal y latitudinal amplia sean polinizadas por otros insectos (Herrera *et al.* 2006). Tal es el caso de *C. tepejilote* en el bosque nuboso de Monteverde, donde se han observado escarabajos de la familia Staphylinidae como visitantes florales (obs. pers). Cabe mencionar que los thrips han sido considerados como polinizadores poco confiables debido a su limitada capacidad de vuelo y su aparente baja especialización con sus hospederos (Kirk 1985a, 1997); sin embargo, los thrips parecen ser polinizadores efectivos en las especies de estudio, debido a que la evidencia indirecta indica que pueden transportar suficiente polen hacia las flores pistiladas para que se produzcan los frutos.

Los resultados obtenidos con la polinización por thrips sugieren un sistema de polinización “brood site” en la categoría de “parásitos de polen” propuesta por Sakai (2002). En dicho sistema, las larvas de los polinizadores se alimentan de granos de polen y partes florales mientras los adultos llevan a cabo la polinización (Sakai 2002). El sistema “brood site” se ha descrito en dos especies de palmas dioicas polinizadas por escarabajos: *Phytelephas seemannii* en Colombia (Bernal y Ervik 1996, Ervik *et al.* 1999) y *Chamaerops humilis* en España (Anstett 1999, Dufaÿ y Anstett 2004). En *Chamaedorea*,

es probable que los insectos sean atraídos a las inflorescencias por una combinación de señales visuales y aromáticas (principalmente sesquiterpenoides en *C. tepejilote*, Kaiser 1997). La presencia de thrips juveniles en las inflorescencias senescentes sugiere que, una vez que los adultos aterrizan en las inflorescencias, se alimentan del polen o tejidos vegetales para luego ovipositar (Kirk 1985b). Esto apunta a que los thrips son capaces de desarrollarse en pocos días (<7 d) en las inflorescencias. Posteriormente, es probable que los thrips caigan al suelo, donde completan su desarrollo (Lewis 1973).

La polinización se lleva a cabo cuando los thrips visitan a las inflorescencias pistiladas, deambulan por las espigas y caminan sobre los estigmas expuestos. Los thrips probablemente son atraídos a las inflorescencias pistiladas por señales visuales y la presencia de compuestos volátiles similares a los producidos por las inflorescencias estaminadas (mimetismo visual y olfativo) (Dafni 1984, Terry 1997); este comportamiento sugiere un sistema de polinización por engaño (Dafni 1984). En dicho sistema, el polinizador, anticipando la recompensa de las flores estaminadas (polen, tejido, pareja), visita las flores pistiladas (Dafni 1984). Al no encontrar ningún recurso perceptible, probablemente se marcha al poco tiempo (como lo sugiere el número relativamente bajo en comparación con las estaminadas). Esto no evita la llegada de nuevos polinizadores, por lo que, a fin de cuentas, favorece que mayor cantidad de polen llegue a los estigmas a través de nuevos insectos.

Los sistemas de polinización por engaño requieren para su funcionamiento de polinizadores “ingenuos” (Dafni 1984), es decir, que no aprendan a diferenciar entre el morfotipo floral que ofrece el recurso (las inflorescencias estaminadas) y el que no lo ofrece (las inflorescencias pistiladas). Hasta la fecha y, luego de una exhaustiva revisión bibliográfica, no existe una referencia específica que indique que alguna especie de thrips

sea capaz de diferenciar la calidad de un alimento entre dos sustratos que emitan compuestos volátiles similares. Sería recomendable realizar análisis químicos para determinar la identidad y abundancia de los compuestos volátiles que emiten las inflorescencias de las especies de estudio. De manera complementaria, sería ideal que una vez identificados los compuestos, se realicen bioensayos con thrips para analizar su respuesta al estímulo y así clarificar la hipótesis de la polinización por engaño.

Además de la ausencia de un recurso aparente para los thrips en las inflorescencias pistiladas, una posible función de los nectarios florales en la polinización también se puede descartar. Askgaard *et al.* (2008), en su análisis de la estructura floral de 28 especies de *Chamaedorea*, no encontraron nectarios en las flores de ninguna especie, entre ellas *C. pinnatifrons* y otras especies filogenéticamente cercanas a las especies de estudio, tales como *C. alternans* (emparentada a *C. tepejilote*) y *C. quezalteca* (emparentada a *C. costaricana*) (Hodel 1992a, Cuenca *et al.* 2009).

La alta depredación del raquis observada en las inflorescencias estaminadas de *C. tepejilote*, la cual no se observó en las pistiladas, concuerda con la predicción de que las inflorescencias pistiladas representan un recurso deficiente para los thrips (Fig. 8). Es probable que las inflorescencias estaminadas posean menor cantidad de defensas anatómicas, lo que favorece una mayor depredación por thrips en comparación con las demás inflorescencias. Askgaard *et al*. (2008) y Uhl y Moore (1973) señalan que las flores estaminadas de *Chamaedorea* tienden a presentar una menor cantidad de defensas anatómicas (cristales de oxalato de calcio, cuerpos de sílice, esclerénquima) que su contraparte pistilada. Estas defensas anatómicas han sido asociadas comúnmente como defensa contra la herbivoría (Francheschi y Nakata 2005). También es posible que los thrips depreden preferencialmente las inflorescencias estaminadas de *C. tepejilote* debido a

que les confiere un recurso adicional además del polen, lo que probablemente aumenta su fecundidad (Kirk 1985a, Milne *et al.* 1996). Asimismo, es posible que la mayor cantidad de defensas anatómicas aparente en las inflorescencias pistiladas (Uhl y Moore 1973, Ríos, datos sin publicar) favorezca una estancia corta de los thrips en estas inflorescencias, lo que beneficia la polinización por engaño.

Los estudios de polinización previos en *Chamaedorea* probablemente hayan subestimado el papel de los thrips en la polinización. Por ejemplo, es factible que *C. alternans* en Los Tuxtlas experimente cierto grado de entomofilia, debido a que los autores señalan la presencia de thrips en las inflorescencias (Otero-Arnaiz y Oyama 2001). Del mismo modo, Listabarth (1992) sugiere un papel indirecto de los thrips en la polinización de *C. pinnatifrons* en la Amazonia Peruana. Los resultados obtenidos al excluir las inflorescencias estaminadas de *C. pinnatifrons* y *C. macrospadix* sugieren que los thrips no son necesarios para liberar el polen al ambiente, por lo que probablemente cumplan un rol directo en el transporte del polen. Es necesario recalcar que existe la posibilidad de que las bolsas utilizadas en dicho experimento hayan golpeado mecánicamente las flores y desencadenaran la liberación del polen, por lo que es necesario aceptar los resultados obtenidos con cautela. Por otro lado, las especies con pétalos libres, como *C. costaricana* y *C. tepejilote*, también pueden experimentar liberación de polen sin la intervención de un insecto. El movimiento de polen por viento en *Chamaedorea* puede ser un fenómeno muy común aún en el sotobosque tropical, el cual ha sido considerado un ambiente relativamente escaso de viento (Bawa y Crisp 1980, Regal 1982). Esto debido a que la gran mayoría (85%) de las especies de *Chamaedorea* analizadas poseen polen seco y pulverulento fácilmente dispersado por viento (Niklas y Spatz 2012).

5.2 La thripofilia como síndrome de polinización

La polinización por thrips, además de *Chamaedorea*, se ha descrito en varias familias sin relación filogenética: Zamiaceae (Mound y Terry 2001), Annonaceae (Gottsberger 1994, Momose *et al.* 1998), Dipterocarpaceae (Appanah y Chan 1981; Kondo *et al.* 2011), Euphorbiaceae (Fiala *et al.* 2011), Moraceae (Sakai 2001; Zerega *et al.* 2004) y Ericaceae (Hagerup y Hagerup 1953, Garcia-Fayos y Goldarazena 2008). La presencia de polinización por thrips en familias tan poco relacionadas sugiere la existencia de un síndrome de polinización en el que los thrips son el principal vector: thripofilia (Kirk 1997, Wilmer 2011). Los síndromes de polinización permiten predecir el polinizador de una especie sin necesidad de estudios más profundos (Fenster *et al.* 2004). La descripción de la thripofilia permitiría cuantificar la frecuencia de plantas polinizadas por thrips en los ecosistemas y estimar así su importancia relativa. Por otro lado, los thrips han sido sugeridos como uno de los principales polinizadores de las primeras plantas con flor (Hu *et al.* 2008, Endress 2010, Peñalver *et al.* 2012), por lo que clarificar dicho síndrome ayudaría a entender las presiones evolutivas que originaron la diversidad actual de angiospermas.

Las flores polinizadas por thrips tienden a presentar colores blancos o amarillos, olores dulces, con o sin néctar, posible termogénesis, estructuras florales globosas o urceoladas que proporcionan refugio, así como polen pequeño o de mediano tamaño (20-50 µm) (rasgos que en su mayoría poseen las especies de *Chamaedorea*) (Kirk 1997, Wilmer 2011). Este síndrome se traslapa con otros, especialmente con el de polinización por escarabajos (cantarofilia) con el que comparte muchos rasgos en común: sitios de refugio, ocurrencia de termogénesis, fragancias, polen y tejido como alimento (Bernhardt 2000, Terry *et al.* 2007). Es necesario realizar estudios morfológicos comparativos que

utilicen especies polinizadas por thrips y escarabajos para determinar la validez de la thripofilia como síndrome.

5.3 Ambofilia en *Chamaedorea*

La polinización por viento contribuyó significativamente al éxito reproductivo de las especies de *Chamaedorea* en las poblaciones estudiadas. Históricamente, las palmas fueron consideradas como anemofílicas debido a su morfología floral (flores pequeñas, alta relación polen-óvulos, polen pequeño y pulverulento); no obstante, esta posición ha cambiado y en la actualidad las palmas son consideradas principalmente entomofílicas (Henderson 1986, Barfod *et al.* 2011). A pesar de esto, varios estudios recientes han documentado la polinización combinada por viento e insectos en varias especies de la familia (Anderson *et al.* 1998; Scariot *et al.* 1991; Consiglio y Bourne 2002; Melendez-Ramirez *et al.* 2004).

Los resultados con experimentos de exclusión en las especies de estudio demostraron que los frutos se producen por ambofilia. La efectividad de este sistema puede variar según la combinación de rasgos florales, el hábitat y el patrón de floración (Culley *et al.* 2002). Por otro lado, mezclar polinización por insectos y viento puede aumentar la transferencia de polen cuando la efectividad o confiabilidad de uno u otro polinizador es baja (Culley *et al.* 2002; Duan *et al*. 2009; Yamasaki & Sakai, 2013). Asimismo, es probable que tener un sistema mixto confiera un mayor éxito reproductivo (Costa y Machado 2012), por lo que es posible que represente una ventaja selectiva (asumiendo que las plantas tienen bastantes recursos para producir y mantener los frutos). La evidencia que apoya esta idea se ejemplifica en el mayor éxito reproductivo de las inflorescencias polinizadas en condiciones naturales (polinizadas por viento e insectos) en comparación a

las excluidas a insectos. A esto habría que sumarle que la importancia de la anemofilia probablemente sea mayor debido a que las bolsas de exclusión también actúan como barrera al polen transportado por viento (Kearns y Inouye 1993).

En *Chamaedorea*, es factible que la ambofilia facilite el flujo de polen a larga distancia, debido a que los thrips podrían solo transportar polen en distancias relativamente cortas; mientras que el viento dispersa el polen en distancias comparativamente mayores (Kondo *et al*. 2011). Cabe recalcar que el fenómeno de la ambofilia probablemente no se ejemplifique en otras poblaciones debido a la presencia de condiciones ecológicas diferentes. Dichos contextos pueden variar desde condiciones micro-climáticas que desfavorezcan la anemofilia, inclusive una comunidad de insectos distinta (Culley *et al.* 2002, Herrera *et al.* 2006).

5.4 Alcances y limitaciones del análisis morfológico

El análisis de rasgos florales demostró que algunas especies de *Chamaedorea* poseen rasgos asociados con la anemofilia, mientras que otras poseen rasgos coherentes con la entomofilia. Contrario a esto, la mayoría de especies analizadas demostraron una combinación de rasgos de ambos síndromes. De hecho, tres de las cuatro especies de estudio se agruparon en uno de los grupos con rasgos mixtos. Sin embargo, *C. macrospadix* se situó en el grupo con caracteres asociados a anemofilia, mientras que los experimentos de campo demostraron que exhibe una polinización mixta.

Chamaedorea macrospadix posee flores estaminadas y pistiladas con fragancias, lo que favorece la visitación por insectos. Además, esta especie florece en El Rodeo cuando la época lluviosa aún no ha terminado (final de octubre y noviembre, obs. pers.), lo que puede afectar negativamente la efectividad de la anemofilia (Creswell *et al.* 2010).

Adicionalmente, *C. macrospadix* tiene una densidad baja en El Rodeo (densidad promedio: *C. macrospadix* = 0,53 individuos/m^2), lo que puede afectar la efectividad de la polinización (y lo por lo tanto su éxito reproductivo) al tener menor cantidad de posibles donadores y receptores de polen (Stephens *et al.* 1999). Se ha notado que las especies anemofílicas requieren una distribución espacial agregada para contrarrestar la curva de distribución leptocúrtica del polen y la consecuente disminución en la probabilidad de que el estigma atrape el polen (Niklas y Spatz 2012). Las especies zoofílicas, a pesar de que también presentan una curva de distribución leptocúrtica del polen, pueden soportar densidades poblacionales comparativamente menores (Gentry 1988). Esto debido a que los insectos son capaces de direccionar el polen, disminuyendo la cantidad de polen perdido, que se supone es mayor en especies anemofílicas (Regal 1982).

Por otro lado, el análisis morfológico se realizó adjudicándole igual importancia a todos los rasgos (presencia o ausencia absoluta), cuando probablemente no todos los rasgos sean igualmente importantes para la polinización de cada especie. En otras palabras, el análisis podría sobre- o subestimar las diferencias entre especies. A pesar de las debilidades que pueda exhibir el análisis morfológico, los resultados obtenidos permiten generar hipótesis sobre la diversidad de síndromes de polinización en el género. Esto es importante debido a que hasta el momento se desconocía que podía existir esta variedad de mecanismos de polinización en *Chamaedorea*; lo que a su vez permite orientar cualquier futura investigación acerca del tema.

5.5 Implicaciones para la evolución de la polinización en *Chamaedorea*

El análisis de rasgos florales evidencia que las especies de *Chamaedorea* más primitivas (*C. elegans*, *C. ernesti-augusti*, *C. metallica*, *C. stolonifera*, *C. fragrans*, Cuenca

et al. 2009) probablemente son polinizadas por insectos, lo que sugiere que la anemofilia y la ambofilia evolucionaron posteriormente en la historia evolutiva del género. Friedman y Barrett (2009) señalan que la polinización por viento en plantas zoofílicas puede evolucionar en condiciones en las que el polinizador se vuelve menos confiable (poco abundante o transporta poco polen e infrecuentemente), por lo que el éxito reproductivo llega a ser limitado por polen. En este caso, la polinización por viento puede funcionar como un mecanismo de seguridad reproductiva, similar a la auto-polinización en especies hermafroditas zoofílicas (Eckert *et al.* 2006). Esto puede ocurrir más frecuentemente en linajes con flores unisexuales (como *Chamaedorea*) debido a que la autopolinización es improbable (Friedman y Barrett 2009). De la misma manera, la anemofilia puede ser favorecida en especies zoofílicas, cuando estas colonizan un nuevo hábitat donde no se encuentra el polinizador (Culley *et al.* 2002).

La evolución de la ambofilia en una misma especie sugiere presiones selectivas distintas (en ocasiones antagonistas) sobre los rasgos florales (Yamazaki y Sakai. 2013). Las especies polinizadas por viento evolucionaron de manera de que su morfología floral y palinológica favorezcan la liberación y captura del polen en el aire (Creswell *et al.* 2010). Este proceso ocurrió, probablemente, acompañado de un detrimento en el desarrollo de rasgos florales asociados con la polinización biótica (néctar, colores llamativos, fragancias) (Faegri y van der Pijl 1979). Asimismo, muchos de los rasgos relacionados con la zoofilia también pueden afectar negativamente el transporte y captura de polen por viento (Creswell *et al.* 2004). Debido a esto, para que una especie zoofílica evolucione una estrategia de polinización ambofílica estable es necesario que cumpla varios requisitos: i) rasgos florales y palinológicos aerodinámicamente adecuados; ii) polinización por un polinizador poco confiable (p.ej., un polinizador que no alcance un tamaño mínimo

poblacional para efectuar la polinización hasta muy tarde en la floración); iii) que la especie florezca en condiciones ambientales impredecibles (p.ej., condiciones fluctuantes de precipitación y humedad) que afecten la funcionalidad de la anemofilia pero no necesariamente el de la entomofilia y iv) que los individuos tengan suficientes recursos para producir y mantener los frutos (es decir que el polen limite el éxito reproductivo).

Un posible escenario para la evolución de la ambofilia sería el siguiente: una población de una especie zoofílica con rasgos florales que no se contraponen a la anemofilia y polinizada por un polinizador poco confiable, florece durante un periodo reproductivo en condiciones de baja precipitación y humedad. Debido a la baja frecuencia de visitación que experimentan las plantas, parte de su polinización se llevaría a cabo por anemofilia, lo que aseguraría su éxito reproductivo en ausencia del polinizador. Posterior a este periodo reproductivo, dicha población experimentaría una floración en condiciones desfavorables para la polinización por viento (alta humedad y precipitación). Esto afectaría la efectividad de la anemofilia sin afectar la garantía de la zoofilia, por lo que durante este periodo, las plantas serían polinizadas principalmente por animales. La secuencia cíclica de estos procesos puede ejercer presiones selectivas disímiles, lo que favorecería a aquellos individuos capaces de maximizar su polinización en ambos tipos de escenarios (ambofilia).

La información que sustenta esta hipótesis está disponible para *C. pinnatifrons* en La Carpintera. Esta especie florece de febrero a julio durante la época seca, transicional y lluviosa (Ríos, datos sin publicar). Esta especie experimenta un incremento en la tasa de visitación por thrips hacia el final del periodo reproductivo (Ríos, datos sin publicar), fenómeno que probablemente se deba a un aumento en la población de thrips causado por el incremento en la disponibilidad de recursos (i.e., polen). De esta manera, es posible que los individuos que florecen al principio del periodo reproductivo son polinizados por

viento principalmente, mientras que las plantas que florean hacia el final del periodo reproductivo son prioritariamente entomofílicas. Casos similares se han observado en *Calluna vulgaris* (Ericaceae) (Faegri y van der Pijl 1979), dos especies de *Salix* (Salicaceae) (Tamura y Kudo 2000), *Cocos nucifera* (Palmae) (Meléndez-Ramírez *et al.* 2004), dos especies de *Mallotus* (Euphorbiaceae) (Yamasaki y Sakai 2013), entre otros. Para confirmar esta hipótesis en *Chamaedorea* sería necesario analizar la importancia relativa de la polinización por viento e insectos en una especie (e.g., *C. pinnatifrons*) que crece en sitios con condiciones ambientales distintas y durante varios periodos reproductivos.

5.6 Polinización y conservación en *Chamaedorea*

Las especies de *Chamaedorea*, debido a su condición dioica, requieren obligatoriamente de un conspecífico para reproducirse, por lo que cualquier fragmentación en el hábitat puede afectar la cercanía y disponibilidad de otros genetes (Silvertown y Charlesworth 2001). Parte de la capacidad de las plantas de soportar los efectos nocivos de la fragmentación depende de su sistema de polinización.

Loveless y Hamrick (1984) señalan que las plantas polinizadas por viento presentan mayores tasas de flujo génico entre poblaciones que las plantas polinizadas por animales. Por lo tanto, es probable que aquellas especies anemofílicas de *Chamaedorea* puedan mantener un tamaño efectivo de población superior a las especies entomofílicas en condiciones de fragmentación. Un ejemplo de este fenómeno, lo ejemplificaron Luna *et al.* (2005), quienes hallaron una alta estructura génica poblacional en la entomofílica *Chamaedorea elatior* en los Tuxtlas, México; mientras que para la ambofílica *C. alternans*, los autores hallaron una alta diversidad genética. Sería recomendable que para futuras

estrategias de conservación que conciernen especies de *Chamaedorea*, se tome en cuenta la polinización como parte del plan de manejo. Esto toma particular importancia si se considera que muchas poblaciones de *Chamaedorea* se encuentran amenazadas por recolectores que las buscan por su valor ornamental y son capaces de eliminar poblaciones enteras (Hodel 1992a, Grayum 2003).

VI. CONCLUSIONES

Los resultados empíricos y el análisis morfológico demuestran claramente que las palmas dioicas del género *Chamaedorea* presentan un sistema de polinización dinámico en el cual el viento y los insectos pueden polinizar simultáneamente las especies de estudio. Al mismo tiempo, los resultados demuestran que los sistema de polinización de especies dioicas tropicales son más complejos de lo que previamente se creía (p.ej., Bawa *et al.* 1985, Renner y fiel 1993). Queda aún por resolver el posible efecto de las defensas anatómicas reproductivas sobre la polinización y la hipótesis de la polinización por engaño en *Chamaedorea*, así como confirmar si la ambofilia es una estrategia evolutivamente estable en el género. Sería recomendable por igual, que futuros trabajos analizaran el efecto de la fragmentación, la proporción sexual y/o la fenología sobre la polinización, así como sobre la estructura y diversidad génica poblacional en *Chamaedorea*.

VII. BIBLIOGRAFÍA

Aguilar, R., L. Ashworth, L. Galetto & M.A. Aizen. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. Ecology Letters 9: 968 – 980.

Anderson, A.B., W.L. Overal & A. Henderson. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in Northern Brazil. Biotropica 20: 192 – 205.

Anstett, M.C. 1999. An experimental study of the interaction between the dwarf palm (*Chamaerops humilis*) and its floral visitor *Derelomus chamaeropsis* throughout the life cycle of the weevil. Acta Oecologica 20: 551 – 558.

Appanah S. & H.T. Chan. 1981. Thrips: the pollinators of some dipterocarps. Malaysian Forester 44: 234 – 252.

Ashworth, L., M. Quesada, A. Casas, R. Aguilar & K. Oyama. 2009. Pollinator-dependent food production in Mexico. Biological Conservation 142: 1050 – 1057.

Askgaard, A., F.W. Stauffer, D.R. Hodel & A.S. Barfod. 2008. Floral structure in the Neotropical palm genus *Chamaedorea* (Arecoideae, Arecaceae). Anales del Jardín Botánico de Madrid 65: 197 – 210.

Barfod, A., M. Hagen & F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). Annals of Botany 108: 1503 – 1516.

Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. Nature Reviews 3: 274 – 284.

Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 15 – 39.

Bawa, K.S. & J.E. Crisp. 1980. Wind-pollination in the understorey of a rain forest in Costa Rica. Journal of Ecology 68: 871 – 876.

Bawa, K.S., S.H. Bullock, D.R. Perry, R.E. Coville & M.H. Grayum. 1985. Reproductive Biology of Tropical Lowland Rain Forest Trees. II. Pollination Systems. American Journal of Botany 72: 346 – 356.

Bernal, R. & F. Ervik. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: an adaptation to staphylinid beetles. Biotropica 28: 682 – 696.

Berndhart, P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. Plant Systematics and Evolution 222: 293 – 320.

Berry, E.J. & D. Gorchov. 2004. Reproductive biology of the dioecious understorey palm *Chamaedorea radicalis* in a Mexican cloud forest: pollination vector, flowering phenology and female fecundity. Journal of Tropical Ecology 20: 369 – 376.

Bridgewater, S., N. Garwood, H. DuPlooy, H. Porter-Morgan & N. Wicks. 2007. Belize's *Chamaedorea* conundrum. Palms 51: 187 – 196.

Bullock, S.H. 1994. Wind Pollination of Neotropical Dioecious Trees. Biotropica 26: 172 – 179.

Cascante, A. & A. Estrada. 2001. Composición florística y estructura de un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica. Revista de Biología Tropical 49: 213 – 225.

Castillo, J.J., N.R. Gallardo & D.V. Johnson. 1994. The Pacaya palm (*Chamaedorea tepejilote*; Arecaceae) and its food use in Guatemala. Economic Botany 48: 68 – 75.

Commission for Environmental Cooperation (CEC). 2002. In search of a sustainable palm market in America. The Commission for Environmental Cooperation of North America. (Consultado 10 de diciembre 2013, http://www.cec.org/Storage/48/4066_PALM-09-02-e.pdf).

Charlesworth, D. 1993. Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators?. American Naturalist 141: 481 – 490.

Clarke, KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Australian Journal of Ecology 18: 117 – 143.

Consiglio, T.K. & G.R. Bourne. 2001. Pollination and breeding system of a neotropical palm *Astrocaryum vulgare* in Guyana: a test of the predictability of syndromes. Journal of Tropical Ecology 17: 577 – 592.

Costa, A.C.G. & I.C. Machado. 2012. Flowering dynamics and pollination system of the sedge *Rhynchospora ciliata* (Vahl) Kukenth (Cyperaceae): does ambophily enhance its reproductive success?. Plant Biology 14: 881 – 887.

Creswell, J., J. Krick, M.A. Patrick & M. Lahoubi. 2010. The aerodynamics and efficiency of wind pollination in grasses. Functional Ecology 24: 706 – 713.

Croat, T.B. 1975. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford, CA, EE.UU.

Cuenca, A., J. Dransfield & C.B. Asmussen-Lange. 2009. Phylogeny and evolution of morphological characters in tribe Chamaedoreeae (Arecaceae). Taxon 58: 1092 – 1108.

Culley, T.M., S.G. Weller & A.K. Sakai. 2002. The evolution of wind in angiosperms. Trends in Ecology and Evolution 17: 361 – 369.

Dafni, A. 1984. Mimicry and Deception in Pollination. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 259 – 278.

Douglas, R. 1988. Notes on pollinating the *Eleutheropetalum* group of *Chamaedorea*. Principes 32: 26 – 28.

Dransfield, J., N.W. Uhl, C.B. Asmussen, W.J. Baker, M.M. Harley, & C.E. Lewis. 2008. Genera Palmarum: The Evolution and Classification of Palms. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Reino Unido.

Duan, Y.W., T.F. Zhang, Y.P. He & J.Q. Liu. 2009. Insect and wind pollination of an alpine biennial *Aconitum gymnandrum* (Ranunculaceae). Plant Biology 11: 796 – 802.

Dufaÿ, M. & M.C. Anstett. 2004. Cheating is not always punished: killer female plants and pollination by deceit in the dwarf palm *Chamaerops humilis*. Journal of Evolutionary Biology 17: 862 – 868.

Eckert, C.G., K.E. Samis & S. Dart. 2006. Reproductive assurance and the evolution of uniparental reproduction in flowering plants. p. 183 – 203. *In*: Harder, L.D. & S.C.H. Barrett (eds.). Ecology and evolution of flowers. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.

Endress, P.K. 2010. The evolution of floral biology in basal angiosperms. Philosophical transactions of the Royal Society (B) 365: 411 – 421.

Ervik, F. 1995. Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. Tesis doctoral, Universidad de Aarhus, 227p.

Ervik, F., L. Tollsten & J.T. Knudsen. 1999. Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). Plant Systematics and Evolution 217: 279 – 297.

Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. The Principles of Pollination Ecology (3ed). Pergamon Press, Londres, Reino Unido.

Fiala, B., U. Meyer, R. Hashim & U. Maschwitz. 2011 Pollination systems in pioneer trees of the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysian rainforests. Biological Journal of the Linnean Society 103: 935 – 953.

Franceschi, V.R. & P.A. Nakata. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. Annual Review of Plant Biology 56: 41 – 71.

Friedman, J. & L. Harder. 2004. Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species. Functional Ecology 18: 851 – 860.

Friedman, J. & S.C.H. Barrett. 2009. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. Annals of Botany 103: 1515 – 1527.

García-Fayos, P. & A. Goldarazena. 2008. The role of thrips in pollination of *Arctostaphyllos uva-ursi*. International Journal of Plant Sciences 169: 776 – 781.

Gentry, A.H. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. Proceedings of the National Academy of Science USA 85: 156 – 159.

Glover, B. 2007. Understanding Flowers & Flowering: An integrated approach. Oxford University Press, Londres, Reino Unido.

Good, R. 1956. Features of evolution in the flowering plants. Longmans, Green & Co., Londres, Reino Unidos.

Gottsberger, G. 1994. As Anonáceas do cerrado e a sua polinização. Revista Brasileira de Biologia 54: 391 – 402.

Govaerts, R., J. Dransfield, S.F. Zona, D.R. Hodel & A. Henderson. 2013. World checklist of Arecaceae. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. Disponible en http://apps.kew.org/wcsp/. (acezado el 16 de septiembre de 2013).

Grayum, M.H. 1998. Nomenclatural and taxonomic notes on Costa Rican palms (Arecaceae), with five new species. Phytologia 84: 307 – 327.

Grayum, M.H. 2003. Arecaceae, p. 201 – 293. *In*: Hammel, B.E., M.H. Grayum, C. Herrera & N. Zamora (eds). Manual de Plantas de Costa Rica. Vol. II, Gimnospermas y Monocotiledóneas (Agavaceae-Musaceae). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, St. Louis 92.

Hagerup E. & O. Hagerup. 1953 Thrips pollination of *Erica tetralix*. New Phytologist 53: 1 – 7.

Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: palaeontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4: 1 – 9.

Henderson, A. 1986. A Review of Pollination in studies in the Palmae. The Botanical Review 52: 221 – 259.

Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, EEUU.

Herrera, C.M., M.C. Castellanos & M. Medrano. 2006. Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. p. 278 – 294. *In*: Harder L.D. & Barrett S.C.H. (eds). Ecology and Evolution of Flowers. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.

Hodel, D.R. 1992a. *Chamaedorea* Palms: the Species and Their Cultivation. Allen Press, Lawrence, Kansas, EEUU.

Hodel, D.R. 1992b. Additions to *Chamaedorea* Palms: new species from Mexico and Guatemala and miscellaneous notes. Principes 36: 188 – 202.

Hodel, D.R. 1995. Three new species of *Chamaedorea* from Panama. Principes 39: 14 – 20.

Hodel, D.R., J.J. Castillo & R. Zúñiga. 1995. Two new species of *Chamaedorea* from Honduras. Principes 39: 183 – 189.

Hu, S., D.L. Dilcher, D.M. Jarzen & D.W. Taylor. 2008. Early steps of angiosperm–pollinator coevolution. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 105: 240 – 245.

Johnson, D. 1996. Palms: Their Conservation and Sustained Utilization: Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN – The World Conservation Union, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.

Johnson, D. 2010. Non-wood forest products: Tropical palms: 2010 revision. FAO, Roma, Italia.

Kaiser, R. 1997. New or uncommon volatile compounds in the most diverse natural scents. Revista Italiana Eppos 18: 18 – 47.

Kearns, C.A. & D.W. Inouye.1993.Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot, Colorado, EEUU.

Kirk, W.D. 1985a. Pollen-feeding and the host specificity and fecundity of flower thrips (Thysanoptera). Ecological Entomology 10: 281 – 289.

Kirk, W.D. 1985b. Effect of some floral scents on host finding by thrips (Insecta: Thysanoptera). Journal of Chemichal Ecology 11: 35 – 43.

Kirk, W.D. 1997. Feeding, p. 119 – 174. *In*: Lewis, T. (ed.), Thrips as Crop Pests. CAB International, Wallingford, Reino Unido.

Knudsen, J., L. Tollsten & F. Ervik. 2001. Flower scent and pollination in selected neotropical palms. Plant Biology 3: 642 – 653.

Krebs, C.J. 1999. Ecological Methodology (2ed). Benjamin Cummings, Menlo Park, California, EEUU.

Kondo, T., S. Nishimura, Y. Naito, Y. Tsumura, T. Okuda, K.K.S. Ng, S.L. Lee, N. Muhammad, N. Nakagoshi & Y. Isagi. 2011. Can tiny thrips provide sufficient pollination service during a general flowering period in tropical rainforests?, p. 63 – 81. *In*: Isagi Y. & Suyama Y. (eds) Single-Pollen Genotyping. Springer, Tokyo, Japón.

Legendre, P. & L., Legendre. 2012. Numerical Ecology, (3ed). Elsevier, Amsterdam, Los Países Bajos.

Lewis, T. 1973. Thrips: their biology, ecology and economic importance. Academic Press, Londres, Reino Unido.

Listabarth, C. 1992. Insect-induced wind pollination of the palm *Chamaedorea pinnatifrons* and pollination in the related *Wendlandiella* sp. Biodiversity and Conservation 2: 39 – 50.

Loveless, M.D. & J.L. Hamrick. 1984. Ecological Determinants of Genetic Structure in Plant Populations. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 65 – 95.

Luna, R., B.K. Epperson & K. Oyama. 2005. Spatial genetic structure of two sympatric neotropical palms with contrasting life histories. Heredity 95: 298 – 305.

Mélendez-Ramírez, V., V. Parra-Tabla, P.G. Kevan, I. Ramirez-Morillo, H. Harries, M. Fernández-Barrera & D. Zizumbo-Villareal. 2004. Mixed mating strategies and pollination by insects and wind in coconut palm (*Cocos nucifera* L. (Arecaceae)):

importance in production and selection. Agricultural and Forest Entomology 6: 155 – 163.

Milne, J.R., G.H. Walter, D. Kaonga & G.C. Sabio. 1996. The importance of non-pollen plant parts as food sources for the common blossom thrips, *Frankliniella schultzei*. Entomologia Experimentalis et Applicata 78: 271 – 281.

Momose, K., T. Nagamitsu & T. Inoue. 1998. Thrips cross-pollination of *Popowia pisocarpa* (Annonaceae) in a lowland dipterocarp forest in Sarawak. Biotropica 30: 444 – 448.

Mound, L.A. & I. Terry. 2001. Thrips pollination of the Central Australian Cycad, *Macrozamia macdonnellii* (Cycadales). International Journal of Plant Sciences 162: 147 – 154.

Niklas, K.J. 1985. The aerodynamics of wind pollination. The Botanical Review 51: 328 – 386.

Niklas, K.J & H.-K, Spatz. 2012. Plant Physics. The University of Chicago Press, Chicago, IL, EEUU.

Otero-Arnaiz, A. & K. Oyama.2001. Reproductive phenology, seed-set and pollination in *Chamaedorea alternans*, an understorey dioecious palm in a rain forest in Mexico. Journal of Tropical Ecology 17: 745 – 754.

Peñalver, E., C.C. Labandeira, E. Barrón, X. Delclòs, P. Nel, A. Nel, P. Tafforeau & C. Soriano. 2012. Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms. Proceedings of the National Academy of Science USA 109: 8623 – 8628.

Porter-Morgan, H. 2007. Thrips as primary pollinator of sympatric species of *Chamaedorea* (Arecaceae) in Belize. Tesis de Doctorado, The City University of New York, 237pp.

Proctor, M., P. Yeo & A. Lack. 1996. The Natural History of Pollination. Harper Collins, Londres, Reino Unido.

Regal, P.J. 1982. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. Annual Review of Ecology and Systematics 13: 497 – 524.

Renner, S.S. & J.P. Fiel. 1993. Pollinators of Tropical Dioecious Angiosperms. American Journal of Botany 80: 1100 – 1107.

Renner, S.S. & R.E. Ricklefs. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. American Journal of Botany 82: 596 – 606.

Sakai, S. 2001. Thrips pollination of androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a seasonal tropical forest. American Journal of Botany 88: 1527 – 1534.

Sakai, S. 2002. A review of brood-site pollination mutualism: plants providing breeding sites for their pollinators. Journal of Plant Research 115: 161 – 168.

Sánchez, E., T. Quesada & A.M. Espinoza. 2006. Ultrastructure of the wild rice *Oryza grandiglumis* (Gramineae) in Costa Rica. Revista de Biología Tropical 54: 377 – 385.

Sánchez, J., F. Durán & G. Vega. 2008. Diversidad de plantas, mamíferos y mariposas en los Cerros de La Carpintera, Costa Rica. Museo Nacional de Costa Rica, Ministerio de Cultura y Juventud. San José, Costa Rica.

Scariot A.O., E. Lleras & J.D. Hay. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. Biotropica 23: 12 – 22.

Seres, A. & N. Ramírez. 1995. Biología Floral y Polinización de Algunas Monocotiledóneas de un Bosque Nublado Venezolano. Annals of the Missouri Botanical Garden 82: 61 – 81.

Spruce, R. 1869. Palmae amazonicae. Journal of the Linnean Society of London, Botany 11: 65 – 83.

Stebbins, G.L. 1974. Flowering plants: Evolution above the species level. Harvard University Press, Cambridge, MA, EEUU.

Steffan-Dewenter, I., S.G. Potts & L. Packer. 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. Trends in Ecology and Evolution 20: 651 – 652.

Stelleman, P. 1984. Reflections on the transition from wind pollination to ambophily. Acta Botanica Neerlandica 33: 497 – 508.

Stephens, P.A., W.J. Sutherland & R.P. Freckleton. What is the Allee effect?. Oikos 87: 185 – 190.

Silvertown, J.W. & D. Charlesworth. 2001. Introduction to plant population biology (4 ed). Wiley-Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.

Syed, R.A. 1979. Studies in oil palm pollination by insects. Bulletin of Entomological Research 69: 213 – 224.

Sylvester, O., G. Ávalos & N. Chávez Fernández. 2012. Notes on the ethnobotany of Costa Rica's palms. Palms 57: 190 – 201.

Terry, I. 1997. Host selection, communication and reproductive behavior. p. 65 – 118. *In*: Lewis, T. (ed.). Thrips as Crop Pests. CAB International, Wallingford, Reino Unido.

Terry, I., G.H. Walter, C. Moore, R. Roemer & C. Hull. 2007. Odor-mediated push-pull pollination in Cycads. Science 318: 70.

Uhl, N.W. & H.E. Moore, Jr. 1973. The protection of pollen and ovules in Palms. Principes 17: 111 – 149.

Uhl, N.W. & H.E. Moore, Jr. 1978. The structure of the Acervulus, the flower cluster of Chamaedoreoid palms. American Journal of Botany 65: 197 – 204.

Walter, K.S. & H.J. Gillett. 1998. 1997 IUCN Red List of Threatened Plants. IUCN – The World Conservation Union, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.

Whitehead, D.R. 1983. Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. p. 97 – 108. *In*: Real, L. (ed.). Pollination biology. Academic Press, Nueva York, EEUU.

Willmer, P. 2011. Pollination and floral ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ, EEUU.

Yamasaki E. & S. Sakai. 2013. Wind and insect pollination (ambophily) of *Mallotus* spp. (Euphorbiaceae) in tropical and temperate forests. Australian Journal of Botany 61: 60 – 66.

Zerega, N.J.C., L.A. Mound & G.D. Weiblen. 2004. Pollination in the New Guinea endemic *Antiaropsis decipiens* (Moraceae) is mediated by a new species of thrips, *Thrips antiaropsidis* sp. nov. (Thysanoptera: Thripidae). International Journal of Plant Sciences 165: 1017 – 1026.

Fig. 1. Tratamientos de polinización: (A) Exclusión de insectos, (B) Apomixis, (C) Polinización natural y (D) Exclusión insectos grandes (nótese el tubo de entrada indicado con la flecha).

Fig. 2. Trampa para recolectar polen transportado por viento. El porta-objetos de vidrio está recubierto con glicerogelatina teñida con fucsina en la parte central.

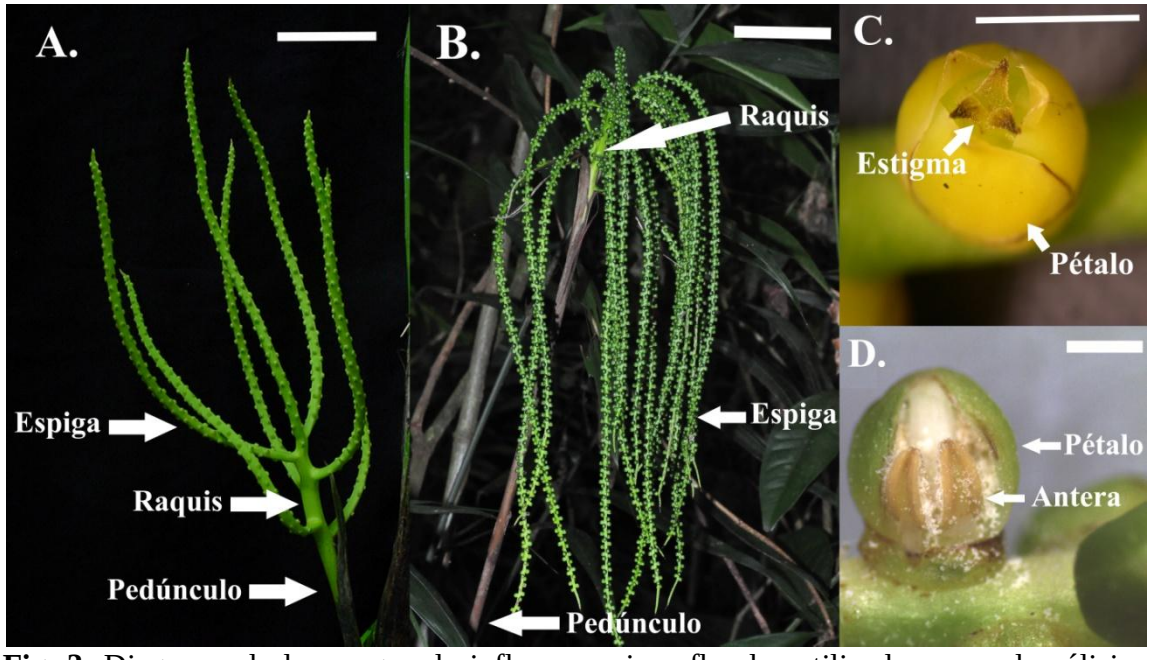

Fig. 3. Diagrama de los rasgos de inflorescencia y florales utilizados para el análisis de síndrome de polinización. (A) Inflorescencia pistilada de *C. tepejilote*, (B) Inflorescencia estaminada de *C. macrospadix*, (C) Flor pistilada de *C. costaricana* y (D) Flor estaminada de *C. macrospadix*.

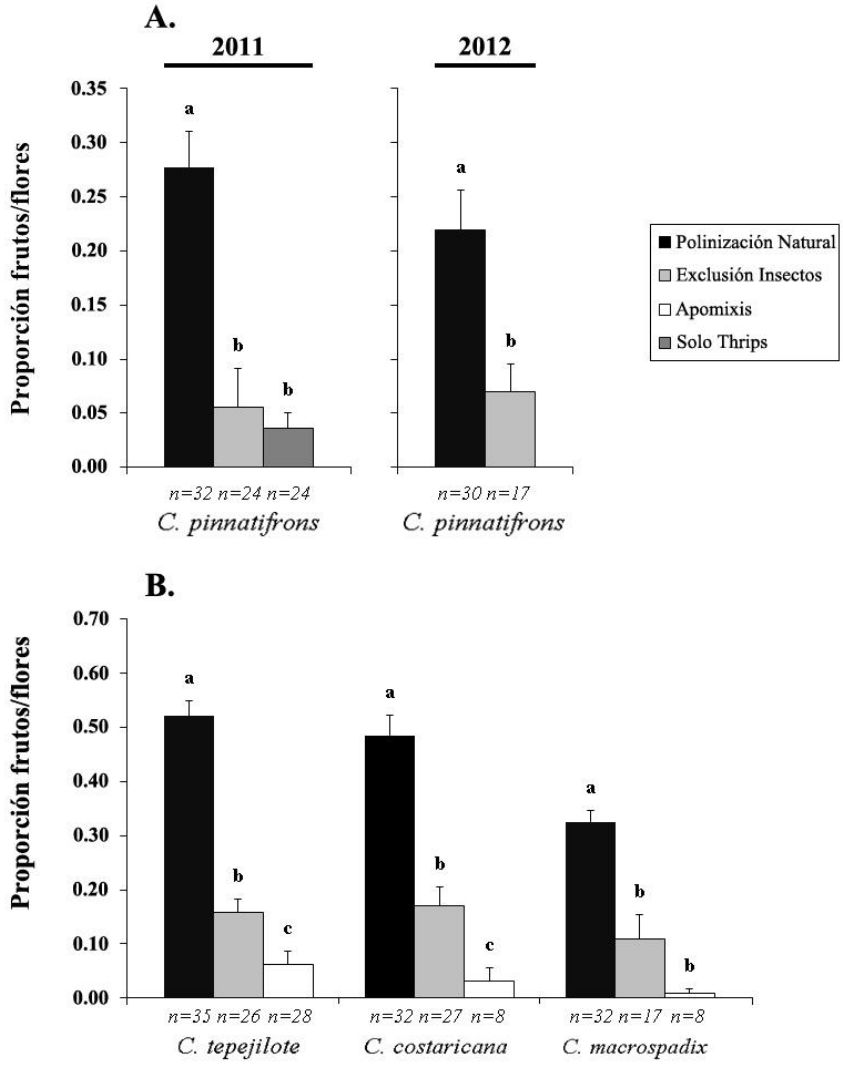

Fig. 4. Producción de frutos en tratamientos de exclusión de polinizadores y condiciones de polinización natural en cuatro especies de *Chamaedorea* en (A) La Carpintera y (B) El Rodeo, Costa Rica. Las barras verticales indican el error estándar. Debajo de cada tratamiento se indica el número de inflorescencias utilizadas. Las letras distintas representan diferencias significativas según una prueba de Mann-Whitney (p = 0.0167, corrección de Bonferroni).

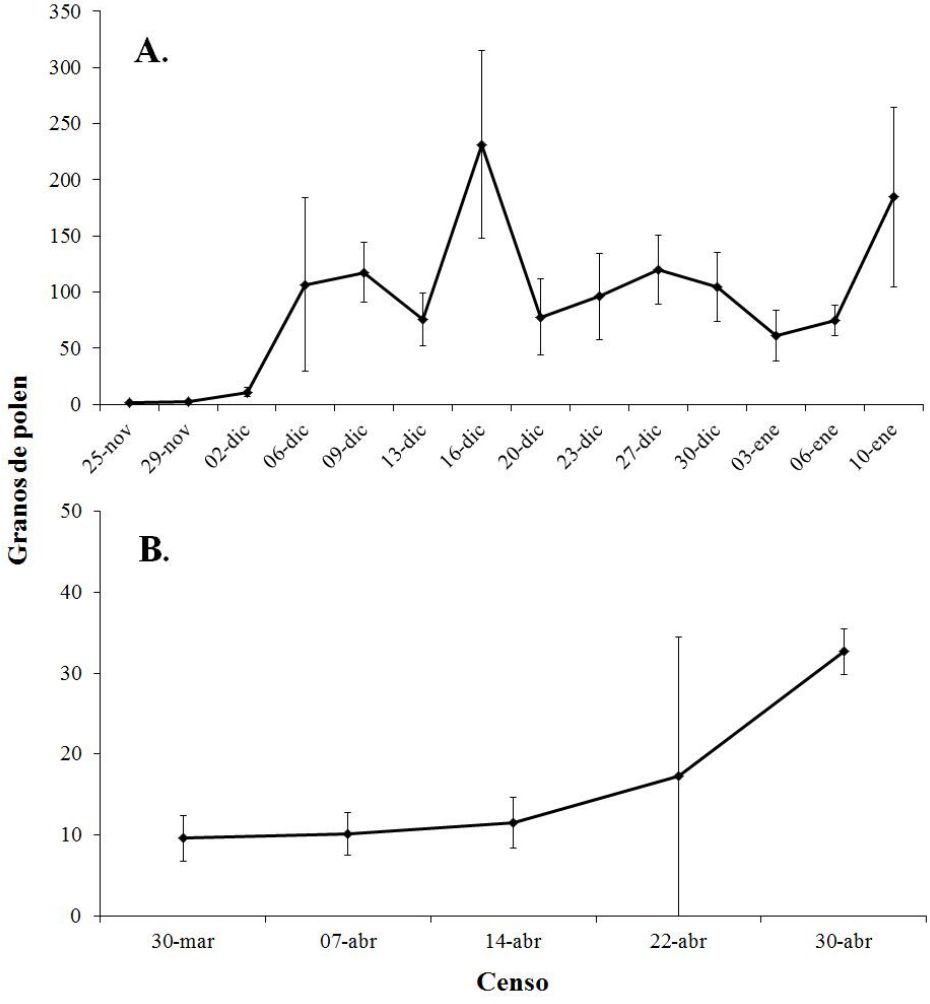

Fig. 5. Distribución temporal del polen de *Chamaedorea* transportado por viento en El Rodeo (A) y La Carpintera (B), Costa Rica. El periodo de medición fue de noviembre 2010 a enero del 2011 y marzo a mayo a 2011, respectivamente. Datos de 4 estaciones, durante 14 fechas de muestreo en El Rodeo y cinco fechas en La Carpintera. Los valores corresponden al promedio de granos por trampa ±error estándar (líneas verticales).

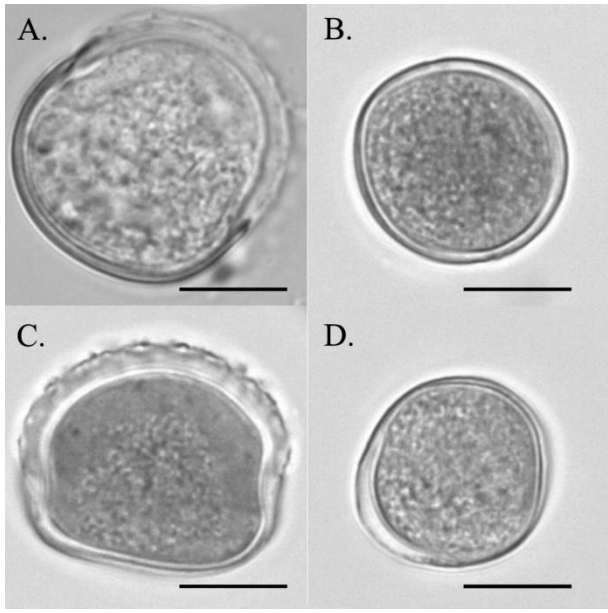

Fig. 6. Granos de polen de (A) *Chamaedorea costaricana*, (B) *C. macrospadix*, (C) *C. tepejilote* y (D) *C. pinnatifrons*. Barras de escala = 10 µm.

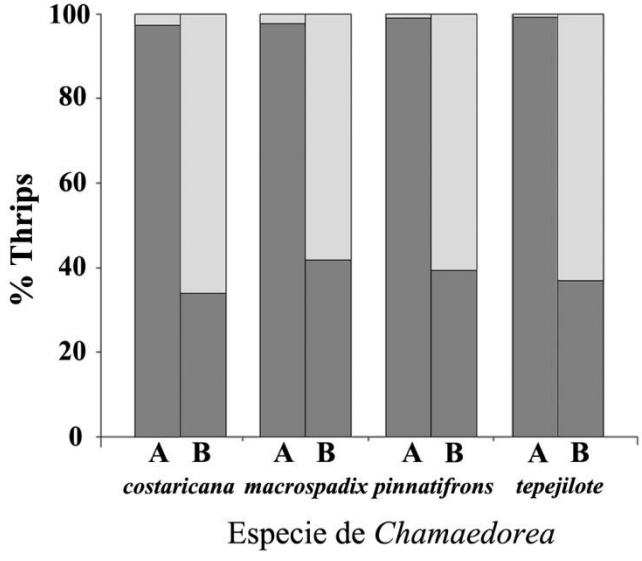

Fig. 7. Porcentaje de individuos adultos (gris oscuro) y juveniles (gris claro) de *Brooksithrips chamaedoreae* (Thysanoptera: Thripidae) en inflorescencias estaminadas en antesis (A) y senescencia (B) de las cuatro especies de estudio.

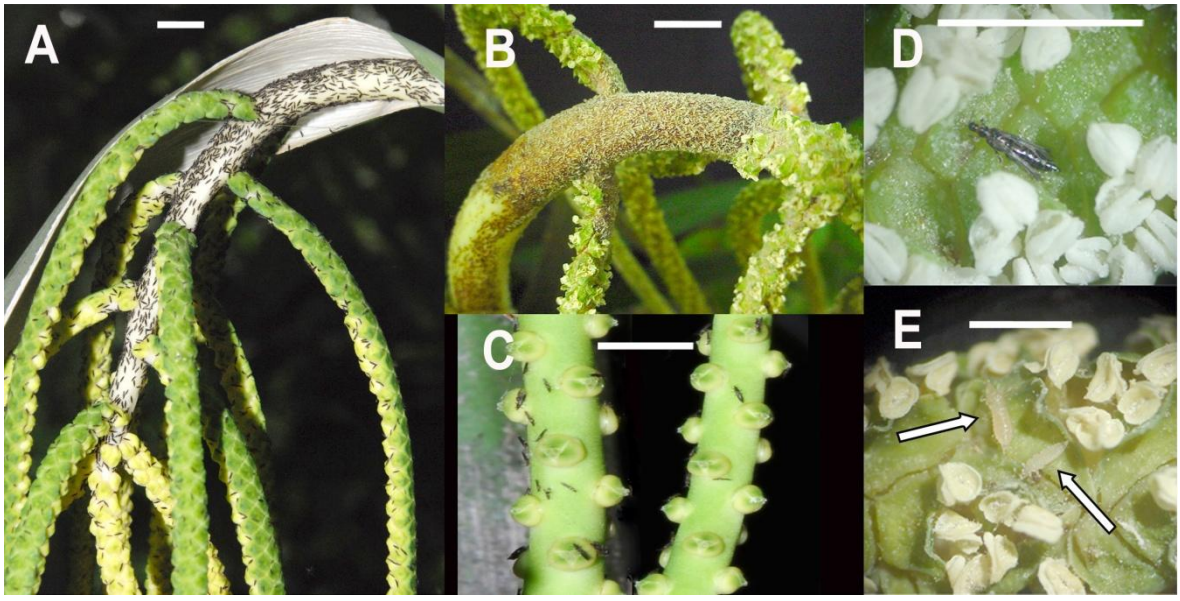

Fig. 8. (A) Inflorescencia estaminada de *Chamaedorea tepejilote* con thrips; (B) la misma inflorescencia días después, evidenciando daño por thrips en el raquis (los puntos blancos en el raquis son thrips juveniles); (C) flores pistiladas de *C. tepejilote* visitadas por thrips; (D) un adulto de *Brooksithrips chamaedoreae* deambulando entre las flores estaminadas de C. tepejilote, las estructuras blancas corresponden a las anteras; (E) thrips juveniles (señalados con flechas) en flores estaminadas de *C. tepejilote* . Barra de escala: A-C = 10 mm, D = 5 mm, E = 2 mm.

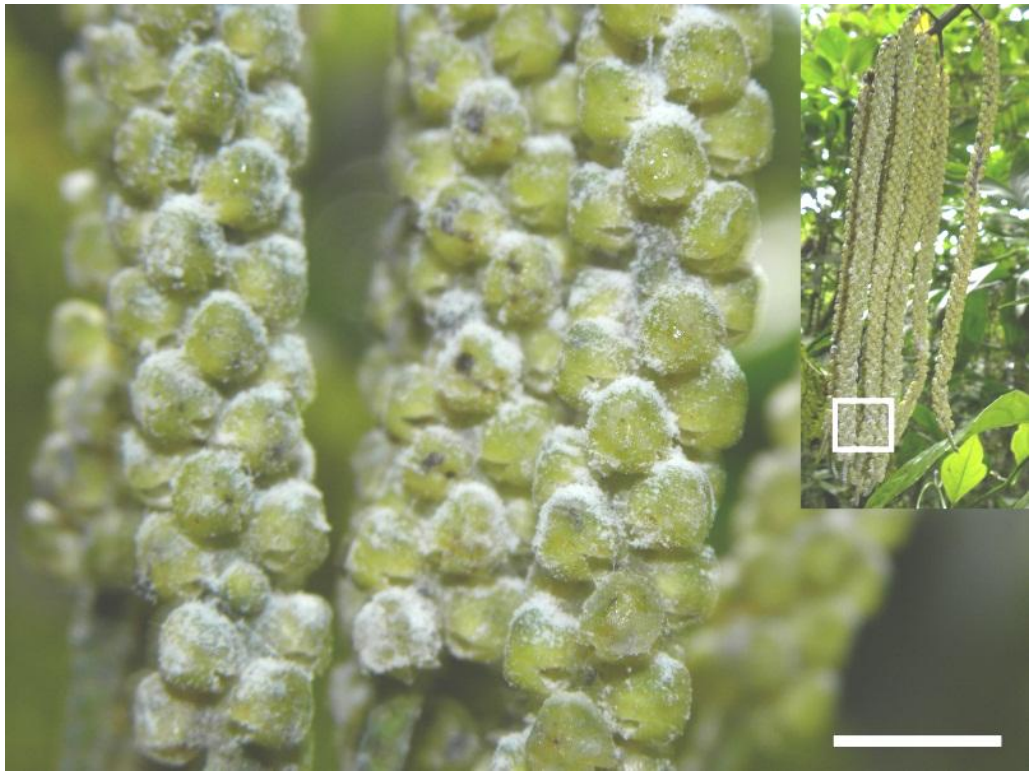

Fig. 9. Segmentos de espigas de una inflorescencia pistilada de *Chamaedorea pinnatifrons* mostrando grupos de flores donde se observa la acumulación de polen entre y sobre las pétalos (apariencia pulverulenta blanca). El polen fue liberado espontáneamente de las anteras luego de que la inflorescencia se aisló dentro de una bolsa plástica durante el periodo de antesis. La imagen del recuadro muestra la inflorescencia completa. Barra de escala = 10 mm.

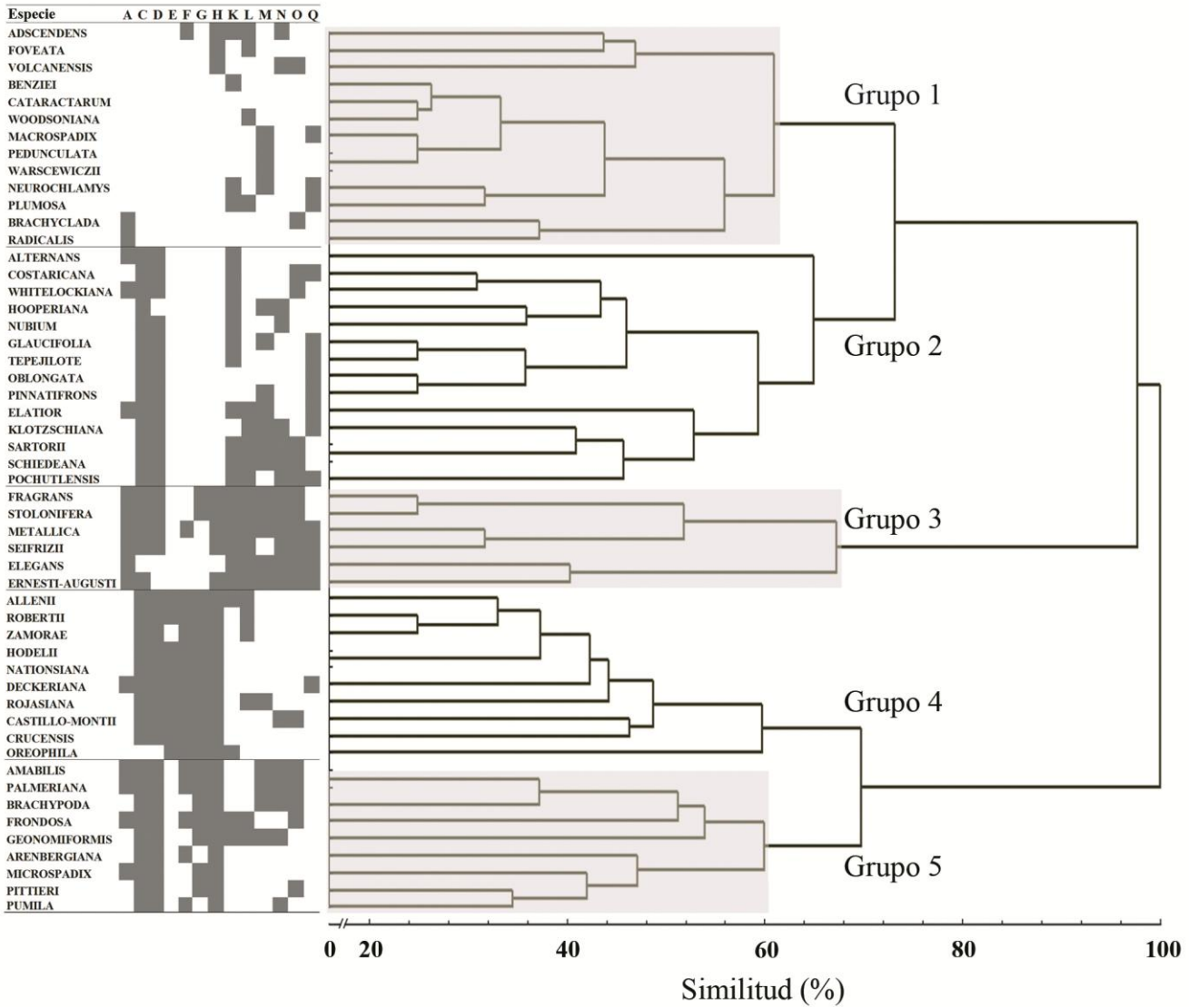

Fig. 10. (Derecha) UPGMA de 52 especies de *Chamaedorea* a partir de rasgos florales y de inflorescencia relacionados con polinización por viento e insectos. (Izquierda) Matriz de sombras para las mismas especies mostrando los rasgos analizados. Las áreas sombreadas representan el estado del caracter asociado con la polinización por insectos. Las letras se refieren a los rasgos de flores e inflorescencia (ver métodos) y los caracteres con la menor contribución a la separación de los grupos no se muestra

Cuadro I. Principales rasgos florales de las cuatro especies de *Chamaedorea* en este estudio.

Rasgo floral	*C. costaricana*	*C. macrospadix*	*C. tepejilote*	*C. pinnatifrons*
Polen	Seco y pulverulento	Seco y pulverulento	Seco y pulverulento	Seco y pulverulento
Fragancia				
Estaminada	Dulce y moderado	Dulce y fuerte	Dulce y fuerte	Dulce y moderado
Pistilada	Dulce y leve	Dulce y moderado	Dulce y moderado	Dulce, muy leve
Morfología				
Estaminada	Pétalos libres	Pétalos connados apical y basalmente, con hendiduras verticales	Pétalos libres; en espigas similares a amentos	Pétalos connados apical y basalmente, con hendiduras verticales
Pistilada	Pétalos imbricados, estigma exserto	Pétalos imbricados, estigma exserto	Pétalos imbricados, estigma exserto	Pétalos imbricados, estigma exserto
Color				
Estaminada	Amarillo	Verdoso	Verdoso-amarillento	Verde-amarillo
Pistilada	Amarillo	Verdoso-amarillento	Amarillo-blanco	Verdoso-amarillento
Inflorescencias				
Estaminada	Pedúnculo ± erecto, verde y duro; espigas pendulosas	Pedúnculo largo (~1m) y erecto; espigas pendulosas	Pedúnculo ± erecto, blanco y suave; espigas pendulosas	Pedúnculo erecto, verde y duro; espigas pendulosas
Pistilada	Pedúnculo y espigas erectas; verdes	Pedúnculo largo (~1m) y erecto; espigas erectas	Pedúnculo y espigas erectas; verdes	Pedúnculo y espigas erectas; verdes

Cuadro II. Matriz binaria de los 18 rasgos florales y de inflorescencias para 52 especies de *Chamaedorea* utilizados en el análisis de conglomerados. 1 = presencia; 0 = ausencia del rasgo. Las letras se refieren a los rasgos de flores e inflorescencia (ver métodos).

Especie de *Chamaedorea*	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
adscendens	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0
allenii	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0
alternans	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
amabilis	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0
arenbergiana	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
benziei	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
brachyclada	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
brachypoda	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0
castillo-montii	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
cataractarum	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
costaricana	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
crucensis	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
deckeriana	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
elatior	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1
elegans	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
ernesti-augusti	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
foveata	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0
fragrans	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
frondosa	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0
geonomiformis	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0
glaucifolia	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0
hodelii	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
hooperiana	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
klotzschiana	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0
macrospadix	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
metallica	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
microspadix	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
nationsiana	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
neurochlamys	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0
nubium	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
oblongata	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
oreophila	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0
palmeriana	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0
pedunculata	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
pinnatifrons	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
pittieri	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1
plumosa	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
pochutlensis	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0

continuación…

pumila	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1
radicalis	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
robertii	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0
rojasiana	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0
sartorii	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
schiedeana	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
seifrizii	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0
stolonifera	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1
tepejilote	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
volcanensis	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
warscewiczii	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
whitelockiana	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
woodsoniana	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
zamorae	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0

Cuadro III. Visitadores florales de las cuatro especies de *Chamaedorea*. **+** = abundante; **±** = frecuente; **-** = poco frecuente; **O** = ausente.

Orden Familia Especie	*C. costaricana*		*C. macrospadix*		*C. tepejilote*		*C. pinnatifrons*	
	Estaminada	Pistilada	Estaminada	Pistilada	Estaminada	Pistilada	Estaminada	Pistilada
Thysanoptera								
Thripidae								
Brooksithrips chamaedoreae	+	±	+	-	+	+	+	±
Hymenoptera								
Apidae								
Trigona fulviventris	±	O	-	O	-	O	O	O
Plebeia flavoscutellata	-	O	-	O	-	O	O	O
Trigonisca buysonii	O	O	-	O	O	O	O	O
Partamona orizabaensis	O	O	O	O	O	O	-	O
Coleoptera								
Chrysomelidae								
Tetragonotes sp.	O	O	O	O	O	O	±	-
Demotispa sp.	O	O	O	O	O	O	±	-
Cryptophagidae	O	O	O	O	O	O	±	-
Ptylodactylidae	O	O	O	O	O	O	-	O
Staphylinidae	O	O	O	O	O	O	-	O
Araneae								
Ctenidae								
Anyphaena sp.	O	O	O	O	O	O	-	O