

**INSTITUTO AGRONÔMICO DE CAMPINAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
AGRICULTURA TROPICAL E SUBTROPICAL**

JAVIER ISNARDO CARREÑO BARRERA

**AVALIAÇÃO DE ASPECTOS BIOLÓGICOS, ECOLÓGICOS E FUNCIONAIS DOS
VISITANTES FLORAIS E POLINIZADORES EM POPULAÇÕES NATURAIS E
CULTIVADAS DA PALMEIRA MACAÚBA NO BRASIL E COLÔMBIA (*Acrocomia
aculeata* Jacq. Lodd ex Mart.)**

Orientador: Dr. Carlos Augusto Colombo

Co-orientador: Dr. Arthur Campos Dália Maia

Campinas, SP

2021

INSTITUTO AGRONÔMICO DE CAMPINAS
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
AGRICULTURA TROPICAL E
SUBTROPICAL

AVALIAÇÃO DE ASPECTOS BIOLÓGICOS,
ECOLÓGICOS E FUNCIONAIS DOS VISITANTES
FLORAIS E POLINIZADORES EM POPULAÇÕES
NATURAIS E CULTIVADAS DA PALMEIRA
MACAÚBA NO BRASIL E COLÔMBIA (*Acrocomia
aculeata* Jacq. Lodd ex Mart.)

JAVIER ISNARDO CARREÑO BARRERA

Orientador: Dr. Carlos Augusto Colombo
Co-orientador: Dr. Arthur Campos Dália Maia

Tese apresentada como requisito para a
obtenção do título de **Doutor** em
Agricultura Tropical e Subtropical, Área de
Concentração em Genética, Melhoramento
Vegetal e Biotecnologia.

Campinas, SP
2021

Ficha elaborada pela bibliotecária do Núcleo de Informação e Documentação do Instituto Agrônômico

C314a Carreño Barrera, Javier Isnardo
Avaliação de aspectos biológicos, ecológicos e funcionais dos visitantes florais e polinizadores em populações naturais e cultivadas da palmeira macaúba no Brasil e Colômbia (*Acrocomia aculeata* Jacq. Lodd ex Mart.)/ Javier Isnardo Carreño Barrera
Campinas, 2021.167 fls

Orientador: Carlos Augusto Colombo
Co-orientador: Arthur Campos Dália Maia
Dissertação (Mestrado) Agricultura Tropical e Subtropical –
Instituto Agrônômico

1. Palmeira macaúba 2. Polinização. 3. Variação-abundâncias.
4. Variação-temporal. 5. Rol funcional 6. Eficiência reprodutiva.
I. Colombo, Carlos Augusto II. Maia, Arthur Campos Dália.
III. Título

CDD 584.5



SECRETARIA DA AGRICULTURA E ABASTECIMENTO
AGÊNCIA PAULISTA DE TECNOLOGIA DOS AGRONEGÓCIOS
INSTITUTO AGRONÔMICO
Pós-Graduação Agricultura Tropical e Subtropical
Fone: (19) 2137.0659/2137.0601
Avenida Barão de Itapura, 1.481
13020-902 - Campinas, SP



ATA DE DEFESA DE TESE DE DOUTORADO

Aos 29 dias do mês de novembro de 2021, às 14 horas reuniu-se a Banca examinadora homologada pelo Programa de Pós-Graduação em Agricultura Tropical e Subtropical, composta pelos membros abaixo listados visando à defesa de doutorado de Javier Isnardo Carreño Barrera, para obtenção do título de **"DOUTOR"**, conforme **Processo SAA nº 11.550/2017**. A sessão presidida pelo Dr. Carlos Augusto Colombo, orientador do aluno, foi realizada em sessão pública aberta, síncrona, por videoconferência e transmitida via internet no canal do PPG-IAC. A sessão pública foi gravada e permanece em arquivo pelo tempo estabelecido pelo regimento do PPG-IAC para os devidos fins de comprovação. Iniciados os trabalhos, o candidato submeteu-se ao exame de sua dissertação, intitulada **"Avaliação de aspectos biológicos, ecológicos e funcionais dos visitantes florais e polinizadores em populações naturais e cultivadas da palmeira macaúba em Brasil e Colômbia (*Acrocomia aculeata* Jacq. Lodd ex Mart.)"**. Terminado o exame, procedeu-se ao julgamento, cujo resultado foi o seguinte:

Dr. Carlos Augusto Colombo	aprovado (x)	reprovado ()
Dr. Bruno Augusto Souza de Medeiros	aprovado (x)	reprovado ()
Dr. Hipólito Ferreira Paulino Neto	aprovado (x)	reprovado ()
Dr. Jorge Mauricio Costa Mondego	aprovado (x)	reprovado ()
Dr ^a . Cinthia Souza Rodriguez	aprovado (x)	reprovado ()

Apurados os resultados, constatou-se que o(a) candidato(a) foi habilitado(a), fazendo jus, portanto, ao título de **"DOUTOR EM AGRICULTURA TROPICAL E SUBTROPICAL"**, na área de concentração: **Genética, Melhoramento Vegetal e Biotecnologia**, do que, para constar, lavrou-se a presente ata, assinada pelo Presidente da Comissão Examinadora representando os demais membros da sessão remota.

Dr. Carlos Augusto Colombo
Instituto Agrônomo

DEDICATÓRIA

A Deus, à minha família e aos amigos
que me acompanharam durante o curso
de doutorado.

AGRADECIMENTOS

O desenvolvimento deste trabalho é resultado da contribuição de muitas pessoas e instituições. Muitas delas aqui mencionadas são dignas de meus sinceros agradecimentos, já que cada uma foi parte fundamental para conseguir finalizar este novo capítulo de minha vida.

Assim agradeço:

Agradeço a Deus por me permitir a existência neste tempo e espaço e andar o caminho da vida.

Ao Programa de Pós – Graduação em Agricultura Tropical e Subtropical do Instituto Agrônomo de Campinas e ao Dr. Carlos Augusto Colombo pela confiança em me aceitar como orientado, pelos conselhos, pelos ensinamentos científicos, além de sempre possibilitar as melhores condições possíveis para realização dos estudos de campo e laboratório.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de estudos e FAPESP pelo financiamento do presente trabalho.

Um agradecimento especial ao Dr. Artur Campos D. Maia, por compartilhar seu grande conhecimento em temas de ecologia química, no Laboratório de Ecologia Química na Universidade Federal de Pernambuco -UFPE, Recife. Além de sua sincera amizade, e entrega incondicional em minha formação de doutor.

Um agradecimento especial ao professor Luís Alberto Núñez Avellaneda, por seu constante apoio, entusiasmo, participação ativa e direcionamento do trabalho da tese, facilidade do trabalho de laboratório na Universidade da Salle, análises e redação do documento. Além de ser um exemplo de vida, e sincera amizade nestes anos.

À Dra. Suellen A. Vianna pela amizade e por estar sempre disponível em tirar dúvidas sobre assuntos relacionados à pesquisa científica.

Aos amigos do Centro de Recurso Genético e Vegetais, Carla Nardin, Evandro Coelho, Fabio Dias Carvalho e Célia Terra, secretária da Pós-Graduação, pela colaboração na condução das atividades acadêmicas.

Aos colegas de trabalho Gustavo Batista de Souza, Elivelton Alves Lustri, Fernanda Almeida, Luiz Henrique Chorfi Berton, Cissa Eduarda, Leonardo Dominguez, Jonathan Rocha, Brenda Gabriela Díaz Hernandez, Barbara Regina Bazzo, Gabriel de Camargo, pela troca de experiências e momentos de distração durante esses quatro anos de doutorado.

Às amigas que de alojamento Gabriela Neves, Adriana Modolon Duarte, Rafael Leonardo de Almeida pelos bons momentos de conversa, risadas, ajuda com as atividades diárias durante o período de doutorado.

“Seja o que a sua mente pode conceber e acreditar, ela pode conseguir”

Napoleon Hill.

“As batalhas que contam não são apenas as medalhas de ouro. As lutas dentro de si, as batalhas invisíveis dentro de todos nós, é o que vale a pena”

Jesse Owens.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	xii
LISTA DE FIGURAS	xiv
RESUMO	xvi
ABSTRACT	xviii
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1. Generalidades da macaúba <i>Acrocomia aculeata</i> Lodd. Ex Mart.	4
2.2. Uso da espécie	6
2.3. Cenário do biodiesel e o potencial produtivo da macaúba	8
2.4. Polinização em palmeiras	9
2.4.1. Importância de um polinizador (eficiência)	11
2.4.2. Variação temporal e espacial	12
2.4.3. Síndromes de polinização	12
2.4.4. Polinizador mais eficiente.....	13
2.4.5. Abordagem de redes complexas de interações	14
3. REFÊRENCIAS.....	18
CAPÍTULO 1	
Co-polinização, fidelidade e eficiência ao longo do tempo: pequenos besouros e o sucesso reprodutivo de <i>Acrocomia aculeata</i> (Arecaceae) na Orinoquia colombiana ..	25
ABSTRACT	27
1. INTRODUCTION	29
2. MATERIAL AND METHODS	30
2.1. Study área	20
2.2. Focal plant species	31
2.3. Flowering and floral rewards	31
2.4. Controlled pollination experiments and reproductive efficiency	32
2.5. Flower-visiting insects and effective pollinators	34
3. RESULTS	35
3.1. Flowering and floral rewards	36
3.2. Controlled pollination experiments and reproductive efficiency	37
3.3. Flower visitors and effective pollinators	37
4. DISCUSSION	38
5. REFERENCES	43
CAPÍTULO 2	
Aspectos morfológicos e ecológicos dos polinizadores e co-polinizadores da palmeira macaúba <i>Acrocomia aculeata</i> , na América Latina	57
RESUMO.....	58
1. INTRODUCTION	59
2. MATERIAL AND METHODS	61
2.1. Descrição morfo-ecológica dos polinizadores	61
3. RESULTADOS	62
3.1. Aspectos morfo-ecológicos dos polinizadores de <i>A. aculeata</i>	62
3.1.1. Família Nitidulidae, Latreille 1802	62
3.1.2. Subfamília Curculioninae Latreille 1802; Acalyptini Thomson 1859., <i>Andranthobius</i> , Kuschel 1952	66
3.1.3. Género <i>Phyllotrox</i> , Schöenherr 1836.	67

3.1.4. Família Biphyllidae	68
3.1.5. Gênero <i>Cyclocephala</i> Guerin-Meneville, 1844	70
4. CONCLUSÕES	71
5. REFERÊNCIAS	72
CAPÍTULO 3	
Variação temporal dos polinizadores de <i>Acrocomia aculeata</i> , e seus efeitos na produtividade numa população semi-natural	75
RESUMO.....	76
1. INTRODUÇÃO	78
2. MATERIAL E MÉTODOS	80
2.1. Variação temporal dos polinizadores	80
2.1.1. Variação temporal dos polinizadores e co-polinizadores nas inflorescências. ...	80
2.1.2. Variação temporal dos polinizadoras na população	81
2.2. Produção de frutos (Eficiência)	81
3. RESULTADOS	82
3.1. Variação temporal dos polinizadores nas inflorescências.	82
3.2. Variação temporal dos polinizadores na população semi-natural de <i>Acrocomia aculeata</i>	83
3.3. Produção de frutos (Eficiência)	84
4. DISCUSSÃO	84
5. CONCLUSÕES	87
6. REFERÊNCIAS	92
CAPÍTULO 4	
Projeção da distribuição, eficiência e exclusividade dos polinizadores de <i>Acrocomia aculeata</i> com vistas à expansão de plantios no Brasil	96
RESUMO	97
1. INTRODUÇÃO	99
2. MATERIAL E MÉTODOS	102
2.1. Distribuição da eficiência dos polinizadores de <i>Acrocomia aculeata</i> em Latim américa.	102
2.2. Exclusividade dos polinizadores de <i>Acrocomia aculeata</i>	103
2.3. Estimativa da presença dos polinizadores de <i>Acrocomia aculeata</i> no Brasil	104
3. RESULTADOS	105
3.1. Distribuição da eficiência dos polinizadores de <i>Acrocomia aculeata</i>	105
3.2. Exclusividade dos polinizadores de <i>Acrocomia aculeata</i>	115
3.3. Estimativa da presença dos polinizadores de <i>Acrocomia aculeata</i> para assegurar alta produção de frutos	119
4. DISCUSSÃO	121
5. CONCLUSÕES	125
6. REFERÊNCIAS	126
CAPÍTULO 5	
Avaliação dos visitantes e polinizadores de Macaúba (<i>Acrocomia aculeata</i> Jacq. Lodd ex Mart.), em três populações no Cerrado brasileiro	135
RESUMO	136
1. INTRODUÇÃO	138
2. MATERIAL E MÉTODOS	139
2.1. Área de estudo	139
2.2. Espécie de estudo	140

2.3. Insetos visitantes florais nas populações de <i>A. aculeata</i>	140
2.4. Polinizadores efetivos	142
2.5. Produtividade das populações	142
3. RESULTADOS	143
3.1. Insetos visitantes florais nas populações de <i>A. aculeata</i>	143
3.2. Produtividade das populações	147
4. DISCUSSÃO	149
5. CONCLUSÕES	151
6. REFERÊNCIAS	152

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1.

Co-pollination, fidelity, and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia

Table 1: Controlled pollination experiments in *Acrocomia aculeata* (Arecaceae)..... 50

Table 2: Insect species collected in inflorescences of *Acrocomia aculeata* during the pistillate phase of anthesis across three successive reproductive seasons (September 2014 to August 2017) in a natural population in the Colombian Orinoquia. Median abundance values of collected specimens per inflorescence (N = 5 inflorescences per season) and relative percentage abundances are shown. Relative frequencies of each species, calculated as the ratio between the number of inflorescences in which a species was collected by the total number of sampled inflorescences, are indicated as: *** very frequent species, when present in more than 85% of the collections; ** frequent species, present in 60 - 85% of the collections; * occasional species, present in 40 - 59% of the collections; + sporadic species, present in less than 40% of the collections; and - absent. Taxa in bold were classified as effective pollinators based on calculated Relative Importance (RI) values (refer to Material and Methods section and Table 3 for details). Obs. The calculated median values for the following species were null for all reproductive seasons and they were thus not listed: *Pachymerus cardo* (Chrysomelidae), *Trigona* sp.3 (Apidae), *Gnamptogenys* sp. and *Pachycondyla* sp. (Formicidae), *Polybia* sp. and *Vespidae* sp. (Vespidae), and *Drosophila* sp.2 (Drosophilidae)..... 51

Table 3. Value indexes of Pollinator Importance (PI) and pollinator's Relative Importance (RI) for flower-visiting insect species with effective participation in the pollination of *Acrocomia aculeata* in Yopal, department of Casanare, Colombian Orinoquia. (RA) relative abundance during the female phase of anthesis; (PE) pollen transport efficiency; (CO) constancy. *main pollinators, or those presenting RI values > 10% across all reproductive seasons. Refer to material and Methods section for details..... 54

CAPÍTULO 4.

Projeção da distribuição, eficiência e exclusividade dos polinizadores de *Acrocomia aculeata* com vistas à expansão de plantios no Brasil.

Tabela 1. Reporte das 28 espécies de palmeiras dos gêneros *Acrocomia*, *Attalea*, *Astrocaryum*, *Butia*, *Cocos*, *Ceroxylon*, *Iriarte*, *Mauritia*, *Manicaria*, *Wettinia* que foram revisadas, procurando a presença dos principais polinizadores de *Acrocomia aculeata*, *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 em América Latina. 103

CAPÍTULO 5.

Avaliação dos visitantes e polinizadores de Macaúba (*Acrocomia aculeata* Jacq. Lodd ex Mart.), em três populações no Cerrado brasileiro.

Tabela 1. Espécies de insetos coletadas em inflorescências de *Acrocomia aculeata* durante a fase pistilada da antese em três estações reprodutivas sucessivas (setembro de 2014 a agosto de 2017) em uma população natural na Orinoquia colombiana. São mostrados os valores de abundância média dos espécimes coletados por inflorescência (N = 5 inflorescências por

estação) e as abundâncias percentuais relativas. As frequências relativas de cada espécie, calculadas como a razão entre o número de inflorescências em que uma espécie foi coletada e o número total de inflorescências amostradas, são indicadas como: *** espécies muito frequentes, quando presentes em mais de 85% das coleções; ** espécies frequentes, presentes em 60 - 85% das coleções; * espécies ocasionais, presentes em 40 - 59% das coleções; + espécies esporádicas, presentes em menos de 40% das coleções; e - ausente. Os táxons em negrito foram classificados como polinizadores eficazes com base nos valores de Importância Relativa (IRP) calculados (consulte a seção Material e Métodos e a Tabela 3 para detalhes). Obs. Os valores medianos calculados para as seguintes espécies foram nulos para todas as estações reprodutivas e, portanto, não foram listados: *Pachymerus cardo* (Chrysomelidae), *Trigona* sp.3 (Apidae), *Gnamptogenys* sp. e *Pachycondyla* sp. (Formicidae), *Polybia* sp. e *Vespidae* sp. (Vespidae) e *Drosophila* sp.2 (Drosophilidae)..... 136

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1.

Co-pollination, fidelity, and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia.

Figure 1. Reproductive phenology (flowering and fruiting) of *Acrocomia aculeata* during three successive years in the municipality of Yopal, department of Casanare, Colombian Orinoquia. On the vertical (y) axis, values to the right are percentage ratios of the yearly produced inflorescences (dark gray) and infrutescences (black). Values to the left refer to accumulated rainfall (in mm), shown in the graphs as the light gray polygons..... 47

Figure 2. Pollinator activity on inflorescences of *Acrocomia aculeata*. (a) Newly opened inflorescence; (b) and (c) *Andranthobius* sp.1 and *Mystrops* sp.1 over pistillate flowers during the female phase of anthesis; (d) and (e) *Mystrops* spp. and *Phyllotrox* spp. over staminate flowers during the male phase of anthesis. 48

Figure 3. Pollination and reproductive ecology of *Acrocomia aculeata* across three successive reproductive seasons (September 2014 to August 2017) in a population in Yopal, department of Casanare, Colombian Orinoquia. (a) Box plot of the mean abundances of flower-visiting insect species associated with inflorescences in the female phase of anthesis (N = 5 samples per season; whiskers = min to max values); (b) Relative participation (% RI; see material and Methods for details) of insect species in pollination (N = 5 samples per season; mean and SD); (c) Mean number of produced pistillate flowers, formed fruits and abortions (N = 10 samples per season; whiskers = min to max values). 49

CAPÍTULO 2.

Aspectos morfológicos e ecológicos dos polinizadores e co-polinizadores da palmeira macaúba *Acrocomia aculeata*, na América Latina

Figura 1. *Mystrops debilis*, Erichson 1843. A. macho em vista dorsal, B. fêmea em vista dorsal, C-D. Aedeago: C. pene, D. tégmen. 62

Figura 2. *Mystrops* sp.1 A. macho em vista dorsal., B. fêmea em vista dorsal, C-D. Aedeago: C. pene, D. tégmen. 63

Figura 3. *Andranthobius* sp.1, A. macho em vista dorsal., B. vista ventral., C. fêmea em vista dorsal, D. vista ventral., E. Aedeago em vista dorsal. 64

Figura 4. *Phyllotrox* sp.1, A macho em vista dorsal., B vista ventral, C. fêmea em vista dorsal, D. vista ventral, E. Aedeago em vista dorsal. 66

Figura 5. *Diplocoelus* sp.1, A. macho em vista dorsal., B. fêmeas vista dorsal, C. Aedeagus: tegmen, D. ovipositor. 67

Figura 6. Adultos de *Cyclocephala forsteri*: A. macho, B fêmea. Fotografia de Charles Martins de Oliveira. 68

CAPÍTULO 3.

Variação temporal dos polinizadores de *Acrocomia aculeata*, e seus efeitos na produtividade numa população semi-natural.

Figura 1. Variação das abundâncias dos polinizadores e co-polinizadores nas inflorescências de *A. aculeata* nas diferentes etapas reprodutivas (fase feminina e fase masculina). A. Fenologia floral das inflorescências, e o período de tempo da fase feminina (dia 1), fase masculina (dia 2-5), e caída das flores masculinas ou senescências. B e C. Variação das abundâncias dos principais polinizadores (*Mystrops debilis*, *Andranthobius* sp.1) e co-polinizadores (*Cyclocephala forsteri*, *Phyllotrox* sp.1, *Diplocoelus* sp.1, *Mystrops* sp.1) em fase feminina. D., e E. Variação das abundâncias dos principais polinizadores (*M. debilis*, *Andranthobius* sp.1) e co-polinizadores (*Cyclocephala forsteri*, *Phyllotrox* sp.1, *Diplocoelus* sp.1, *Mystrops* sp.1) em fase masculina até a caída das flores ou senescência. 85

Figura 2. Variação das abundâncias dos principais polinizadores *Mystrops debilis* (Md: pontos negros) e *Andranthobius* sp.1 (And: pontos grises) em três estações reprodutivas numa população semi-natural da palmeira macaúba *Acrocomia aculeata*. A linha verde representa o número de inflorescências produzidas, durante a estação reprodutiva. 86

Figura 3. Produção média de flores pistiladas (vermelho), frutos formados (roxo) e abortos (azul) (N=30 por estação reprodutiva; bigodes e pontos=Max -Min) 87

CAPÍTULO 4.

Projeção da distribuição, eficiência e exclusividade dos polinizadores de *Acrocomia aculeata* com vistas à expansão de plantios no Brasil.

Figura 1. Distribuição e variação das abundâncias de *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 em Latim América. 109

Figura 2. Distribuição e variação das abundâncias de *Mystrops debilis* em outras espécies de palmeira dos gêneros *Acrocomia*, *Attalea*, *Butia*, *Cocos*, *Syagrus* em Sul América. 110

Figura 3. Dendograma de similaridade Bray-Curtis entre as espécies de palmeiras e seus polinizadores. Lista de palmeiras com sua abreviatura: *Acrocomia aculeata* (Ac), *A. intumescens* (Ain), *A. totai* (At), *Attalea butyracea* (Atb), *A. compta* (Atcm), *A. espiocosa* (Ates), *A. funifera* (Atf), *A. geraensis* (Atge), *A. insignis* (Ati), *A. maripa* (Atm), *A. oleífera* (Atol), *A. pindobassu* (Atp), *A. phalerata* (Atph), *A. spectabilis* (Ats), *Butia paraguayensis* (Bp), *Cocos nucifera* (Cn), *S. coronata* (Sc), *S. cearensis* (Sce), *S. inajai* (Sij), *S. matafome* (Smf), *S. oleracea* (Sol), *S. orinocensis* (Sor), *S. pricofilia* (Spri), *S. romanzoffiana* (Sr), *S. sancona* (Ss), *S. smithii* (Ssm), *S. pseudococos* (Ssp), *S. vermicularis* (Sver), *Astrocaryum vulgare* (Av), *Iriarteia deltoidea* (Id), *Mauritia flexuosa* (Mf), *Manicaria saccifera* (Msc), *Bactris gastomiana* (Bgas), *Socratea exorrhiza* (Sh), *Bactris glaucescens* (Bgl), *B. guineenses* (Bg), *B. oligocarpa* (Bol), *Ceroxylon parvifrons* (Cp), *C. sasaimae* (Cs), *C. ventricosum* (Cv), *C. vogelianum* (Cvg), *Oenocarpus balickii* (Obk), *O. bataua* (Ob), *O. minor* (Om), *Wetinia quinaria* (Wq), *W. drudei* (Wd), *W. equalis* (Weq), *W. kalbreyeri* (Wka), *W. praemorsa* (Wp), *W. radiata* (Wr). 112

Figura 4. Rede de interações (Red-bipartita) de 49 espécies de palmeiras dos gêneros *Acrocomia*, *Attalea*, *Bactris*, *Butia*, *Ceroxylon*, *Cocos*, *Iriarteia*, *Mauritia*, *Manicaria*, *Oenocarpus*, *Socratea*, *Syagrus*, *Wettinia*; e de 34 espécies de insetos polinizadores dos

gêneros *Mystrops* (Mystropini, Nitidulidae) e gorgulhos da tribo Acalyptini, Baridinae, Curculioninae. Os retângulos representam as espécies e as linhas as interações. 114

Figura 5. Modelo de Nicho Ecológico dos polinizadores de *Acrocomia aculeata*, *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1, no Brasil. A. Pontos de ocorrência dos polinizadores de *A. aculeata*, e das 27 espécies palmeiras hospedeiras de *Mystrops debilis*. B. Mapa mostrando a previsão das ocorrências dos polinizadores, e as áreas com uma probabilidade alta de apresentar taxas altas de produção de frutos, com base ao modelo Maxent (0= baixo, 1=Alto) 116

CAPÍTULO 5.

Avaliação dos visitantes e polinizadores de Macaúba (*Acrocomia aculeata* Jacq. Lodd ex Mart.), em três populações no Cerrado brasileiro.

Figura 1. Avaliação dos visitantes florais e polinizadores de *Acrocomia aculeata* em três populações, localizadas em Campinas-SP (Camp), Montes Claros-MG (M_Cl), e Olaria-MG (Olar), no Cerrado Brasileiro. A. Composição taxonômica dos principais grupos de insetos visitantes florais., B. Box plot da média das abundâncias dos insetos visitantes florais nas inflorescências por população, C. Importância relativa de cada polinizador (%IRP), D. Média do número de flores pistiladas produzidas, frutos formados e abortos. 139

AVALIAÇÃO DE ASPECTOS BIOLÓGICOS, ECOLÓGICOS E FUNCIONAIS DOS VISITANTES FLORAIS E POLINIZADORES EM POPULAÇÕES NATURAIS E CULTIVADAS DA PALMEIRA MACAÚBA (*Acrocomia aculeata* Jacq. Lodd ex Mart.)

RESUMO

A palmeira “corozo” na Colômbia ou macaúba no Brasil, apresentam frutos com alto teor de óleo tanto na polpa como na semente, com aplicação nas indústrias de alimentos, farmacêutica, cosmética, e sobretudo dos biocombustíveis. É uma palmeira monóica, dicogâmica, tipo protógina, portanto, dependente de polinizadores para fertilizar as flores. Consequentemente, o incremento na produtividade dos frutos das populações comerciais de macaúba é o principal alvo das pesquisas de melhoramento e do setor comercial, com manutenção da diversidade da espécie. Sabendo que poucas são as informações sobre a polinização da palmeira macaúba, o presente trabalho apresenta informações sobre as estratégias reprodutivas de *A. aculeata*, para manter taxas médias de produção de frutos numa população natural (Capítulo 1); a descrição dos polinizadores, e co-polinizadores para sua fácil identificação com alguns aspectos do comportamento destes dentro das inflorescências para os futuros produtores (Capítulo 2). Devido a macaúba ser uma espécie estacional, avaliamos a variação dos polinizadores a nível das inflorescências, e na população, e como eles afetam a produtividade (Capítulo 3); avaliamos a distribuição e a exclusividade dos polinizadores na América Latina, e a partir de uma Análise de Modelamento de Nicho Ecológico (MNC), conseguimos prever as áreas como maior probabilidade de altas taxas de polinização no Brasil (Capítulo 4); e finalmente comparamos os mecanismo de polinização em diferentes populações e a eficiência reprodutiva em populações naturais, semi-naturais, e em condições de cultivo no Brasil (capítulo 5). Com a informação gerada nesta pesquisa, apresentamos as bases de estudo para gerar estratégias para o manejo dos polinizadores para os futuros plantios tanto para Brasil, como para América Latina.

Palavras-chaves: Polinização, *Mystrops debilis*, *Andranthobius* sp.1., variação-abundâncias, variação-temporal, rol funcional, eficiência reprodutiva.

**EVALUATION OF BIOLOGICAL, ECOLOGICAL AND FUNCTIONAL ASPECTS
OF FLORAL VISITORS AND POLLINATORS IN NATURAL AND CULTIVATED
POPULATIONS OF THE MACAÚBA PALM (*Acrocomia aculeata* Jacq. Lodd ex
Mart.)**

ABSTRACT

The “corozo” , a palm in Colombia or “macaúba” in Brazil, has fruits with a high oil content both in the pulp and seed, with application in food, pharmaceutical, cosmetics, and above all biofuels industries. It is a monoecious, dichogamy, protogynous palm, therefore, dependent on pollinators to fertilize the flowers. Consequently, the increase in fruit productivity of commercial populations of macaúba is the main target of breeding research and the commercial sector, even maintaining a diversity of the species. Knowing that there is little information about the pollination of the macaúba’s palm, the present work will present information on the reproductive strategies of *A. aculeata*, to maintain average rates of fruit production in a natural population (Chapter 1); the description of pollinators, and co-pollinators for their easy identification with some aspects of their behavior inside the inflorescence for future producers (Chapter 2). Due to macaúba is a seasonal species, we evaluated the variation of pollinators at the inflorescence level, and in the population, and how they affect productivity (Chapter 3); we evaluated the distribution and exclusivity of pollinators in Latin America, and from an Ecological Niche Modeling Analysis (MNC), we were able to predict the areas with the highest probability of high pollination rates in Brazil (Chapter 4); and finally we compared the pollination mechanisms in different populations and the reproductive efficiency in natural, semi-natural populations, and under cultivation conditions in Brazil (chapter 5). As the information generated in these surveys, we present the study bases to generate strategies for the management of pollinators for future plantations both for Brazil and Latin America.

Key words: Pollination, *Mystrops debilis*, *Andranthobius* sp.1, abundance-variation, time-variation, functional role, reproductive efficiency.

1. INTRODUÇÃO GERAL

A palmeira *Acrocomia aculeata* (Arecaceae), popularmente conhecida no Brasil como macaúba, vem despertando o interesse de parte da comunidade científica brasileira em virtude da sua elevada capacidade produtiva de óleo num momento em que os óleos vegetais alcançam grande projeção no consumo mundial. Praticamente 144 das 209 milhões de toneladas atuais de óleo vegetal produzido no mundo derivam de apenas duas fontes, palma e soja (USDA, 2020). Portanto, a diversificação de matérias-primas para atendimento desse mercado pode ser considerada estratégico para o setor, e a busca por uma fonte energética que seja economicamente competitiva e que apresente índices técnicos de sustentabilidade desejáveis têm provocado crescente interesse comercial e de pesquisa pela palmeira macaúba (Mattei, 2017).

A macaúba pode ser considerada como uma das principais fontes de óleo vegetal para produção de biodiesel no Brasil e na América do Sul. De acordo com estimativas, essa oleaginosa pode produzir 4000 L ha/óleo-ano. A título de comparação, a soja produz 420 L, o girassol 890 L e a mamona 1.320 L, enquanto que o dendê pode chegar a 7300 mil L ha/óleo-ano (Evaristo et al., 2016), muito embora esta última opção agrícola seja de adaptação restrita à região amazônica. Some-se a isso o fato de a macaúba ser espontânea e perene, com benefícios para o manejo e a conservação de solo, visto que uma vez plantada sua vida útil econômica excede 50 anos e como espécie pioneira, abre caminho para a sucessão de espécies, assegurando a conservação e recuperação ambiental (De Lima et al., 2018; Colombo et al., 2018).

Considerando o potencial energético da macaúba, o que exigirá plantios em larga escala, um dos grandes desafios em curto prazo é gerar informação básica sobre sua biologia e ecologia, sobretudo do processo de polinização, responsável pela formação dos frutos de onde se extrai o óleo, para a implantação de processos de domesticação e industrialização. Nos últimos anos houve um grande aumento dos estudos envolvendo a espécie em temas relacionados à sua morfologia (Faria, 2012; Vianna et al., 2017^a), distribuição de populações naturais (Berton, 2013), caracterização química, física e morfológica de frutos (Bora & Rocha, 2004; Berton, 2013; Vianna et al., 2017^b), diversidade genética (Lanes et al., 2015; Schwartzhaupt et al., 2015; Pereira et al., 2015;

Coelho et al., 2018), morfo-anatomia (Vianna et al., 2017^b; Santos et al., 2015; Reis et al., 2012), ecofisiologia (Silvia et al., 2016; Santos et al., 2015), viabilidade econômica (Carvalho et al., 2013), métodos de extração de óleos e seu aproveitamento (Lescano et al., 2005) contudo, pouco se investiu em estudos relacionados à biologia reprodutiva e ecologia da polinização (Scariot et al., 1991; Brito, 2013), informações indispensáveis para a implementação de programas de melhoramento genético e produtividade.

A polinização torna-se um tema importante nos processos de domesticação, já que permite compreender os mecanismos do transporte de pólen (bióticos ou abióticos) e a relação da planta com os polinizadores (Faegri & Van Der Pilj, 1979). A aceitação de uma síndrome de polinização, determina a aceitação da existência de especialização entre as plantas e seus polinizadores (Pellmyr, 2002). Para que a especialização seja um fato, é necessário que tal associação se mantenha no tempo e no espaço, ou seja, somente a partir da verificação da permanência do polinizador em vários períodos reprodutivos, e em várias localidades pode validar a relação evolutiva entre a planta e o inseto (Gómez & Zamora, 2005). Desta forma conferir o grau de especialização, mesmo sua síndrome de polinização.

Estudos anteriores têm considerado que a polinização de *A. aculeata* é cantarófila, mediada por besouros das famílias Nitidulidae e Curculionidae (Brito, 2013; Scariot et al., 1991). Recentemente Carreño-Barrera et al., 2021, descobriram que a co-polinização em *A. aculeata* evoluiu como uma estratégia especializada para manter uma eficiência reprodutiva elevada e temporalmente estável ao longo do tempo. O Síndrome da polinização em *A. aculeata*, ainda é um tema que deve ser desenvolvido com maior profundidade, sendo necessário quantificar o mecanismo da polinização, determinar o grau de especificidade dos polinizadores, descrever e identificar corretamente os polinizadores, e verificar a variação dos polinizadores no contexto local e regional. Aspectos que recentemente estão sendo abordados, informação que será importante para a implementação de planos de manejo de cultivos comerciais.

De acordo como os antecedentes anteriormente mencionados, o projeto de doutorado pretende abordar os seguintes questionamentos: i) A associação entre *A. aculeata* seus visitantes florais e polinizadores são perecíveis ao tempo, ou simplesmente são o

resultado do ensamble dos polinizadores ao acaso que levam a variações na composição destes em cada período floral? , ii) A populações naturais de macaúba ou em condições de cultivo em Brasil e Colômbia apresentam mecanismo de polinização altamente especializados, gerados a partir de polinizadores específicos, constantes, altamente eficientes no transporte e deposição do pólen?, iii) existem mecanismo biológicos e ecológicos específicos que permitam a alta dependência dos polinizadores nas estruturas florais de *A. aculeata* em Brasil e Colômbia ?.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Generalidades da macaúba *Acrocomia aculeata* Lodd. ex Mart.

Conhecida como a palmeira macaúba (*Acrocomia aculeata*), é uma espécie nativa de América tropical e subtropical que apresenta uma ampla distribuição, registrando-se desde o sul de México, passando por Costa Rica, Antilhas, Panamá, Colômbia, até ao Paraguai e Argentina (Henderson et al., 1995). Além disso, faz parte de um pequeno grupo de palmeiras do gênero *Acrocomia*, constituído por nove espécies: *A. totai* Mart, *A. intumescens* Drude, *A. crispa* C.F. Baker ex Becc, *A. emensis* (Toledo) Lorenzi, *A. glaucescens* Lorenzi, *A. hassler* (Barb.Rodr.) W.J. Hahni, *A. media* O.F. Cook, além da *A. corumbaensis* (Vianna, 2017; MOBOT, 2019; The Plant List, 2022). No Brasil é considerada como a palmeira de maior dispersão, com ocorrência de povoamentos naturais em quase todo o território nacional sendo encontrada em maiores concentrações nos estados de Minas Gerais e São Paulo, e Goiás no qual é considerada indicadora de solos férteis (Teles, 2009).

Devido a sua ampla distribuição *A. aculeata* é conhecida por alguns povos indígenas e comunidades rurais como coyol (Costa Rica, Honduras, México); corosse (Haiti), Mbocayá (Argentina); totaí (Bolívia); corozo (Colômbia, Venezuela); tamaco (Colômbia). Outros nomes populares registrados são encontrados: macaw palm, macaya, groo groo, grugru palm, corosse, mbocayá, cobrush, coquito, mocayá, catey, cayara, cayiete, ocori, palma de vino, gri-gri, mucajá, grou grou (Mobot, 2018; Ecocrop, 2005; Fruits, 2005; Brasil, 2002). No Brasil, devido a sua ampla distribuição *A. aculeata* apresenta vários nomes populares, como bocaiúva, bacaiuveira, bacaiúva, coco-babão, coco-baboso, coco-de-catarro, coco-de-espinho, coco-de-espinha, coco-xodó, imbocaia, macaibeira, macaiá, mocajá, macauveira, macujá, macujazeiro, marcová, mucajá e umbocaiúva (Vianna & Campos-Rocha, 2019).

A macaúba é uma espécie perenifólia, heliófita, ocorrendo densamente em áreas abertas, associadas a áreas de savanas, pastagem e em florestas semidecíduais e em locais com afloramentos rochosos. Embora seja comum sua ocorrência em áreas de Cerrado, indivíduos da espécie já foram observados ocorrendo naturalmente em áreas de Mata Atlântica, Cacaiais e Caatinga, em áreas altas e ao nível do mar (Vianna & Colombo, 2013). A espécie é altamente resistente ao fogo e à seca (FAO, 1986). Essa alta capacidade de

ocupação e adaptação para ambientes heterogêneos é acompanhada de notórias diferenças morfológicas e diversidade, que pode ser verificada entre populações, como também dentro dos maciços naturais de *A. aculeata* (Ciconini et al., 2013). Espécies pioneiras antrópicas podem ser descritas como plantas que foram favorecidas por modificações no meio ambiente provocadas pelo homem, saindo de seus ambientes naturais e formando populações com estruturas muito distintas que as originou, sendo a macaúba exemplo de plantas pioneira que se enquadra em tal situação (Reis, 2005).

Acrocomia aculeata é muito fácil de distinguir visualmente, já que apresenta um porte arbóreo, com um caule de 10 e 15m de altura, com uma copa composta por folhas inseridas em diferentes planos, que visualmente apresenta um aspecto plumoso e densamente espinhoso tanto no estípite como nas folhas. Suas folhas têm o comprimento médio de 4 a 5 metros, com uma média de 20 a 30 folhas (Lorenzi et al., 2010; Dransfield et al., 2008). As inflorescências são amarelas, com um comprimento de 50-80 cm, contém um eixo principal chamado de raque e ramificações denominadas de ráquulas. Apresenta flores unissexuais, porém, contendo as duas flores na mesma inflorescência, estando as flores pistiladas na base das ráquulas e as flores estaminadas no ápice. A inflorescência é envolvida no início de seu desenvolvimento por bráctea lenhosa chamada de espata, com até 2 metros de comprimento (Dransfield et al., 2008; Scariot et al., 1991).

O período de floração no Brasil ocorre principalmente na estação das chuvas (novembro a fevereiro), suas inflorescências abrem-se preferencialmente no fim da tarde a inflorescência apresenta dicogamia do tipo protógina, ou seja, apresenta separação temporal da maturação das flores pistiladas das estaminadas, sendo a antese feminina anterior à masculina. É uma planta entomófila, polinizada principalmente por pequenos coleópteros das famílias Curculionidae e Nitidulidae (Scariot, 1998; Henderson et al., 1995). Seu pólen é abundante e altamente viável, sendo o principal recurso oferecido aos polinizadores. Há autores que relatam ter sistema reprodutivo misto, com maior taxa de endogamia ocorrendo nos locais onde as populações estão muito fragmentadas e ou isoladas, confirmando que a planta é monóica e auto compatível. Em populações que não estão isoladas prevalece a fecundação cruzada, favorecendo o fluxo gênico e, conseqüentemente, o aumento da variabilidade genética da população (Brito, 2013; Nucci, 2007; Henderson, 1986).

A cor do fruto maduro é amarelo-esverdeada, exala aroma característico e sua casca se encontra menos presa à polpa neste estágio. Quando verde, a polpa oscila de cor amarelo-alaranjada a amarelo-esverdeada, a casca exibe cerosidade e encontra-se muito aderida ao mesocarpo (Ciconni, 2012). O fruto da macaúba é formado por epicarpo, mesocarpo, endocarpo e o endosperma, no qual o fruto em sua totalidade é uma drupa globosa com diâmetro variando de 2,5 a 5,0 cm. O epicarpo (casca) é cartáceo de coloração variada (verde, pardo e tons de amarelo). O mesocarpo (polpa), com coloração variando de amarelo claro à alaranjado, rico em carotenoides, mucilaginoso, com sabor adocicado. O endocarpo é fortemente aderido à polpa, com parede óssea enegrecida e fortemente aderido ao endosperma. O endosperma apresenta altos índices de ácidos graxos, além disso, protege o embrião. (Motoike, 2013; Henderson et al., 1995).

A constituição do fruto da macaúba é de 23 % de epicarpo, 46,7% de mesocarpo, 23,8% endocarpo, e 6,3% endosperma. O teor de óleo de mesocarpo atinge 55% a 69% da matéria seca, enquanto a amêndoa apresenta 55% a 58% (CETEC, 1983). O período juvenil da macaúba é de aproximadamente seis anos, quando inicia a frutificação, sendo que o rendimento de produção de frutos está associado com a fertilidade e/ou condições de adubação do solo (Carvalho et al., 2011).

2.2. Uso da espécie.

Diferentes povos pré-colombianos das Américas, e atuais até utilizam as espécies de *Acrocomia* como recurso de subsistência. De acordo com as evidências arqueológicas das palmeiras registradas desde a região sul dos Estados Unidos até o sul do Uruguai, foram encontrados vários vestígios, do uso da *Acrocomia* em México e nos países das Américas Central e do Sul (Morcote-Ríos & Bernal, 2001). Dos vestígios mais antigos encontrados foram, restos de endocarpos carbonizados achados em Pará, datando entre 11.200 – 9.200 a.C. Segundo os mesmos autores, as espécies eram utilizadas por apresentar frutos que podiam ser consumidos frescos, ter seu óleo extraído de maneira rápida e sem grandes complicações, ter uma casca que oferece ótima proteção à polpa e também pode ser facilmente retirada quando necessário e, o fator chave para os povos antigos, ter frutos que não fermentam rapidamente, permitindo assim seu consumo durante um período de várias semanas. As características dos frutos de *Acrocomia* spp.,

configuraram assim, numa boa escolha de alimento durante as migrações. Lentz (1990) encontrou diversas evidências arqueo-botânicas do uso dos frutos de *Acrocomia* pelos povos pré-colombianos no México e Panamá e evidências de que tais palmeiras foram disseminadas pelas migrações e seu cultivo por esses povos.

Em regiões de grande ocorrência desta palmeira, é comum às populações locais consumirem a polpa e a amêndoa in natura, bem como, utilizando-as nas preparações da culinária regional, como sorvetes, bolos, paçoca doce e cocada, podendo enriquecer a dieta como fonte complementar de nutrientes essenciais (Ramos et al., 2008). O uso da polpa na alimentação humana pode suprir as carências nutricionais devido à sua utilização em diversos produtos alimentícios, apresentando alto valor nutricional, energético, compostos bioativos, como compostos fenólicos e β -caroteno (Siqueira, 2012). Além disso, contém minerais importantes para o consumo humano como cobre, zinco e potássio, tornando-se uma excelente fonte de nutrientes (Ferreira et al., 2013).

Do fruto da macaúba são extraídos dois tipos de óleos: da amêndoa é retirado um óleo fino e transparente que representa em torno de 55% do total da massa da amêndoa, rico em ácido láurico (Berton, 2013; Ciconini et al., 2013). Sua aplicação é voltada principalmente para a indústria de cosméticos. O ácido graxo oleico, o qual vem, majoritariamente, da polpa, utilizado em formulações de shampoos, produtos farmacêuticos, como aditivos em produtos alimentícios, defensivos agrícolas e em produtos da indústria de cosméticos, e conseqüentemente possui altos valores no mercado (Antoniassi et al., 2013; Andrade et al., 2006).

Apesar de o fruto ser o principal produto de utilização, há diferentes usos para toda parte vegetativa da palmeira como, por exemplo: 1) madeira para produção de mourões e estacas; 2) o palmito e a seiva utilizando-os, respectivamente, como alimento e produção de bebida; 3) as folhas para forragem animal, cobertura de casa e extração de fibras usadas na fabricação de linha de pesca e redes e; 4) os espinhos como substituto de agulha para coser (Ciconini, 2012; Lorenzi, 2006).

O endocarpo pode ser utilizado na fabricação de carvão por ter em sua constituição alto teor de lignina, gerando um carvão de alto poder calorífico. Apresenta necessidade

de temperaturas mais elevadas para se transformar em carvão e concentrar carbono em suas estruturas, ou mesmo ser queimado diretamente. Outra aplicação para este produto retirado do fruto é a utilização do mesmo para transformá-lo em carvão ativado, agregando valor ao produto (Silva, 2007; Santos Júnior, 2012).

Devido ser uma espécie de ampla distribuição geográfica, sua principal vantagem em relação ao dendê, cujo cultivo em nível mundial encontra-se restrito às latitudes +10 e -10, diz respeito à sua maior adaptabilidade a condições edafoclimáticas diversas, ou seja, poder ser cultivada em ambientes com baixa disponibilidade hídrica (Colombo et al., 2018). Além do mais, apresenta elevada resiliência a queimadas, rebrotando facilmente (Andrade et al., 2006) e não apresenta registro algum de ser atacada por pragas e doenças (op. Cit).

2.3. Cenário do biodiesel e o potencial produtivo da macaúba

A necessidade de substituir combustíveis de origem fóssil tem sido potencializada pelo esgotamento das fontes naturais, a alta demanda energética, bem como, a necessidade em reduzir emissões de gases poluentes contribuintes para mudanças climáticas (Sazhin et al., 2014; Suarez et al., 2009). Dentro deste contexto, o biodiesel atraiu atenção devida suas similaridades funcionais quando comparadas ao diesel convencional (Hass et al., 2001). Estudos realizados pela National Biodiesel Board (NBB) demonstraram que a queima de biodiesel pode emitir em média 48% menos monóxido de carbono, 47% menos material particulado e 67% menos hidrocarbonetos.

Há projeções que no ano de 2050 a produção brasileira de biocombustíveis possa aumentar de 260 a 378%, no qual foi calculada com base na produção de aproximadamente 3,4 bilhões de litros em 2014/2015. Ainda de acordo com a nota técnica da Empresa de Pesquisa e Energia (EPE, 2014), a capacidade instalada de produção de biodiesel no Brasil é de cerca de 8,2 bilhões de litros com uma ociosidade 60%, mas um valor muito abaixo quando comparada às projeções de consumo no futuro. Com os dados de produção atual e projeções futuras, a capacidade produtiva pode não acompanhar o crescimento da produção do biodiesel, justificando a relevância de investimentos neste mercado.

Alguns autores estimaram que em um cultivo racional, considerando uma densidade de 400 plantas.ha-1 e a produção das melhores plantas analisadas nos maciços da região do Alto Paranaíba, em Minas Gerais, o potencial produtivo da macaúba poderá atingir 7,6 t.ha-1 de óleo de polpa, 1,2 t.ha-1 de óleo de amêndoa, 19,3 t.ha-1 de endocarpo, que pode ser utilizado como matéria prima na produção de carvão, e 23,7 t.ha-1 de resíduo de polpa e amêndoa, torta usada na alimentação animal como ração ou farelo (Conceição et al., 2013). Ciconini et al., (2013), estudando uma população nativa no bioma cerrado, Mato Grosso do Sul, estimaram uma produtividade de 25,5 t de frutos. ha-1, 1,58t de óleos (polpa e amêndoa), 5,27 t. ha-1 de casca, 6,8 t.ha-1 de endocarpo, 11,05 t.ha-1 de torta da polpa e 0,81 t.ha-1 de torta da amêndoa.

Conceição et al. (2013) fizeram também observações em regiões mais abrangentes, no qual consideraram as melhores plantas das regiões de Alto Paranaíba, Montes Claros, Lavras, em Minas Gerais, Formosa-GO, Combinado-TO e Distrito Federal, verificando uma produção média de frutos por planta de de 114,1 kg.ano-1, o que equivale a 45,6 t.ha-1 para a mesma densidade de 400 plantas.ha-1

Melo (2012) realizou projeções de que se apenas 1% do território brasileiro (cerca de 8,5 milhões de hectares) for cultivado com a *A. aculeata*, pode-se produzir: 34 bilhões de litros de óleos vegetais para a produção de biodiesel e matéria prima para a indústria química; 40 milhões de toneladas de tortas, matéria prima de rações para a pecuária; 3,9 milhões de toneladas de farelo de castanha de alto teor proteico para consumo humano; 12,3 milhões de toneladas de carvão e geração de renda para 850.000 famílias. Rodrigues (2007) considerou plenamente satisfatória a utilização de ambos os óleos de polpa e de amêndoa, por meio de especificações nacionais e internacionais, como americanas e europeias, para a obtenção de biodiesel (metílico e etílico). Da mesma forma, Teles (2009) exprime alto potencial do óleo de seu mesocarpo para a indústria de biodiesel, por sua alta produtividade, alta combustão e por ser pouco poluente.

2.4. Polinização em palmeiras

As palmeiras são uma das famílias de plantas mais diversas, conta com 200 gêneros e 1500 espécies em todo o mundo, sendo os trópicos, as áreas mais diversas. A família das palmeiras (Arecaceae), está dividida em cinco subfamílias: Calamoidea,

Coryphoideae, Ceroxyloideae, Arecoideae, y Nypoidae (Dranfiel et al., 2008). Dezoito gêneros são endêmicos da América do Sul, destacam-se por sua diversidade de espécies: *Geonoma* (69 spp.), *Bactris* (61 spp.), *Attalea* (56 spp.), *Astrocaryum* (39 spp.), *Syagrus* (35 spp.). Em total, o continente sul-americano apresenta 459 espécies, em 44 gêneros (Henderson et al., 1995), sendo que na Colômbia encontra-se 44 gêneros e 231 espécies (Galeano & Bernal, 2010), e o terceiro país mais diverso em palmeiras no mundo depois de Malásia e Brasil.

Nas palmeiras existe uma grande diversidade em termos de polinização, mas três são dominantes: cantarofilia (polinização por coleópteros), Melitofilia (polinização por abelhas) e Miofilia (polinização por moscas). Embora, no início tenha sido atribuída grande importância à polinização pelo vento nas palmas, entre outros aspectos, porque esse processo é desconhecido e pouco estudado (Henderson 1986, Silberbauer & Gottsberger, 1990; Barfod et al., 2011). Hoje é aceito que as espécies de palmeiras são predominantemente entomofílicas e apenas ocasionalmente anemofílicas (Henderson, 2002). A polinização por cada um desses grupos é acompanhada por uma série combinada de caracteres morfológicos, fenológicos e biológicos florais que refletem adaptações reprodutivas de flores e inflorescências aos polinizadores (Silberbauer-Gottsberger, 1990). É assim que a polinização por coleópteros (Cantarofilia) está associada às inflorescências protogínicas, antese noturna, termogênese, produção e liberação de aromas fortes e permanentes, flores claras e na antese desde o momento da abertura da flor, o pólen como principal recompensa, e ausência de nectários (Henderson, 1986).

A polinização por abelhas (melitofilia) está associada a inflorescências protândras, flores que produzem néctar, desenvolvem-se dias após a abertura, poucos estames e produção e liberação de odor doce (Henderson, 1986). A polinização por moscas (miofilia) está associada a inflorescências protândras, produtoras de néctar flores, poucos estames e produção e liberação de odores simulando matéria em decomposição (Henderson, 2002; Silberbauer-Gottsberger, 1990).

Coleoptera, as famílias Nitidulidae: Mystropini, e Curculionidae: Derelomini (Coleoptera), são os dois grupos mais importantes na polinização de palmeiras

neotropicais (Henderson, 1986, 2002; Barfod et al., 2011). A associação e dependência mútua entre esses grupos de insetos é altamente especializada, uma vez que os insetos realizam seu ciclo ou parte dele exclusivamente nas flores de uma determinada espécie de palmeira e, por sua vez, a palmeira depende deles para o escoamento do pólen e fertilização de suas flores (Núñez et al., 2005; Núñez & Rojas, 2008).

As palmeiras são diversas em número de espécies e abundantes na quantidade de indivíduos em suas populações, sendo um componente importante dos ecossistemas tropicais (Henederson, 2002). São fonte de alimento para a fauna silvestre consumidora de néctar, pólen, assim mesmo, como de sementes e frutos (Henderson, 1986; Zona, 1987). Além disso, eles são um elemento proeminente na economia de subsistência de vários povos neotropicais, tanto indígenas quanto agrícolas e camponeses, e estão profundamente envolvidos nas crenças mágicas e místicas das comunidades locais (Balick, 1985). Apesar das expectativas geradas sobre seus potenciais usos e possibilidades de domesticação e de que o Neotrópico seja a segunda região mais diversa em termos de espécies de palmeiras, esta é um dos grupos de plantas com maior número de espécies ameaçadas, devido a seu uso intensivo e importância econômica (Galeano & Bernal, 2010).

Estudos mostram que as palmeiras são um dos grupos de plantas mais interessantes em termos de seus modos de polinização e da relação com seus polinizadores; caracteriza-se, entre outros aspectos, pela produção contínua de grande número de flores, variação nos tipos de recompensas florais (pólen / néctar); dicogamia (protandria ou protoginia), predomínio do sistema reprodutivo do tipo xenogâmico e, portanto, com dependência de insetos como vetores de pólen. A atração dos insetos se deve ao aumento da temperatura interna das inflorescências, seguido da liberação de aromas florais e respostas geneticamente programadas dos polinizadores ao aroma liberado, que na maioria dos casos são altamente específicos (Henderson, 2002; Núñez et al., 2005).

Da mesma forma, os antecedentes indicam que polinizadores e palmeiras apresentam forte associação e dependência mútua, principalmente porque os polinizadores carregam seu ciclo de vida dentro das flores, são visitantes exclusivos da família e apresentam respostas programadas às condições que as flores expressam. A relação é tão próxima

que foi sugerida a existência de processos co-evolutivos nesta relação (Henderson, 1986; Silberbauer & Gottsberger, 1990; Henderson, 2002; Núñez et al., 2005; Franz & Valente, 2005).

2.4.1. Importância de um polinizador (eficiência). O principal processo para determinar a possibilidades de especialização ou generalização num sistema de polinização, refere-se à eficiência do polinizador. Nem todos os visitantes das flores participam do transporte do pólen, ou não o fazem com a mesma eficácia. Portanto, nem todos os visitantes são polinizadores e, estes, podem apresentar eficiência diferenciada (Núñez & Rojas, 2008). A maioria dos pesquisadores define eficiência, como o efeito que esse polinizador tem sobre a eficiência reprodutiva da planta a cada visita que faz (Waser et al., 1986; Gómez, 2004). Este processo está relacionado à qualidade-quantidade de pólen transportado por polinizadores, medido geralmente pelo número de grãos de pólen depositados ou transportados (Ivey et al., 2003), a proporção de cruzamentos alogâmicos feitos, a distância de voo, o número de flores visitadas pela planta consecutivamente (Conner et al., 1995), e muitas outras variáveis (Gómez & Zamora, 1999).

2.4.2. Variação temporal e espacial. A flutuação temporal e espacial na abundância e composição do conjunto de visitantes florais é uma das causas mais aceitas para a existência de sistemas de polinização generalizada (Herrera, 1998). Uma variação temporal na identidade dos polinizadores mais importantes para uma espécie de planta pode causar uma flutuação temporal na direção e magnitude da seleção fenotípica. A variação espacial e temporal na abundância e composição dos polinizadores são os dois caracteres mais importantes para avaliar a especialização ou generalização em sistemas de polinização (Gómez, 2004). A variação temporal na composição dos polinizadores altera a magnitude das pressões seletivas exercidas pelos polinizadores, aumenta a probabilidade de que o sucesso reprodutivo mude entre os anos na planta e, portanto, reduz as possibilidades de especialização (Herrera, 1998; Waser, 1996; Gómez, 2004). Uma análise rigorosa da variação temporal e espacial no grupo de polinizadores requer estudos de vários períodos reprodutivos e em vários locais. Os padrões de variação nos sistemas planta-polinizador em áreas geográficas foram estudados

em uma variedade de escalas espaciais e ecológicas. Os trabalhos publicados incluem exemplos de busca de padrões relacionados a variações de altitude (Malo & Baonza, 2002), latitude (Ollerton & Cranmer, 2002), insularidade (Ollerton & Cranmer, 2002; Jordano et al., 2003), fragmentação e complexidade da paisagem e estágio sucessional após uma perturbação (Potts et al., 2003).

2.4.3. Síndromes de polinização. As síndromes de polinização são o conjunto de características das flores, como forma, cor, néctar, quantidades relativas e tipo de pólen, e essências que atraem polinizadores específicos para flores em particular, permitindo que se alimentem e excluam outros visitantes que poderiam usurpar os recursos florais, sem polinização efetiva (Faegry & Van der Pijl, 1979) - O conceito de síndrome de polinização implica na aceitação de que há especialização entre as plantas e seus polinizadores, hipótese dominante por mais de um século (Waser et al., 1996). No entanto, em muitos casos, o ajuste entre as características florais e o polinizador não é tão específico a ponto de excluir outros agentes que podem visitar e polinizar as flores (Jonson & Esteiner, 2000). Embora existam espécies de plantas que são visitadas e polinizadas por uma única espécie, ou um único tipo de polinizador, a grande maioria pode ser visitada e polinizada por uma grande variedade de animais de um ou mais grupos taxonômicos (Herrera, 1996).

2.4.4. Polinizador mais eficiente. Uma vez que existem diferentes graus de eficiência entre visitantes florais e polinizadores, a maioria dos estudos sobre a ecologia evolutiva das interações entre plantas e polinizadores foi baseada no chamado “princípio do polinizador mais eficiente” (Herrera, 1987). Um polinizador eficiente é aquele que transfere sistematicamente pólen compatível suficiente ao estigma para a fertilização dos ovos. Este princípio, originalmente formulado por (Stebbins, 1970), postula que a seleção natural favorece aquelas características morfológicas, fisiológicas e ecológicas das plantas que servem para atrair aqueles visitantes florais que polinizam de forma mais eficiente e postula que:

1. As características das flores são determinadas (moldadas) pelos polinizadores que as visitam com mais frequência e eficiência.
2. As síndromes devem ser interpretadas a partir da atração, pelos estímulos que

esses personagens provocam, dos polinizadores mais especializados.

3. A seleção ocorre por meio de linhas de menor resistência e, quando envolve transferências na função de certos traços, deve ocorrer por meio de estágios intermediários com dupla função. Por esta razão, a mudança evolutiva de um vetor para outro é provavelmente desencadeada pela entrada da planta em um habitat onde o vetor original é raro e o novo abundante, e ocorre por meio de estágios intermediários em que ambos os vetores são capazes de polinizar as flores.

Esse conceito tem implicações importantes para a evolução das plantas, pois define as possíveis forças de seleção que estariam atuando sobre características como; produção de néctar (quantidade e concentração), forma, tamanho e cor da flor, sistema reprodutivo e número de flores. O grau de eficiência de um polinizador depende de vários fatores como a quantidade de pólen transportado pelo animal, constância das visitas, o momento em que a visita ocorre em relação ao descaimento das anteras e o estigma é receptivo e em relação ao momento em que as anteras apresentam deiscência e o estigma é receptivo e no que diz respeito às visitas de outros polinizadores, bem como a distância média de voo entre flores e indivíduos (Potts et al., 2003).

2.4.5. Abordagem de redes complexas de interações. Tradicionalmente, a maioria das pesquisas no campo da ecologia da polinização envolvia estudos detalhados de pequenos grupos de espécies em uma determinada área, enquanto a dimensão comunitária desse fenômeno permanecia desconhecida (Guimarães et al., 2006^{a,b}). Só recentemente começou-se a valorizar a informação do uso de escalas espaciais amplas para se estudar sistemas de polinização e seu grau de especialização (Bascompte & Jordano, 2007, Sargent & Ackerly, 2008). Vários estudos forneceram informações sobre a composição de todos os polinizadores em uma determinada área e de todas as flores visitadas por cada espécie de polinizador em uma área definida (Memmott, 1999; Olesen et al., 2006). Os trabalhos anteriores foram a base para abordar as relações das plantas polinizadoras sob uma dimensão comunitária e foi assim que nasceu o que se conhece como redes complexas de mutualismos ou “redes mutualísticas” de

polinizadores (Bascompte & Jordano, 2006; Guimarães et al., 2007; Olesen et al., 2006; Vázquez & Melián, 2008).

A noção de redes complexas surgiu recentemente como um conceito-chave para entender as relações entre os elementos de um sistema, sejam eles físicos, químicos, sociais ou biológicos (Bascompte & Jordano, 2007). Em ecologia, redes complexas têm sido aplicadas para investigar a estrutura de cadeias tróficas (Guimarães et al., 2007), redes de interação interespecífica, (Olesen et al., 2006) estruturação de redes mutualísticas (Bascompte et al., 2006; Guimarães et al., 2006), e outras interações interespecíficas (Vázquez et al., 2005).

Especificamente, o estudo de redes planta-polinizadores foi o mais amplamente estudado (Olesen & Jordano, 2002; Ollerton & Cranmer, 2002). Esforços recentes têm se concentrado principalmente em esclarecer a estrutura das redes de interação das plantas polinizadoras e suas causas (Bascompte et al., 2003; Vázquez & Aizen, 2004), as propriedades das redes planta-polinizador compartilhadas por outros tipos de redes tróficas (por exemplo, hospedeiro-parasita, planta-dispersor) e por outras redes abióticas (Jordano et al., 2003), e variações na estrutura (composição do elenco de visitantes) e função (grau de especialização das interações) das redes planta-polinizador ao longo de gradientes ambientais em uma variedade de escalas espaciais e ecológicas (Malo & Baonza, 2002), latitudinal (Ollerton & Cranmer, 2002), insularidade (Jordano et al., 2003), complexidade da paisagem (Steffan-Dewenter et al., 2001) e sucessão estado após uma perturbação (Potts et al., 2003).

Os principais resultados mostram que essas redes geralmente apresentam um tipo específico de especialização assimétrica denominada 'aninhada'. As redes aninhadas são caracterizadas por:

1. Espécies generalistas que interagem entre si, formando um núcleo de espécies integrantes
2. espécies especializadas que comumente interagem apenas com generalistas, e
3. a ausência de especialistas que interagem apenas com outras espécies

especializadas (Vázquez & Aizen, 2004).

O conhecimento das interações entre as espécies é considerado básico para estabelecer programas de conservação eficazes (Guimarães & Guimarães, 2006). Essas redes de espécies formam elos de diferentes níveis e importância e, portanto, há uma tendência científica em desenvolvimento que insiste que a biodiversidade não pode ser entendida como uma simples relação entre as espécies, mas também como uma estrutura complexa de inter-relações que podem condicionar o processo co-evolutivo da biologia. diversidade.

A abordagem em rede também permite identificar qual o papel que cada espécie desempenha dentro da rede de interações, enquanto algumas são de pouca importância, outras estão muito bem conectadas, atuando como uma cola que mantém as redes unidas e cuja extinção causaria mudanças em toda a rede.; nas palavras de Jordano et al., 2003 “Dadas as complexas redes de interdependência que as relacionam, a extinção de uma espécie pode arrastar para baixo outras evolutivamente relacionadas a ela.” Assim, quando há uma avalanche de extinção, as espécies que desaparecem tendem a estar filogeneticamente relacionadas (espécies que ocupam posições semelhantes na rede de interações tendem a estar próximas na árvore evolutiva (Bascompte et al., 2003).

No nível mais prático, a aplicação da abordagem de rede aos ecossistemas permite avaliar as consequências dos distúrbios para a comunidade (Vázquez & Aizen, 2004). Este pode ser um primeiro passo em direção a uma ecologia mais preditiva que pode enfrentar a mudança na interdependência entre as partes e nos permitir perguntar, entre outras questões, como a pesca excessiva afeta as cadeias alimentares ou como mudanças nas redes mútuas podem afetar os serviços de alimentação. polinização (Bascompte & Jordano, 2007).

A teoria permite prever como mudanças na estrutura da rede afetariam o número de espécies: “As redes mutualísticas e fortemente hierárquicas que se observam na natureza possuem a estrutura necessária para permitir a

coexistência do maior número de espécies possível, e de qualquer outra arquitetura padrão só diminuiria a biodiversidade”, argumenta (Bascompte et al., 2003). Por exemplo, duas plantas que competem para atrair polinizadores têm uma vantagem maior se coexistirem, pois a abundância de flores atrairá mais polinizadores para a área.

3. REFERÊNCIAS

- Andrade, M. H., Vieira, A. S., Aguiar, H. F., Chaves, J. F., Neves, R. M. P. S., Miranda, T. L., Salum, A. (2006). Óleo do fruto da palmeira macaúba parte I: uma aplicação potencial para indústrias de alimentos, fármacos e cosméticos. *Anais do II ENBTEQ- Encontro Brasileiro sobre Tecnologia na Indústria Química*, p. 17-19.
- Antoniassi, R., Conceição, L. D. H. C. S. C., Junqueira, N. T. V., Braga, M. F., Machado, A. F. F., Santos, M. C. S., Bizzo, H. R. (2013). Ácidos graxos em frutos de macaúbas. In: I CONGRESSO BRASILEIRO DE MACAÚBA. Patos de Minas, MG. Anais Brasília: MAPA
- Balick, M. J. (1985). Useful plants of Amazonian: a resource of global importance. Pages 339-367. En G. Prance y T. Lovejoy (Editores.). *Key e environments: Amazonia*. Pergamon Press.
- Barfod, A., Hagen, M., Borchsenius, F. (2011). Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*. 108: 1503-1516. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr192>
- Bascompte, J., Jordano, P. (2007). Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 38, 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., Jordano, P. (2006). The structure of plant animal mutualistic networks. En: Pascual M., Dunne J.A. (editores), *Food Webs as Complex Adaptative Networks: linking structure to dynamics*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 143-159.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., Olesen, J.M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*., PNAS, 100(16), 9383-9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Berton, C. L. (2013). Avaliação de populações naturais, estimativas de parâmetros genéticos e seleção de genótipos elite de macaúba (*Acrocomia aculeata*) (Tese de pós-graduação em Agricultura Tropical Subtropical, Genética, Melhoramento e Biotecnologia Vegetal). Campinas: Instituto Agronômico. p. 150.
- BRASIL. Ministério da Saúde. Secretaria de Políticas de Saúde. Coordenação-Geral da Política de Alimentação e Nutrição. *Alimentos regionais brasileiros*. 1 ed. Brasília: Ministério da Saúde, 2002.
- Brito, A. C. (2013). Biologia reprodutiva de macaúba: floração, polinizadores, frutificação e conservação de pólen. Tese (Doutorado) em Genética e Melhoramento. Universidade Federal de Viçosa.p.59.
- Carvalho, L. P. de, Lanza, M. A., Fallieri, J., Santos, J. W. dos (2003). Análise da diversidade genética entre acessos de banco ativo de germoplasma de algodão. *Pesquisa agropecuária brasileira*, Brasília, 38(10), 1149-1155. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2003001000003>

- Carvalho, K. J., Souza, A. L., Machado, C. C., (2011). Ecologia, manejo, silvicultura e tecnologia da macaúba. Convênio de Cooperação Técnica SECTES/FAPEMIG, Viçosa, MG.38p. Disponível em: < http://www.ciflorestas.com.br/arquivos/d_b_b_15592.pdf>. Acesso em: 26/Fev/2018.
- CETEC: Centro Tecnológico de Minas Gerais/Ministério Indústria e Comércio – STI (1983). Produção de combustíveis líquidos a partir de óleos vegetais. Série Documentos 16, p.364.
- Clement, C. R., Borém, A., Lopes, M. T. G. (2009). Da domesticação ao melhoramento de plantas. In: Borém, A., Lopes, M. T. G., Clement, C. R. (Eds). Domesticação e melhoramento: espécies amazônicas Viçosa, p.11-38. (486p).
- Ciconini, G. (2011). Caracterização de frutos e óleo de polpa de macaúba dos biomas Cerrado e Pantanal do estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. (Dissertação de Mestrado em Biotecnologia) - Universidade Católica Dom Bosco, Campo Grande, p.128.
- Ciconini, G., Favaro, S. P., Roscoe, R., Miranda, C. H. B., Tapeti, C. F., Miyahira, M. A. M., Naka, M. H., (2013). Biometry and oil contents of *Acrocomia aculeata* fruits from the Cerrados and Pantanal biomes in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Industrial Crops and Products*, 45, 208-214. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.12.008>
- Conner, J. K., Davis, R., Rush, S. (1995). The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. *Oecologia*, 104(2), 234–245. [https://doi.org/ DOI: 10.1007/BF00328588](https://doi.org/10.1007/BF00328588)
- Conceição, L. D. H. C. S. C., Antoniassi, R., Junqueira, N. T. V., Braga, M. F., Rogério, J. B., Duarte, I. D., Castro, P. R., Bellon, G. (2013). Potencial da macaúba e avaliação de maciços. In: I CONGRESSO BRASILEIRO DE MACAÚBA. Patos de Minas, MG. Anais... Brasília: MAPA
- Colombo, C. A., Chorfi Berton, L. H., Diaz, B. G., Ferrari, R. A. (2018). Macauba: a promising tropical palm for the production of vegetable oil. *OCL*, 25(1), D108. <https://doi.org/10.1051/ocl/2017038>
- Cruz, C. D., Carneiro, P. C. S. (2003) Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Viçosa: UFV, 2 ed., cap. 1, v. 2. 585p
- Domiciano, G. P., Alves A. A., Laviola, B. G., Conceição, L. D. H. C. S. (2015). Parâmetros genéticos e diversidade em progênes de Macaúba com base em características morfológicas e fisiológicas. *Ciência Rural, Santa Maria*, 45(9), 1599-1605.
- Dupont, J., Suarez, P. A. Z., Meneghetti, M. R., Meneghetti, S. M. P. (2009). Catalytic production of biodiesel and diesel-like hydrocarbons from triglycerides. *Energy & Environmental Science*, 12, 1258-1265. <https://doi.org/10.1039/B910806H>
- Dransfield, J., Uhl, N., Asmussen, C., Baker, W., Harley, M., Lewis, C. (2008). Genera Palmarum. The Evolution and Classification of Palms. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew, Londres.

- Ecocrop (2005) *Acrocomia aculeata*. Disponível em: Acesso em: 12 nov. 2018.
- Faegri, K., Van Der Pijl L. (1979). The principles of pollination ecology, 2nd edn. New York: Pergamon Press.
- Farias Neto, J. T. de; Clement, C. R., Resende, M. D. V. de, (2013) Estimativas de parâmetros genéticos e ganho de seleção para produção de frutos em progênies de polinização aberta de pupunheira no Estado do Pará, Brasil. *Bragantia*, Campinas, v. 72, n. 2, p.122-126.
- Ferreira, A. N., Santos, C. P. A., Costa, G. L. A., Gebara, K. S., (2013). Utilização do extrato de macaúba (*Acrocomia aculeata*) como um alimento funcional do tipo “shake”. *Revista Interbio, Dourados*, 7(1), 61-71.
- Franz, N., Valente, R. (2005). Evolutionary trends in derelomine flower weevils: from associations to homology. *Invertebrate Systematics*. 19, 499-530
<https://doi.org/10.1071/IS05026>
- FRUITS from America: an ethnobotanical inventory *Acrocomia aculeata* (2005) Disponível em: Acesso em: 8 set. 2018.
- Galeano, G., Bernal. R. (2010). Palmas de Colombia-Guía de Campo. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Gómez J. M. (2004). Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75, 105–116.
- Gómez J. M., Zamora, R. (1999). Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80, 796-805.
- Guimarães, P. R., G., Machado, M. A. M. DE Aguiar, P. Jordano, J. Bascompte, A. Pinheiro S. F. Dos Reis. (2007^a). Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. *Journal of Theoretical Biology*, 249, 181–189.
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.08.004>
- Guimarães P. R., Rico-Gray, J. R., Reis, S. F. D., Thompson, J. N. (2006^a). Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society*. 273, 2041-2047. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3548>
- Guisan, A., Zimmermann, N. E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135 (2-3), 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Henderson, A., G. (1986). A Review of pollination studies in the Palmae. *Botanical. Review*. 52, 221-259.
<https://www.jstor.org/stable/4354076#:~:text=https%3A//www.jstor.org/stable/4354076>
- Henderson, A., Galeano, G., Bernal, R. (1995). Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Henderson, A., G. (2002). Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press.
- Herrera, C. M. (1987). Components of pollinator «quality»: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50(1), 79-90. <https://www.jstor.org/stable/3565403#:~:text=https%3A//doi.org/10.2307/3565403>
- Herrera, C. M. (1998). Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35, 95-125.
- EPE, E. d. P. E.; Nota técnica DEA 13/14 - Demanda de Energia 2050, Rio de Janeiro: Ministério de Minas e Energia, 2014.
- Ivey, C. T., Martinez, P., Yatt, R. W. (2003). Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *American Journal of Botany*, 90(2), 214–225. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.214>
- Johnson, S. D., Steiner, K. E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(4), 140–143. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01811-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01811-X)
- Jones, B, Gliddon, C, Good, J. E. G. (2001) The conservation of variation in geographically peripheral populations: *Lloydia serotina* (Liliaceae) in Britain. *Biological Conservation*, 101(2), 147-156. [https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0006320701000556#:~:text=https%3A//doi.org/10.1016/S0006%2D3207\(01\)00055%2D6](https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0006320701000556#:~:text=https%3A//doi.org/10.1016/S0006%2D3207(01)00055%2D6)
- Jordano, P., Bascompte J., Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*. 6(1), 69-81. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
- Kass, J. M., Vilela, B., Aiello-Lammens, M. E., Muscarella, R., Merow, C., Anderson, R. P. (2018). *Wallace*: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1151–1156. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12945>
- Lorenzi, G. M. A., (2006). *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd ex Mart– Arecaceae: bases para o extrativismo sustentável. (Tese de Doutorado em Produção Vegetal), Curitiba, UFPR, 156 p.
- Lorenzi, H., Noblick, L., Kahn, F., Ferreira, E., (2010). *Flora Brasileira: Arecaceae (Palmae)*. Instituto Plantarium, Nova Odessa, Brasil, 394p.
- Memmot, T, J. (1999). The structure of a plant–pollinator food web. *Ecology Letters*, 2(5), 276–280. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.00087.x>
- Malo, J. E., Baonza, J. (2002). Are there predictable clines in plant-pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Diversity and Distributions* 8(6), 365-371p. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980215.x>

- Manfio, C. E., Motoike, S. Y., Deon, M. D. R. V., Santos, C. E. M. D., Sato, A. Y., (2012). Avaliação de progênies de macaúba na fase juvenil e estimativas de parâmetros genéticos e diversidade genética. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 32(69), 63-68. <https://doi.org/10.4336/2012.pfb.32.69.63>
- Manfio, C. E., (2010). Análise Genética no Melhoramento da Macaúba. (Tese de Doutorado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, 52p, Viçosa.
- Melo P. G., (2012). Produção e caracterização de biodiesel obtidos a partir da oleaginosa macaúba (*Acrocomia aculeata*). (Dissertação de Mestrado em Química) – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia – MG, 80 p.
- MISSOURI BOTANICAL GARDEN. *Acrocomia aculeata* MOBOT 2018 Disponível em: Acesso em: 16 jan. 2021.
- Motta, P. E. F., Curi, N., Oliveira Filho, A. T. de, Gomes, J. B. V., (2002). Ocorrência da macaúba em Minas Gerais: relação com atributos climáticos, pedológicos e vegetacionais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 37(7), 1023-1031. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2002000700017>
- Motoike, M., Carvalho, S. Y., Pimentel, L. D., Kuki, K. N., Paes, J. M. V., Dias H. C. T., Sato, A. Y., (2013). A cultura da Macaúba: Implantação e manejo de cultivos racionais, Brazil. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa.
- Nucci, S. M. (2007). Desenvolvimento, caracterização e análise da utilidade de marcadores microsatélites em genética de população de macaúba. (Dissertação de Mestrado em Agricultura Tropical e Subtropical) – Instituto Agrônomo, Campinas, 2007, 90p.
- Núñez L. A., Rojas, M. R. (2008). Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia* 30(1), 99-122.
- Núñez L. A., Bernal, R., Knudsen, J. (2005). Diurnal palm pollination by mytropical beetles: is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution*, 208, 187–196. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0340-6>
- Olesen, J. M., Jordano, P. (2002). Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83(9), 2416–2424. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2416:GPIPPM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2416:GPIPPM]2.0.CO;2)
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Jordano P. (2006). The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology*, 240 (2), 270–276. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.09.014>.
- Ollerton, J., Cranmer, L. (2002). Latitudinal trends in plant–pollinator interactions: are tropical plants more specialised? *Oikos* 98: 340–350. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980215.x>

- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>.
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Neman, G., O'toole, C., Roberts, S., Willmer, P. (2003). Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos*, 101, 103-112. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12186.x>
- Ramos, M. I. L., Ramos, F. M. M, Hiane, P. A., Braga Neto, J. A., Siqueira, E. M. A. (2008). Qualidade nutricional da polpa de bociúva *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. *Food Sciences Technol*, 28, 90-94. <https://doi.org/10.1590/S0101-20612008000500015>.
- Rodrigues, H. S., (2007). Obtenção de ésteres etílicos e metílicos, por reações de transesterificação, a partir do óleo da palmeira Latino Americana macaúba - *Acrocomia aculeata*. (Tese de Doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Química, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 241f.
- Reis, A, (2005). Sucessão ecológica. In: UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA – UFSC. Centro de Ciências Biológicas. Departamento de Botânica. Laboratório de Ecologia Vegetal. Apostila de restauração ambiental sistêmica do Laboratório de Ecologia Florestal. Florianópolis: UFSC. Cap. 3, p. 14-16. Disponível em: Acesso em: 8 abr de 2018.
- Santos Júnior, J. F., Spacki, V., Santana, F. P., Costa, D. C., Lorenzi, G. M. A. C. (2012). Bociuva, macaúva, macaúba, bocajá: técnicas e dicas de aproveitamento. *Campo Grande: ECOA*, 44 p.
- Sazhin, S. S., Qubeissi, M. A., Kolodnytska, R., Elwardany, A. E., Nasiri, R., Heikal, M. R., (2014). Modelling of biodiesel fuel droplet heating and evaporation. *Fuel*, 115, 559-572. <https://doi.org/10.1016/j.fuel.2013.07.031>
- Scariot, A. O., Lleras, E., Hay, J. D., (1991). Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*, 23(1), 12-22. <https://doi.org/10.2307/2388683>
- Sargent, R. D., Ackerly, D. D. (2008). Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 123-130. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.003>
- Silva, J. C. (2007). Macaúba: fonte de matéria-prima para os setores alimentício, energético e industrial. Viçosa: Departamento de Engenharia Florestal, UFV, 63 p.
- Silberbauer-Gottsberger I. (1990). Pollination and evolution in palms. *Phyton*, 30, 213–233.
- Siqueira, P. B. (2012). Caracterização bioquímica e compostos bioativos de macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. Ex Mart.). (Tese de Doutorado em Ciência de Alimentos) – Faculdade de Engenharia de Alimentos, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 148 p.

- Steffan-Dewenter I., Münzenberg, U., Tscharntk T. (2001). Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 268, 1685-1690. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1737>
- Stebbins, G. L. (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 307-326. <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.es.01.110170.001515?journalCode=ecolsys.1#:~:text=https%3A//doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001515>
- Teles, H. D. F., (2009). Caracterização de ambientes com ocorrência natural *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart e suas populações nas regiões Centro e Sul do Estado de Goiás.
- THE PLANT LIST (2014) A working list of all plant species. Available from: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/search?q=Acrocomia>
- Vazquez, D. P. & C. J. Melian. 2008. www.hceas.ucsb.edu/interactionweb/index.html. Interaction Web Database. <http://>
- Vázquez, D. P., Aizen, M. A. (2004). Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85,1251-1257. <https://doi.org/10.1890/03-3112>
- Vázquez, D. P., Morris, W. F., Jordano, P. (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecological Letters*, 8,1088-1094. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00810.x>
- ^aVianna, S. A. (2017). A new species of *Acrocomia* (Arecaceae) from Central Brazil. *Phytotaxa*, 314(1), 45-54. <https://www.biotaxa.org/Phytotaxa/article/view/phytotaxa.314.1.2#:~:text=https%3A//doi.org/10.11646/phytotaxa.314.1.2>
- ^bVianna S. A., Campos-Rocha, (2019). A *Acrocomia* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: Acesso em: 26 janeiro de 2019
- Waser, N., Chittka, L., Price, M., Williams, N., Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why *Utricularia vulgaris*, it matters. *Ecology*, 77(4),1043–1060. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/2265575#:~:text=https%3A//doi.org/10.2307/2265575>
- Zona, S. (1987). Phenology and pollination biology of *Sabal etonia* (Palmae) in Southeastern Florida. *Principes*, 31 (4), 177-182

CAPÍTULO 1.

Co-polinização, fidelidade e eficiência ao longo do tempo: pequenos besouros e o sucesso reprodutivo de *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) na Orinoquia colombiana



Co-pollination, constancy, and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia

Javier Carreño-Barrera, Artur Campos D Maia, Carlos Augusto Colombo & Luis Alberto Núñez-Avellaneda

To cite this article: Javier Carreño-Barrera, Artur Campos D Maia, Carlos Augusto Colombo & Luis Alberto Núñez-Avellaneda (2021): Co-pollination, constancy, and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia, Botany Letters, DOI: [10.1080/23818107.2021.1893215](https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1893215)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1893215>



Published online: 01 Apr 2021.



Submit your article to this journal [↗](#)



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)

Co-pollination, fidelity, and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia

DOI: <https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1893215> (Botany Letters).

Javier Carreño-Barrera, Artur Campos D Maia, Carlos Augusto Colombo, Luís Alberto Núñez-Avellaneda

Javier Carreño-Barrera¹, Artur Campos D Maia², Luís Alberto Núñez-Avellaneda³, Carlos Augusto Colombo⁴.

¹⁻⁴ Centro de Recursos Genéticos e Vegetais, Instituto Agronômico de Campinas (IAC) – Curso de Pós-Graduação em Agricultura Tropical e Subtropical, Campinas, Brasil.

²Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brasil.

³Programa de Biologia, Universidad de La Salle, Bogotá, Colombia.

ABSTRACT

Acrocomia aculeata is under accelerated domestication due to the high yield and quality of the oils obtained from the fruits. Key details about its reproduction and fruit production, notably its dependence on cross-pollination, have not been thoroughly assessed. In the course of three successive reproductive seasons, we investigated the phenology, floral biology, pollination ecology, and reproductive efficiency of a natural population of *A. aculeata* in the department of Casanare, Colombian Orinoquia. We determined the effective pollinators among floral visitors based on their abundance, pollen carrying capacity, and constancy in association with receptive female-phase inflorescences. The studied population of *A. aculeata* exhibited a seasonal reproductive cycle, producing inflorescences during the drier months of December to April (peaking in March) and mature fruits from October to March. Each individual produces 6 to 10 protogynous inflorescences, with a female phase that lasts ca. 12 h and a male phase extending for 4-5 days. A total of 48 insect species were observed in association with *A. aculeata*, averaging over 3500 visitors per anthetic female-phase inflorescence. Flower weevils (*Andranthobius* spp.; Derelomini) and small sap beetles (*Mystrops* sp.; Mystropini) were the most abundant visiting species and main pollinators, accountable to 90-95 % of effective

pollination services. Their high efficiency as pollen vectors was evident, as fructification rates reached an average of 65.5 % during the three years of study. Our findings support the assumption that co-pollination in *A. aculeata* evolved as a specialized strategy to maintain a high and temporally stable reproductive efficiency over time.

Keywords: cantharophily, scent-mediated pollinator attraction, macaw palm, vegetable oil, biofuel.

1. INTRODUCTION

Known as “Tamáca” or “Corozo” in Colombia and Venezuela, “Totalí” in Bolivia, “Macaúba” in Brazil, and “Mbocayá” in Paraguay and Argentina, *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae) is one of nine Neotropical congeners (The Plant List 2020; Palmweb 2020). The species is distributed from Mexico to northern Argentina, commonly presenting as a dominant element of the landscape in semi-deciduous forests, pasture areas, savannas, rocky outcrops and hillsides (Henderson et al. 1995, Galeano and Bernal 2010).

Acrocomia aculeata is considered a multi-use palm, economically important for South American indigenous people mainly for the products derived from the fruit’s mesocarp and endosperm, such as flours and high-quality edible oils (Vianna et al. 2015; Colombo et al. 2018). Active carbon or charcoal with high energy value is also obtained from the transformation of the pericarp (Evaristo et al. 2016). All these raw materials exhibit desirable physicochemical properties for implementation in the food, cosmetic, pharmaceutical, agricultural, and bioenergy industries (Trentini et al. 2016; Colombo et al. 2018).

Recent demand for the implementation of genetic improvement programs, domestication protocols, and large-scale fruit production of *A. aculeata* has made a detailed understanding of its pollination ecology a priority (Brito 2013). There is a great interest coming from South American countries, especially the biodiesel fuel industry, to extend crop areas of *A. aculeata* and increase fruit yield (Colombo et al. 2018). The desired scenario of high productivity rates in large-scale crops will only be ensured if the pollination mechanisms are effective in a temporal and geographical scale (Nuñez 2014). Therefore, research must be aimed at determining the main pollinators of *A. aculeata* and their pollen transport efficiency, fidelity, and efficiency over time, aspects that are directly involved in reproduction and fruit formation.

A number studies have provided data on the phenology of wild populations of *A. aculeata* in Central Brazil, typifying it as a seasonal palm with peaks of flowering from December to January, during the rainy season (Scariot et al. 1991; Scariot and Hay 1995; Berton et al. 2013; Brito 2013). These studies also tackled some aspects of the species’ floral biology, depicting androgynous inflorescences (both pistillate and staminate flowers) with protogynous dichogamy, a mixed-type reproductive system (mainly allogamous), and cantharophilous pollination showcased by small flower weevils (*Andranthobius* spp.; Derelomini,

Curculionidae) and sap beetles (*Mystrops* spp.; Mystropini, Nitidulidae). Also, floral structure analyses also revealed specialized osmophores (Mazzottini-dos-Santos et al. 2014), related to the production and volatilization of floral semiochemicals (Maia et al. 2019).

Despite the many contributions available to date, new study scenarios for *A. aculeata* pollinators are on-demand from the perspective of different habitats, environmental conditions, and reproductive observations on extended temporal frames, all within a broader biogeographical context. Generating this type of information will be useful for the implementation of appropriate agricultural practices to ensure fruit productivity on an industrial scale, such as the case of the African palm (*Elaeis guineensis* Jacq.), whose cultivation has only recently addressed issues related to pollination in large crops (Arústegui et al. 2015; Li et al. 2019).

Even though *A. aculeata* is widely distributed in Colombia, where it often occurs as dense populations, its potential for the exploitation of fruit-derived products has been largely ignored (Galeano and Bernal 2010). Meanwhile, domestication has been underway for several years in other Neotropical countries, notably Brazil, Mexico, and Paraguay (Ramírez Hernández et al. 2013; Colombo et al. 2018; De Lima et al. 2018). All aspects of the reproductive ecology of the species in natural conditions are relevant for the implementation of extensive crops, especially to avoid pollination-related problems common to other palm cultivars such as *E. guineensis* (Li et al. 2019; Yousefi et al. 2020), *Cocos nucifera* L. (Meléndez-Ramírez et al. 2004), and *Euterpe oleracea* Mart. (Campbell et al. 2018; Belém et al. 2020).

Therefore, a series of pending questions arise: i) What are the main pollinators of *A. aculeata* in wild populations of Colombia?; ii) how do they influence the species' reproductive efficiency?; iii) how is reproductive efficiency maintained over time? The present study, carried out for three successive reproductive seasons, aims at providing information related to population phenology and pollination biology of natural wild population of *A. aculeata* in the Colombian Orinoquia, elucidating the identities of flower-visiting insect species and their actual role on reproductive efficiency and productivity on a temporal scale.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Study área

This research was carried out in an Andean foothill forest relict located in the village of La Chaparrera (5°28'30.79" N, 75°15'02.6" W) in the municipality of Yopal, department of Casanare, Colombian Orinoquia. The selected population consisted of 188 mature palms in an area of ca. 50 ha, growing as isolated individuals in the forest and river banks or forming groups of three to eight individuals in open pasture hills. The region presents an average annual temperature of 26 °C and 1450 mm average annual rainfall between 2012 and 2017, with a more or less marked dry period between December and March, and most rainfall concentrated between March and November. The average monthly relative air humidity fluctuates between 60 and 85% (Castro García and Sosa Rico 2017; IDEAM 2019).

2.2. Focal plant species

Acrocomia aculeata is a medium-sized spiny palm, with dense bluish-green foliage with a peculiar scruffy aspect. The erect solitary stem reaches up to 20 m, with persistent pods and old leaves hanging at the upper portion. The spherical crown bears 20 to 30 leaves covered with flattened spines up to 10 cm long, which also covers the pods, rachis, and petioles. Inflorescences are interfoliar and covered by a peduncular bract with a thick velvety–brown exterior, ca. 100 cm in length. Inflorescences bear up to ca. 200 androgynous rachillae. Pistillate flowers are found at the base of the rachillae and form triads with two staminate flowers. The upper two-thirds of the rachillae bear staminate flowers only. Each inflorescence contains ca. 500 pistillate and 90,000 staminate flowers (Scariot et al. 1991; Scariot and Hay 1995; Galeano and Bernal 2010; Lorenzi et al. 2010). In Colombia, *A. aculeata* grows in warm zones, specifically on the Caribbean coast, Middle Magdalena Valley, and part of the Orinoquia. In some regions of the country, its fruits are important as fodder for pigs and poultry but are also marketed for human consumption as sweets. In Casanare and the Atlantic Coast, adult palms are knocked down to extract the sap, used to concoct fermented ‘palm wine’ (Henderson et al. 1995; Galeano and Bernal 2010).

2.3. Flowering and floral rewards

We evaluated inflorescence production, as floral rewards for visiting insects, and fruit production, as an outcome of pollination, from continuous monitoring throughout three reproductive seasons (flowering and fruiting) from September 2014 to August 2017 (Season 1 – 2014 to 2015; Season 2 – 2015 to 2016; Season 3 – 2016 to 2017). We marked a total of 120 mature individuals and carried out monthly field observation expeditions ($N = 50$), during

which we counted the total number of reproductive structures (inflorescences and infructescences) produced per individual.

The monthly production of inflorescences, and the seasonal variation in the number of produced inflorescences and infructescences, were determined and evaluated through Mann-Whitney tests using the software GraphPad Prism® v.8.1.2. Seasonality patterns across the three successive reproductive seasons were assessed through circular analysis using the software ORIANA v.4.02 (Kovach 2011). Data corresponded to the monthly production of inflorescences and infructescences by all marked individuals in the population expressed as the percentage ratio from the yearly total. Months were represented by angles with intervals of 30° and the analysis generated an average vector (μ), its significance (Rayleigh test p), and an average vector length (r). The average vector allowed to determine us the average angle (month) on which there was a higher probability of finding individuals of each species in a certain phenophase. The average vector's significance pointed out the probability of random distribution of the data. Its length ranges from 0 (complete asynchrony of the event) to 1 (highest possible synchrony) (Zar 1996).

In 2016, during the second reproductive season, we followed the maturation of inflorescences from 40 individuals ($N = 40$ inflorescences), and described the morphological stages associated with floral development, namely the i) opening of the bract, ii) exposure of the inflorescence, and iii) senescence. Through direct observations every 3 h we recorded for each inflorescence: the time the flower buds opened, the total duration of flowering, and the daily rhythm of anthesis and senescence of pistillate and staminate flowers. At the level of the flower, all the changes that occurred in pistillate and staminate flowers were recorded. For this, the time of anthesis, floral longevity, flowering pattern of the rachillae, as well as the time of stigmatic receptivity and pollen dehiscence were taken into account. In particular, the stigmatic receptivity was evaluated through three different (complementary) approaches: i) direct observation of the emergence of stigmas; ii) changes in coloration and presence of exudates; iii) peroxidase activity evidenced by tests with hydrogen peroxide (Kearns and Inouye 1993) and colorimetry (Perex Test; Dafni and Firmage 2000), both of which applied every 6 h throughout the female phase of anthesis.

2.4. Controlled pollination experiments and reproductive efficiency

We determined the reproductive system of *A. aculeata* in our studied population through controlled pollination experiments conducted during the monitored reproductive season of 2015 – 2016. For each experiment, we randomly chose four pistillate flowers from 10 different rachillae of 10 inflorescences in 10 different individuals ($N = 400$ per experiment). Before their opening, inflorescence buds were identified and bagged at the basis of the peduncular bract with a thin-meshed breathable fabric to avoid the access of visiting insects or wind-carried pollen. Five different tests were conducted: i) apomixis – the upper portion of the rachillae, containing staminate flowers, were carefully excised with a scalpel, the triads at the basal portion emasculated, and pistillate flowers enclosed within white paraffin-coated Kraft paper bags (60 GSM); ii) autonomous self-pollination – flower triads at the base of the rachillae were isolated by excision of the upper portion of the rachillae, then bagged (see previous); iii) induced allogamy (cross-pollination) – pollen collected from inflorescences of one individual was manually deposited over pistillate flowers from emasculated rachillae of another individual, followed by bagging; iv) induced geitonogamy (self-pollination) – pollen collected from one inflorescence of an individual was used to manually pollinate receptive pistillate flowers from emasculated rachillae in another inflorescence of the same individual, which were then bagged; and v) open pollination – pre-anthetic inflorescences were marked and monitored until fruit formation. Once the tests were carried out, after anthesis, each inflorescence was marked and enclosed within a breathable cloth for at least 30 d, following which fruit formation was verified (as well as abortions). The percentage of fruits formed was calculated and the variation of fruits formed in each treatment was evaluated through the Mann-Whitney U test.

Based on the concept of reproductive efficiency by Wiens et al. (1987), defined as the number of ovules that survive to reproduce successfully or that of seeds that enter the environment, we evaluated the reproductive success in *A. aculeata* as the percentage of female flowers produced by an individual that formed mature fruits. For this, 30 among 120 originally marked individuals were randomly selected. From each individual, an infructescence bearing maturing fruits (10 to 11 mo. development) was taken down. Then, the rachillae were separated from the rachis, and we counted the number of fruits formed and the number of female flowers aborted, based on scars found in the rachillae. Efficiency was calculated as the ratio between the number of formed fruits and the total number of female flowers produced by the inflorescence. The average efficiency was calculated for each of the three reproductive seasons according to the formula proposed by (Dafni 1992) as follows: i) low efficiency, values ranged

between 0 - 30%; ii) average efficiency, values over 30-55%, iii) high efficiency, values over >55%. Mann–Whitney *U* tests were performed to evaluate the differences in the production of fruits, flowers, and abortions in the three reproductive seasons using GraphPad Prism.

2.5. Flower-visiting insects and effective pollinators

The activity of flower-visiting insect species associated with *A. aculeata* was recorded in 15 inflorescences ($N = 5$ per flowering season) for 36 hrs, starting at 17:00 h of the first day of anthesis (4 hr intervals). To characterize their diversity and abundance during the female phase of anthesis, we randomly selected inflorescences ($N = 5$ per reproductive season, between 18:00 and 20:00 h) and enveloped them in transparent plastic bags which were then vigorously shook for ca. 3 min, so that occupant insects would fall to the bottom.

The frequency of flower-visiting insect species associated with female phase inflorescences, expressed as a percentage, was calculated by dividing the number of inflorescences in which a species was collected by the total number of sampled inflorescences ($N = 5$ per reproductive season). Accordingly, the floral visitors were classified into four categories: i) very frequent species, when present in more than 85% of the collections; ii) frequent species, present in 60 - 85% of the collections; iii) occasional species, present in 40 - 59% of the collections; and iv) sporadic species, present in less than 40% of the collections.

The role of flower-visiting insect species as pollinators of *A. aculeata* was assessed through the Pollinator Importance value index (PI) proposed by Núñez-Avellaneda and Rojas-Robles (2008) (but also refer to Brieva-Oviedo et al. 2020). The calculation of the PI for a given species takes into consideration its relative abundance in pistillate inflorescences (AP), its constancy (CO), and pollen transport efficiency (PE), or the mean number of pollen grains individuals of the species transport to receptive pistillate flowers, where $PI = AB \times PE \times CO$. Relative abundances of flower-visiting insects in both pistillate and staminate inflorescences were defined as the median number of specimens in the analyzed samples ($N = 5$ per flowering season). Constancy, or the frequency with which a species is found in analyzed samples, was calculated as the ratio between the number of samples in which each species of visitor was observed and the total number of samples. To determine the PE of each flower-visiting insect species, we captured individuals that visited inflorescences during anthesis ($N = 15$ per species per reproductive season) and individually stored them in 1 mL Eppendorf tubes filled with 70%

ethanol. Pollen loads were separated and counted following method described by Pascual and Cano (1988) with modifications proposed by Núñez-Avellaneda and Rojas-Robles (2008). For this, the ethanol-filled tubes containing the collected beetles were vigorously stirred using a vortex mixer (Fischer Scientific, USA) to extract the pollen grains. After the insects were removed, the content of the tubes was centrifuged and the sedimented content placed in a hemocytometer to count pollen particles. PE values for each flower-visiting species were determined as the average of the pollen counts of 30 individuals.

From the PI we calculated the Relative Importance value index (RI), or the percentage ratio of PI values for each species over the sum of PI values of all species, where $RI = PI_{ind} / (\sum PI \times 100)$. Based on obtained RI values across all reproductive seasons, we defined as effective pollinators species with relative participation in pollination over 1%. We classified as main pollinators those species whose relative participation in pollination exceeded 10%. Species whose RIs ranged between 1 – 10% were classified as accessory pollinators.

The overall significance of the difference in the taxonomic composition of effective pollinators across reproductive seasons was assessed by analysis of similarities (ANOSIM; Clarke 1993) using the Bray-Curtis similarity index with 9999 permutations in the software PAST v.4.0.3 (Hammer et al. 2001).

Insect identifications were made to the lowest possible taxonomic level with the aid of specialist Jhon Cesar Neita, and through comparison with material deposited in the entomological collection of the Natural History Museum of La Salle University (Bogotá, Colombia), where voucher specimens of each flower-visiting insect species were also deposited.

3. RESULTS

3.1. Flowering and floral rewards

In the course of the investigation, the observed population of *A. aculeata* presented three markedly seasonal reproductive events (Rayleigh test $p < 0.005$, length of mean vector $r > 0.8$ for both flowering and fruiting), which coincided with the yearly intervals of lowest recorded rainfall at the study site (Figure 1). In each of the successive reproductive seasons (S1, S2, and S3) flowering began in December and progressively became more profuse until reaching its

peak in March/April, ending in May. The prevalence of flowering mature individuals within the population varied between 75 and 85% across reproductive seasons, without significant differences in the production of inflorescences between them ($U_{S1-S2} = 0.4848$, $U_{S1-S3} = 0.8182$, $U_{S2-S3} = 0.6991$; $p < 0.05$).

The development time of the infructescences (and fruit formation) was 11 to 12 mo. In the three reproductive seasons, similarly, fully mature fruits were observed throughout 6 mo, from October to March, with a peak of production in January (Figure 1). The average production of infructescences among observed individuals in the population was 78.4%, without significant differences between seasons ($U_{S1-S2} = 0.9372$, $U_{S1-S3} = 0.4848$, $U_{S2-S3} = 0.6147$; $p < 0.05$). Palms flowered continuously during a period of two to three months, during which they produced 6–10 inflorescences.

The peduncular bract that surrounds the developing inflorescence opened at dusk/nightfall of the first day of anthesis, between 17:00 and 18:00 h, at which point floral structures remained functional for six (rarely seven) days Figure 2(a). Two distinct floral phases could be distinguished: a female phase (Figure 2(b,d)), functional in the first day of anthesis for 12 - 20 h; and a male phase, which starts ca. 24 h later and is functional for the following 5 days until the senescence of all staminate flowers (Figure 2(c,e)). In the female phase, the stigmas of the pistillate flowers were initially erect and arrow-shaped; within 2 h or so, they unfolded to form a star-shaped surface, which in turn secreted a hyaline-adhesive substance that allowed the capture of pollen. Sometimes pistillate flowers were receptive as soon as the inflorescence was exposed. After fertilization took place, the stigmas turned brown and the ovaries gradually engorged, changing from a creamy yellow to an olive-green coloration.

In the male phase, the flower buds enter anthesis (Figure 2(c,e)) and the stamens dehisce, releasing large amounts of pollen until senescence after ca. 24 h. The anthesis rhythm of the staminate flowers is synchronous, as groups of flower buds enter anthesis every 24 h starting from the apical, then the middle zone, and ending at the basal portion of the inflorescence. In some cases, inflorescences were observed with all staminate flowers in anthesis after the second day of the male phase in the morning. We also observed that the raquis of inflorescences changed color beginning in the morning of the third day of the male phase of anthesis, from a

creamy yellow hue to different shades of greens, until acquiring an intense pine green coloration by the fifth day.

3.2. Controlled pollination experiments and reproductive efficiency

More fruits were formed by allogamy (70%) and in open pollination (67.2%) than by induced. geitonogamy (12.7%). No fruits were formed by autonomous self-pollination due to strict protogynous dichogamy. Agamospermy was also negligible (<1% in apomixis tests). Therefore, we can assume that *A. aculeata* has a mixed reproductive system, mainly allogamous with discreet evidence of geitonogamy (Table 1). Mature individuals of *A. aculeata* produced between six and eight infructescences per reproductive season, which constitutes a median production of 423 fruits ($N = 33$). The reproductive efficiency was high throughout the three successive reproductive seasons, varying between 54.2% in 2014 - 2015 and 65.4% in 2016 - 2017 (Figure 3(c)).

3.3. Flower visitors and effective pollinators

The time of arrival of visiting insects to the inflorescences of *A. aculeata* was at dusk and early evening, between 18:00 and 20:00 h, which coincided with the interval of stigmatic receptivity during the female phase of anthesis (first evening), and pollen dehiscence during the male phase (second evening) (Figure 2).

In total, 48 flower-visiting species of insects were recorded during the female phase of anthesis, among which derelomine flower weevils (Curculionidae, Derelomini; 10 spp.) and stingless bees (Apidae, Meliponini; 7 spp.) were the most diverse (Table 2). Female phase inflorescences were visited by a median of 4134 insects ($N = 15$). Despite the broad spectrum of insect species attracted to *A. aculeata*, Derelomine flower weevils, mystropine sap beetles, and cyclocephaline scarabs (*Cyclocephala* spp.; Melolonthidae, Cyclocephalini) were by far the most abundant flower-visiting insects, encompassing a median 98% of all collected individuals (Table 2; Figure 3(a)). No significant differences in the overall abundances of visiting insects associated with the inflorescences of *A. aculeata* were evidenced in the course of the three successive reproductive seasons ($U_{S1,S2,S3} = 0.3040$; $p > 0.05$).

Within the assembly of insects associated with female-phase inflorescences of *A. aculeata* at our study site, only eight species contributed effectively as pollen vectors (Table 2; Figure

2(b,d); Figure 3). None of the remainder visitors recorded during the study were considered relevant for the reproductive success of *A. aculeata* since they only arrived at receptive female phase inflorescences in small numbers and not carrying pollen available for pollination. The composition of effective pollinators did not vary significantly across reproductive seasons (ANOSIM; $R = 0.1129$, $p = 0.1399$).

Two flower-visiting insect species in particular, *Andranthobius* sp.1 and *Mystrops* sp.1, maintained high relative participation in pollination across the three successive reproductive seasons (45.8–70.7% and 14.7–25.0% RIs, respectively) and were thus characterized as the main pollinators. The other pollinators contributed with 0.2 to 10.9% of pollination services across reproductive seasons (Table 3).

4. DISCUSSION

Our studied population of *A. aculeata* exhibited efficient reproductive rates over the course of three successive reproductive seasons, evidenced by a high fruit yield (up to 65%) similar to that previously documented in a semi-natural population in the Brazilian Cerrado (61.5%; Scariot and Hay 1995). Compared to fruit yields reported for natural populations of other palm species of economic importance in Colombia, these values are higher than those of *Oenocarpus balickii* F. Kahn (43%), *O. minor* Mart. (25%), and *O. bataua* Mart. (24.2%) (Núñez et al. 2015), and *Mauritia flexuosa* L. f. (46.2%; Núñez-Avellaneda and Carreño-Barrera 2013); similar to those of *Bactris guineensis* (L.) H.E. Moore (57%; Brieva-Oviedo et al. 2020), *Syagrus orinocensis* (Spruce) Burret (66%; Núñez Avellaneda and Carreño 2017), and various species of *Ceroxylon* (54.6% to 62.7%; Carreño-Barrera et al. 2020); and lower only to those reported in *Attalea* spp. (88–92%; Núñez 2014).

The high reproductive success of *A. aculeata* in our study can be explained by the species' reproductive strategy and the effective transport of pollen by insects. The dependence on specialized pollen vectors is accentuated in virtue of the strict protogynous dichogamy in *A. aculeata*, meaning that inflorescences are only functionally active in the female phase during the first evening of anthesis, leaving a brief window of opportunity for attracting pollinators. This trait is shared with other cocosoid palm genera, namely *Attalea* (Núñez 2014), *Astrocaryum* (Oliveira et al. 2003), *Bactris* (Henderson et al. 2000; Brieva-Oviedo et al. 2020),

Euterpe (Campbell et al. 2018; Belém et al. 2020) *Ceroxylon* (Carreño-Barrera et al. 2020), and *Socratea* (Núñez 2014).

The requirement of cross-pollination in *A. aculeata* is favored by the seasonal, synchronous production of a high number of inflorescences within the population. The abundance of floral resources for potential pollinators is a direct consequence of the profuse production of inflorescences, characterized by the numerous staminate flowers that yield copious pollen. Studies with different plant taxa have shown a positive correlation between a higher number of flowers (and floral resources) and increased visitation rates by flower-visiting insects leading to reproductive success in Asteraceae (Cerca et al. 2019; Mueller et al. 2019), Orchidaceae (Johnson et al. 2003; Pasarin et al. 2018), Annonaceae (Chen et al. 2020; Costa et al. 2017; Sauders 2020), Araceae (Chartier et al. 2014; Moretto et al. 2019), and Magnoliaceae (Dieringer et al. 1999; Wang et al. 2017).

On their part, insects in search of pollen as a nutrient-rich floral reward reach inflorescences during the female phase of anthesis while guided by potent chemical cues in the floral scent of *A. aculeata* (Maia et al. 2019). These volatile organic compounds (VOCs) have been associated with the selective attraction of different flower-visiting insects associated with *A. aculeata* and also the congener *A. intumescens* Drude, including effective pollinators and potential florivorous pests (Maia et al. 2019). The elements of attraction, response, and access by the visiting insects are perfectly synchronized in the female phase of anthesis, which is short-lasting and devoid of food rewards. Effective pollen transfer is thus achieved by scent-mediated deception. The male phase, in contrast, is prolonged and functions in maintaining pollinators with an abundant and constant pollen supply for up to four days (Figure 2(d,e)). This strategy has been adopted by other species of palms with strict protogynous dichogamy, as in the case of *Bactris* spp. (Fava et al. 2011; Brieva-Oviedo et al. 2020) *Astrocaryum* spp. (Oliveira et al. 2003; Aguirre and Dirzo 2008), *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (Núñez 2014), and *Manicaria saccifera* Gaertn. (Copete et al. 2018).

The attraction of a large and diverse assortment of insects, a recurring trend in the reproductive strategies of Neotropical palms, is directly related to high production of floral resources, notably staminate flowers (i.e. pollen) and edible floral tissues, as well as sheltered mating and oviposition sites (Núñez et al. 2005; Núñez 2014). Such traits allow the continuous

maintenance of high abundances of the small, specialized pollen-feeding beetles that ensure cross-pollen flow during palms' reproductive seasons (Núñez 2014; Núñez and Carreño 2016; Carreño-Barrera et al. 2020).

It is believed that the elements of attraction in the floral structures of *A. aculeata* function efficiently, since during the three years of this study we documented a high and constant abundance of a select group of main pollinating insect species (e.g. *Andranthobius* sp.1 and *Mystrops* sp.2), dominating a cornucopia of other floral visitors. Although this is a common scenario among both natural and cultivated populations of other economically important Neotropical palm species (Núñez-Avellaneda and Rojas-Robles 2008; Núñez 2014; Copete et al. 2018; Brieva-Oviedo et al. 2020), there is one particular aspect of the reproductive ecology of *A. aculeata* in our studied population that stands out. There are two subsets of effective pollinators of *A. aculeata*, largely determined by their relative abundances and contribution in cross-pollen movement, conformed by the main pollinators (*Andranthobius* sp.1 and *Mystrops* sp.1) and accessory pollinators (*Andranthobius* sp.2, *Grasidius* sp.1, *Phyllotrox* sp.1, *Andranthobius* sp.3, *Mystrops* sp.2, and *Cyclocephala forsteri*) (Tables 1 - 3). Two-species sets of *Andranthobius* sp. and *Mystrops* sp. as main pollinators also dominate the flower-visiting insect fauna associated with *A. aculeata* elsewhere throughout its natural distribution in Colombia (Núñez-Avellaneda et al. unpublished data), and in both naturalized populations (Scariot and Lleras 1991; Brito 2013) and established crops in Brazil (Carreño-Barrera et al. unpublished data).

Co-pollination thus becomes a highly specialized strategy in *A. aculeata*, in which there is a differential, continuous, and constant participation of the three groups of pollinators (main, accessory, and sporadic) (Figure 3). If the efficacy of main pollinators' services is somehow compromised, less efficient pollinating species can become protagonists and guarantee fruit sets (Table 3). For crop productivity, in particular, co-pollination is highly desirable as it allows for more relaxed pollinator management over time and space (Núñez-Avellaneda and Carreño 2017). Co-pollination has also evolved as an efficient strategy among other seed plant families pollinated by small beetles, such as Zamiaceae and Cyclanthaceae, which similarly to the Arecaceae provide plentiful floral feeding rewards that draw large numbers of visitors of different species (Chartier et al. 2014; Suinyuy et al. 2015; Cortes et al. 2018).

In the case of *E. guineensis*, one of the most economically important oleaginous species in the world, the geographical and temporal variation of the main pollinators (*Elaeidobius kamerunicus* (Faust 1896) (Derelomini, Curculionidae) and the participation of the local insect fauna associated with crops in different biogeographical regions, are a determining factor in fruit yield (Prasetyo et al. 2014). In Indonesia, a significant increase in overall productivity (30-45%) was recorded following the successful introduction of *E. kamerunicus*, whereas areas in which this specialized pollinator was not introduced remained uncompetitive (Prasetyo et al. 2019). Nonetheless, in South American commercial crops, the participation of other flower-visiting insects associated with the congener *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés – *Elaeidobius subvittatus* (Faust 1898), *Mystrops costaricensis* Gillogly 1972, and *Grasidius hybridus* O'Brien and Beserra 2004 – as co-pollinators together with *E. kamerunicus*, constantly maintain fruit yield at high levels (Meléndez and Ponce 2016; Auffray et al. 2017). Therefore, the participation of co-pollinators, considering their geographical and temporal variation, can be a key element for the implementation of reproductive strategies in commercial palm crops such as *A. aculeata*, an aspect that has not been properly assessed thus far.

Contrastingly, the reproductive strategy in other beetle-pollinated Neotropical palm taxa might be strictly dependent on a single species of pollinator, as in the case of some *Bactris* (Henderson et al. 2000; Brieva-Oviedo et al. 2020), *Astrocaryum* (Oliveira et al. 2003, Aguirre and Dirzo 2008), *Oenocarpus* (Nuñez-Avellaneda and Rojas-Robles 2008; Núñez et al. 2015), *Attalea* (Núñez et al. 2005; Fava et al. 2011; Núñez, 2014), as well as *M. saccifera* (Copete et al. 2017), among others.

The participation of pollen vectors other than the main pollinators in the reproduction of *A. aculeata* is mainly due to the biology of the palm itself, in which the protogynous anthesis together with the emission of attractive floral scents lasts for up to 20 h, allowing other groups of visiting insects to participate in pollination, even if it is with lower efficiency (Table 3). Conversely, in *Bactris* spp., *Astrocaryum* spp., and *M. saccifera*, all characterised by a brief female phase (less than 8 h), the participation of pollinators is immediate and highly exclusive (Núñez 2014; Copete et al. 2017; Brieva-Oviedo et al. 2020).

Given that the main, accessory and sporadic pollinators of *A. aculeata* all maintain an intimate and largely interdependent association with inflorescences of this palm, evidenced

across reproductive seasons in populations at different locations (Scariot and Lleras 1991; Brito 2013), we can assume that it constitutes a highly specialized pollination system hidden within generalist interactions with insects that do not participate in effective cross-pollen transport. Consequently, the pollination of *A. aculeata* is balanced between the services provided by pollinators, which are but a fraction of the actual diversity of flower-visiting species, and the activities of other visitors that are often commensals or antagonists. The latter compete for available pollen and can damage the delicate pistillate flowers through intense florivory (Núñez et al. 2018; De Medeiros et al. 2019).

The fact that *A. aculeata* presents strictly seasonal flowering makes it possible that central aspects of the biology of its main pollinators (Table 1, Figure 3), notably their oligophagous pollen-feeding habits during both the larvae and adult phases, require that they use inflorescences of other syntopic palm species to survive year-long or that their life cycles are adapted to its preferred host's phenology (e.g. egg or pupal diapause). Such aspects have not been evaluated thus far but will be crucial in generating management plans for crop pollination on an industrial scale (Colombo et al. 2018).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Universidad de La Salle for partial funding under the project “Patterns of association between pollinating insects and wild palms of economic importance in Colombia”. We also thank the Genetic Resources Center of Instituto Agrônômico (IAC) for logistic support and Deyse Milena Ceron Amador for important assistance on fieldwork. JC-B is grateful to Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES) for his doctoral grant (process 88882.444190/2019-01).

NOTES ON CONTRIBUTORS

Javier Carreño-Barrera conceived the study, conducted experimental field work, analyzed the data, and drafted the manuscript.

Artur Campos D. Maia analyzed and curated the data, performed the graphical design, and wrote the manuscript.

Carlos Augusto Colombo wrote the manuscript.

Luis Alberto Núñez-Avellaneda conceived the study, conducted experimental field work, analyzed the data, and wrote the manuscript.

5. REFERENCES

- Aguirre A, Dirzo R. 2008. Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biol. Conserv.* 141(2): 375-384.
- Arústegui M, Pinedo H, Otiniano A. 2015. Insectos polinizadores de *Elaeis guineensis* Jacquin en el Distrito de Campoverde, Ucayali. *Revista de la Facultad de Ingeniería de la USIL.* 2(2): 111-126.
- Auffray T, Frérot B, Poveda R, Louise C, Beaudoin-Ollivier L. 2017. Diel patterns of Activity for insect pollinators of two oil palm species (Arecaceae). *J Insect Sci.* 17(2): 1-6.
- Belém SO, Guia BP, Campbell AJ, Maués MM, Viana JH. 2020. Effects of ants (Hymenoptera: Formicidae) on flying insect visitor behaviour and fruit production in açai palm (*Euterpe oleracea* Martius). *Austral Entomol.* 59: 612-618.
- Berton LHC, de Azevedo Filho JA, Siqueira WJ, Colombo CA. 2013. Seed germination and estimates of genetic parameters of promising macaw palm (*Acrocomia aculeata*) progenies for biofuel production. *Ind. Crops Prod.* 51: 258-266.
- Brieva-Oviedo E, Maia ACD, Núñez-Avellaneda LA. 2020. Pollination of *Bactris guineensis* (Arecaceae), a potential economically exploitable fruit palm from the Colombian Caribbean. *Flora.* 269:151628.
- Brito AC. 2013. *Biologia Reprodutiva de Macaúba: Floração, Polinizadores, Frutificação e Conservação de Pólen.* [dissertation]. Viçosa (MG): Universidade Federal de Viçosa.
- Campbell AJ, Carvalheiro LG, Maués MM, Jaffé R, Giannini TC, Freitas MAB, Menezes C. 2018. Anthropogenic disturbance of tropical forests threatens pollination services to açai palm in the Amazon River delta. *J. Appl. Ecol.* 55(4): 1725-1736.
- Carreño-Barrera J, Núñez-Avellaneda LA, Sanín MJ, Maia ACD. 2020. Orchestrated flowering and interspecific facilitation: key factors in the maintenance of the main pollinator of coexisting threatened species of Andean wax palms (*Ceroxylon* spp.). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 105(3): 281-299.
- Castro GG, Sosa MD. 2017. Descripción de datos climatológicos para el periodo 2012-2015 en El Yopal (Casanare, Colombia). *Rev. Med. Vet.* 35:73-81.
- Cerca J, Agudo AB, Castro S, Afonso A, Alvarez I, Torices R. 2019. Fitness benefits and costs of floral advertising traits: insights from rayed and rayless phenotypes of *Anacyclus* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 106(2): 231-243.
- Chartier M, Gibernau M, Renner SS. 2014. The evolution of pollinator-plant interaction types in the Araceae. *Evolution.* 68(5): 1533-1543.

- Chen J, Ming-Fai L, Saunders RM. 2020. Contrasting floral biology of *Artabotrys* species (Annonaceae): Implications for the evolution of pollinator trapping. *Plant Species Biol.* 35(3): 210-223.
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology.* 18(1): 117-143.
- Colombo CA, Berton LHC, Díaz BG, Ferrari RA. 2018. Macauba: a promising tropical palm for the production of vegetable oil. *OCL* 25(1): D108.
- Copete JC, Flórez DM, Núñez-Avellaneda LA. 2018. Pollination Ecology of the *Manicaria saccifera* (ARECACEAE): A Rare Case of Pollinator Exclusion (Chapter 3). In: Mokwala, P.W. (ed.), *Pollination in Plants*. IntechOpen, pp. 23-37.
- Cortes V, Gómez D, Núñez-Avellaneda LA. 2018. Relación de visitantes florales con las fases florales de *Carludovica palmata* (Ruiz & Pav 1798) (Cyclanthaceae) en un bosque seco tropical en Colombia. *Entomología Mexicana* 5: 315-321.
- Costa MS, Silva RJ, Paulino-Neto HF, Pereira MJB. 2017. Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona coriacea* Mart. (Annonaceae) in Brazilian cerrado: Behavioral feature of its principal pollinators. *PLoS One* 12(2): e0171092.
- Dafni A. 1992. *Pollination Ecology: A Practical Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Dafni A, Firmage D. 2000. Pollen viability and longevity: Practical, ecological and evolutionary implications. *Plant Syst. Evol.* 222 (1-4): 113-132.
- De Lima NE, Carvalho AA, Meerow AW, Manfrin MH. 2018. A review of the palm genus *Acrocomia*: Neotropical green gold. *Org. Divers. Evol.* 18: 151-161.
- De Medeiros BAS, Núñez-Avellaneda LA, Hernandez AM, Farrell BD. 2019. Flower visitors of the licuri palm (*Syagrus coronata*): brood pollinators coexist with a diverse community of antagonists and mutualists. *Biol. J. Linn. Soc.* 126(4): 666-687.
- Dieringer G, Cabrera L, Lara M, Loya L, Reyes-Castillo P. 1999. Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae). *Int. J. Plant Sci.* 160 (1): 64-71.
- Evaristo AB, Martino DC, Ferrarez AH, Donato DB, Carneiro ACO, Grossi JAS. 2016. Energy potential of the macaw palm fruit residues and their use in charcoal production. *Ci. Fl.* 26(2): 571-577.
- Li, K, Tschardt T, Saintes B, Buchori D, Grass I. 2019. Critical factors limiting pollination success in oil palm: A systematic review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 280: 152-160.
- Lorenzi H, Kahn F, Noblick LR, Ferreira E. 2010. *Flora Brasileira Lorenzi: Arecaceae (Palmeiras)*. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Fava WS, da Silva Covre W, Sigrist MR. 2011. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. *Flora.* 206(6): 575-584.

- Galeano G, Bernal R. 2010. Palmas de Colombia. Guía de Campo. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4 http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Henderson A, Galeano G, Bernal R. 1995. Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Henderson A, Pardini R, Dos Santos Rebello JF, Vanin S, Almeida D. 2000. Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. *Brittonia* 52: 160-171.
- IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales). [Accessed 2020 Nov 20]. <http://www.ideam.gov.co>.
- Johnson SD, Peter CI, Nilsson LA, Ågren J. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* 84(11): 2919-2927.
- Kearns CA, Inouye DW, 1993. Techniques for Pollination Biologists. University Press of Colorado, Niwot.
- Kovach WL. 2011. Oriana – Circular Statistics for Windows, ver. 4. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, U.K.
- Maia ACD, Reis LK, Navarro DMAF, Aristone F, Colombo CA, Carreño-Barrera J, Núñez-Avellaneda LA, Santos GKN. 2019. Chemical ecology of *Cyclocephala forsteri* (Melolonthidae), a threat to macauba oil palm cultivars (*Acrocomia aculeata*, Arecaceae). *J. Appl. Entomol.* 144(1-2): 33-40.
- Mazzottini-dos-Santos HC, Ribeiro L, Mercadante-Simões MO, Sant'Anna-Santos BF. 2014. Floral structure in *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): evolutionary and ecological aspects. *Plant Syst. Evol.* 301:1425-1440.
- Meléndez-Ramírez V, Parra-Tabla V, Kevan PG, Ramírez-Morillo I, Harries H, Fernández-Barrera M, Zizumbo-Villareal D. 2004. Mixed mating strategies and pollination by insects and wind in coconut palm (*Cocos nucifera* L. (Arecaceae)): Importance in production and selection. *Agric. For. Entomol.* 6(2): 155-163.
- Meléndez MR, Ponce WP. 2016. Pollination in the oil palms *Elaeis guineensis*, *E.olifera* and their hybrids (OxG) in tropical America. *Pesqui. Agropecu. Trop.* 46(1): 102-110.
- Moretto P, Cosson B, Frell FT, Aristophanous M. 2019. Pollination of *Amorphophallus barthlottii* and *A. abyssinicus* subsp. *akeassii* (Araceae) by dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea). *Catharsius La Revue* 18: 19-36.
- Mueller AL, Biertümpfel A, Friedritz L, Power EF, Wright GA, Dauber J. 2020. Floral resources provided by the new energy crop, *Silphium perfoliatum* L. (Asteraceae). *J. Apic. Res.* 59(2): 232-245.

- Núñez LA, Bernal R, Knudsen JT. 2005. Diurnal pollination by Mystropine beetles: is it weather related? *Plant Syst. Evol.* 254(3-4): 149-171.
- Núñez-Avellaneda LA, Rojas-Robles R. 2008. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. *Caldasia* 30(1): 99-122.
- Núñez-Avellaneda LA, Carreño-Barrera J. 2013. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana, in: Lasso CA, Rial A, González-B V. (Eds.) VII. Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela. Parte I. (Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, pp. 119-151.
- Núñez Avellaneda LA. 2014. Patrones de Asociación entre Insectos Polinizadores y Palmas Silvestres en Colombia con Énfasis en Palmas de Importancia Económica. PhD dissertation, Universidad Nacional de Colombia.
- Núñez LA, Isaza I, Galeano G. 2015. Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. *Rev. Biol. Trop.* 63(1): 35-55.
- Núñez LA, Carreño J. 2016. Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del Moriche (*Mauritia flexuosa*: Aracea) en Colombia, in: Lasso CA, Colonnello G, Moraes M. (Eds) XIV. Morichales, Canaguachales y otros Palmares inundables de Suramerica, Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay, y Argentina, Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, pp. 131-155.
- Núñez-Avellaneda LA, Carreño JI. 2017. Polinización por abejas en *Syagrus orinocensis* (Arecaceae) en la Orinoquia colombiana. *Acta Biol. Colomb.* 22(2): 221-233.
- Oliveira M, Couturier G, Beserra P. 2003. Biología da polinização da palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 17(3): 343-353.
- Palmweb: Palms of the World Online. [Accessed 2020 Aug 31]. <http://www.palmweb.org/>.
- Prasetyo AE, Purba WO, Susanto A. 2014. *Elaeidobius kamerunicus*: application of hatch and carry technique for increasing oil palm fruit set. *J. Oil Palm Res.* 26(3): 195-202.
- Prasetyo AE, Perdana-Rozziansha TA, Priwiratama H, Susanto A, De Chenon RD. 2019. Perspectiva bioecológica de *Elaeidobius kamerunicus* en relación con el llenado de frutos de palma de aceite en Indonesia. *Revista Palmas.* 40: 94-110.
- Ramírez Hernández BC, Hernández JC, García de Alba Verduzco JE, Délano JP, Pimienta E, García MA. 2013. Importancia agroecológica del coyul (*Acrocomia mexicana* Karw. ex Mart.). *Estud. Soc.* 21(41): 96-113.
- Saunders RMK. 2020. The evolution of key functional floral traits in the early divergent angiosperm family Annonaceae. *J. Syst. Evol.* 58(4): 369-392.

- Scariot A, Lleras E, Hay J. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica* 23(1): 12-22.
- Scariot A, Hay J. 1995. Flowering and fruiting Phenologies of the palm *Acrocomia aculeata*: Patterns and Consequences. *Biotropica* 27(2): 168-163.
- Suinyuy TN, Donaldson JS, Johnson SD. 2015. Geographical matching of volatile signals and pollinator olfactory responses in a cycad brood-site mutualism. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282(1816): 20152053.
- The Plant List*, 2020. Version 1.1. Accessed August 31 2020. <http://www.theplantlist.org/>.
- Trentini CP, Oliveira DM, Zanette CM, Silva C. 2016. Low-pressure solvent extraction of oil from macaúba (*Acrocomia aculeata*) pulp: characterization of oil and defatted meal. *Cienc. Rural.* 46(4): 725-731.
- Vianna SA, Hiane PA, Nalesso Jordão M, Pott A. 2015. Evaluación física y nutricional de los frutos de *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd ex Mart. (Arecaceae) con base en el color de la pulpa. *Rev. Biodivers. Neotrop.* 5(2): 89-95.
- Wiens D, Calvin CL, Wilson CA, Davern CI, Frank D, Seavey SR. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* 71: 501-509.
- Yousefi M, Mohd Rafie AS, Abd Aziz S, Azrad S, Razak AAABD. 2020. Introduction of current pollination techniques and factors affecting pollination effectiveness by *Elaeidobius kamerunicus* in oil palm plantations on regional and global scale: A review. *S. Afr. J. Bot.* 132: 171-179.
- Zar J. 1996. *Biostatistical Analysis*, 5th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J.

Figure 1. Reproductive phenology (flowering and fruiting) of *Acrococomia aculeata* during three successive years in the municipality of Yopal, department of Casanare, Colombian Orinoquia. On the vertical (y) axis, values to the right are percentage ratios of the yearly produced inflorescences (dark gray) and infructescences (black). Values to the left refer to accumulated rainfall (in mm), shown in the graphs as the light gray polygons.

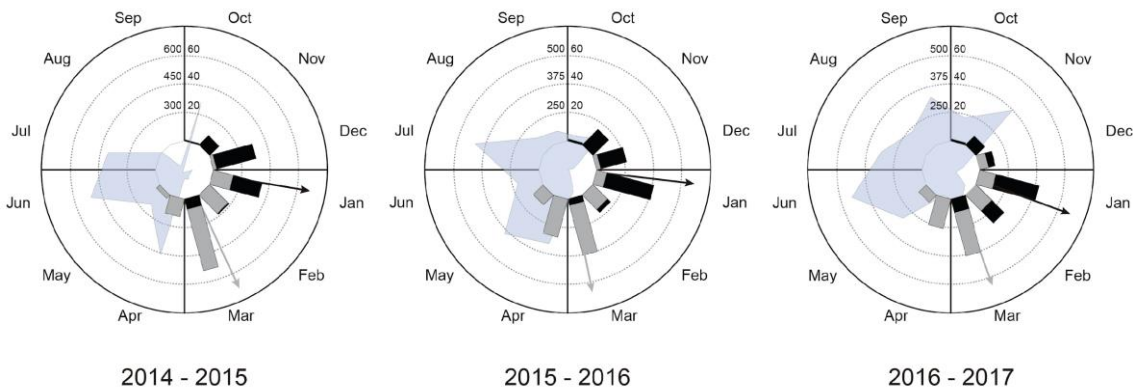


Figure 2. Pollinator activity on inflorescences of *Acrocomia aculeata*. (a) Newly opened inflorescence; (b) and (c) *Andranthobius* sp.1 and *Mystrops* sp.1 over pistillate flowers during the female phase of anthesis; (d) and (e) *Mystrops* spp. and *Phyllotrox* spp. over staminate flowers during the male phase of anthesis.

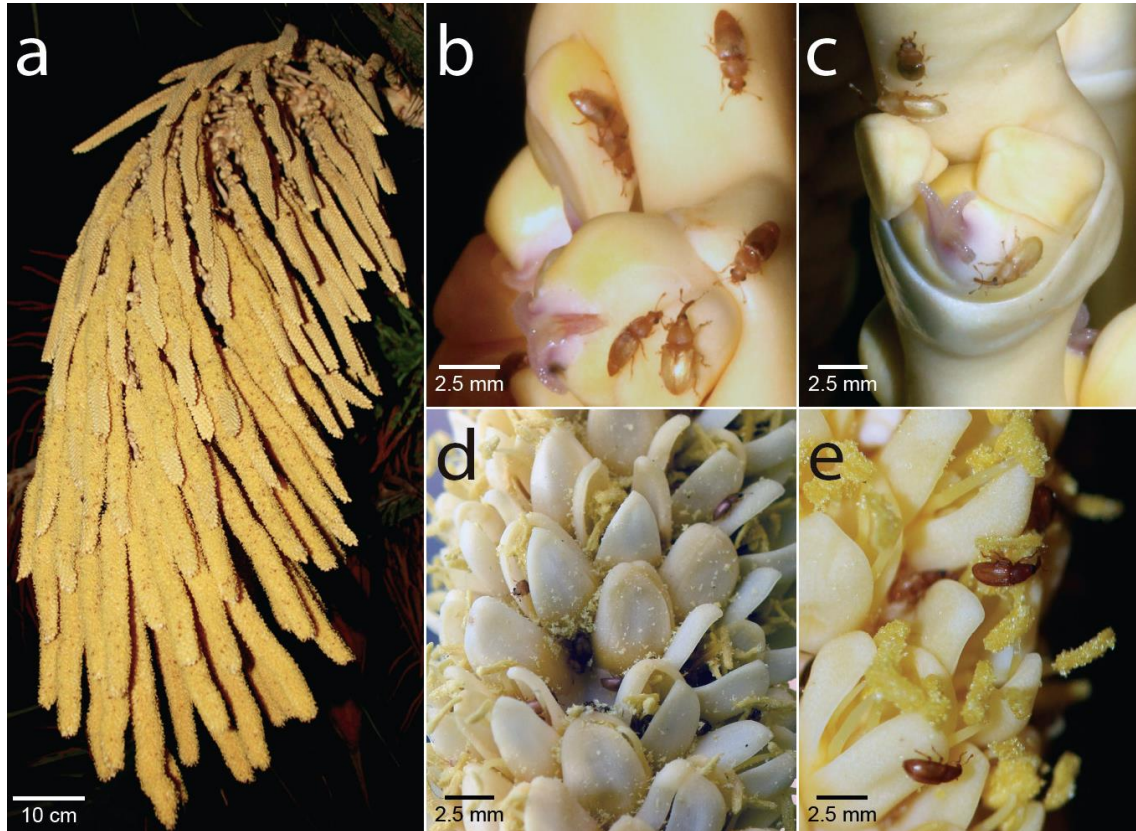


Figure 3. Pollination and reproductive ecology of *Acrocomia aculeata* across three successive reproductive seasons (September 2014 to August 2017) in a population in Yopal, department of Casanare, Colombian Orinoquia. (a) Box plot of the mean abundances of flower-visiting insect species associated with inflorescences in the female phase of anthesis (N = 5 samples per season; whiskers = min to max values); (b) Relative participation (% RI; see Material and Methods for details) of insect species in pollination (N = 5 samples per season; mean and SD); (c) Mean number of produced pistillate flowers, formed fruits and abortions (N = 10 samples per season; whiskers = min to max values).

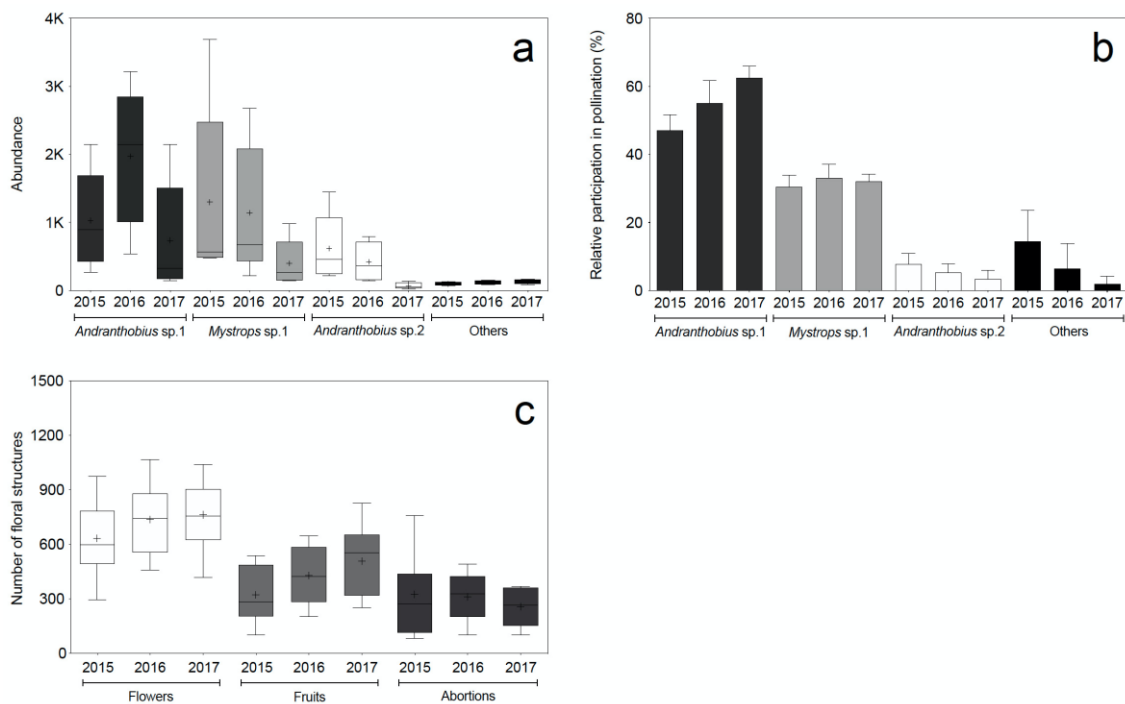


Table 1. Controlled pollination experiments in *Acrocomia aculeata* (Arecaceae)

Treatments	# of individuals / flowers	# of developed fruits (%)
Apomixis	10 / 400	3 (0.75)
Allogamy	10/ 400	280 (70.0)
Self-pollination	10/ 400	0 (0)
Geitonogamy	10/ 400	51 (12.7)
Open pollination	10/ 400	252 (67.2)

Table 2. Insect species collected in inflorescences of *Acrocomia aculeata* during the pistillate phase of anthesis across three successive reproductive seasons (September 2014 to August 2017) in a natural population in the Colombian Orinoquia. Median abundance values of collected specimens per inflorescence (N = 5 inflorescences per season) and relative percentage abundances are shown. Relative frequencies of each species, calculated as the ratio between the number of inflorescences in which a species was collected by the total number of sampled inflorescences, are indicated as: *** very frequent species, when present in more than 85% of the collections; ** frequent species, present in 60 - 85% of the collections; * occasional species, present in 40 - 59% of the collections; + sporadic species, present in less than 40% of the collections; and - absent. Taxa in bold were classified as effective pollinators based on calculated Relative Importance (RI) values (refer to Material and Methods section and Table 3 for details). Obs. The calculated median values for the following species were null for all reproductive seasons and they were thus not listed: *Pachymerus cardo* (Chrysomelidae), *Trigona* sp.3 (Apidae), *Gnamptogenys* sp. and *Pachycondyla* sp. (Formicidae), *Polybia* sp. and Vespidae sp. (Vespidae), and *Drosophila* sp.2 (Drosophilidae).

Taxa	Reproductive season		
	2014 - 2015	2015 - 2016	2016 - 2017
Diptera			
Drosophilidae			
<i>Drosophila</i> sp.1 (***)	5 (0.1)	7 (0.2)	2 (0.1)
Drosophilidae sp. (*)	2	1 (< 0.1)	---
Coleoptera			
Carabidae			
Carabidae sp. (*)	---	4 (< 0.1)	---
Chrysomelidae			
Alticinae			
Alticinae sp. (***)	2 (< 0.1)	5 (0.1)	
Galerucinae			2 (0.1)
<i>Monolepta</i> sp. (***)	2 (< 0.1)	4 (< 0.1)	4 (0.2)
Curculionidae			
Curculioninae (Derelomini)			
<i>Andranthobius</i> sp.1 (***)	897 (19.1)	2149 (47.7)	324 (20.2)
<i>Andranthobius</i> sp.2 (***)	459 (11.5)	364 (8.1)	47 (2.9)
<i>Andranthobius</i> sp.3 (***)	147 (2.7)	43 (1.0)	145 (9.1)

<i>Celetes</i> sp.1 (**)	2 (< 0.1)	7 (0.2)	5 (0.3)
<i>Celetes</i> sp.2 (**)	2 (< 0.1)	4 (< 0.1)	2 (0.1)
<i>Grasidius</i> sp.1 (***)	498 (7.7)	258 (5.7)	27 (1.7)
<i>Grasidius</i> sp.2 (***)	54 (1.0)	7 (0.2)	14 (0.9)
<i>Phyllotrox</i> sp. (***)	561 (13.2)	572 (12.7)	458 (28.6)
<i>Perellesschus</i> sp. (**)	8 (0.2)	8 (0.2)	8
<i>Derelomini</i> sp. (**)	1 (< 0.1)	3 (< 0.1)	---
Baridinae			
Baridinae sp.1 (**)	2 (< 0.1)	5 (0.1)	7 (0.4)
Baridinae sp.2 (**)	7 (0.2)	2 (< 0.1)	7 (0.4)
Melolonthidae			
Melolonthidae sp.1 (**)	---	1 (< 0.1)	1 (< 0.1)
Melolonthidae sp.2 (+)	2 (< 0.1)	---	--
Dynastinae (Cyclocephalini)			
<i>Cyclocephala amazona</i> (***)	45 (4.5)	32 (0.7)	8 (0.5)
<i>Cyclocephala forsteri</i> (***)	201 (6.5)	38 (0.8)	36 (2.2)
<i>Cyclocephala discicollis</i> (***)	35 (4.1)	3 (< 0.1)	34 (2.1)
Nitidulidae			
Nitidulidae sp. (**)	---	2 (< 0.1)	7 (0.4)
Nitidulinae (Mystropini)			
<i>Mystrops</i> sp. 1 (***)	568 (24.2)	678 (15.0)	267 (16.7)
<i>Mystrops</i> sp. 2 (***)	149 (3.6)	264 (5.9)	145 (9.1)
<i>Mystrops</i> sp. 3 (***)	8 (0.2)	5 (0.1)	25 (1.6)
Staphylinidae			
Aleocharinae			
<i>Aleochara</i> sp. (***)	12 (0.2)	9 (0.2)	5 (0.3)
Staphylininae			
<i>Xanthopygus</i> sp. (***)	5 (0.1)	8 (0.2)	5 (0.3)
Hemiptera			
Anthocoridae			
<i>Xylocaris</i> sp. (***)	2 (< 0.1)	2 (< 0.1)	1 (< 0.1)
Hymenoptera			
Apidae			
<i>Apis mellifera scutellata</i> (*)	2 (< 0.1)	5 (0.1)	---
<i>Noguerapis mirandula</i> (*)	---	3 (< 0.1)	---
<i>Trigona ferricauda</i> (*)	2 (< 0.1)	3 (< 0.1)	---
<i>Trigona fulviventris</i> (**)	4 (0.1)	1 (< 0.1)	---
<i>Trigona silvestriana</i> (**)	4 (0.1)	6 (0.1)	2 (0.1)
<i>Trigonisca</i> sp. (*)	2 (< 0.1)	---	---
<i>Scaptotrigona</i> sp. (*)	2 (< 0.1)	---	---

Halictidae			
Halictidae sp. (+)	1 (< 0.1)	---	---
Braconidae			
<i>Apanteles</i> sp. (***)	2 (< 0.1)	3 (< 0.1)	3 (0.2)
<i>Bracon</i> sp. (*)	1	---	3 (0.2)
Formicidae			
<i>Pseudomyrmex</i> sp. (+)	1 (< 0.1)	---	---
Vespidae			
<i>Protopolybia acutiscutis</i> (**)	1 (< 0.1)	1 (< 0.1)	---

Table 3. Value indexes of Pollinator Importance (PI) and pollinator's Relative Importance (RI) for flower-visiting insect species with effective participation in the pollination of *Acrocomia aculeata* in Yopal, department of Casanare, Colombian Orinoquia. (RA) relative abundance during the female phase of anthesis; (PE) pollen transport efficiency; (CO) constancy. *main pollinators, or those presenting RI values > 10% across all reproductive seasons. Refer to Material and Methods section for details.

	2014-2015					2015-2016					2016-2017				
	RA	PE	C O	PI	RI (%)	RA	PE	C O	PI	RI (%)	RA	PE	C O	PI	RI (%)
Curculionidae, Derelomini															
* <i>Andranthobius</i> sp.1	89 7	14 5	1	130,06 5	47.7	214 9	14 5	1	311,60 5	70.7	32 4	14 5	1	62,64 0	45.8
<i>Andranthobius</i> sp.2	45 9	65	1	29,835	10.9	364	65	1	23,660	5.4	47	65	1	4073	3.0
<i>Andranthobius</i> sp.3	14 7	48	1	7056	2.6	43	48	1	2064	0.5	14 5	48	1	9280	6.8
<i>Grasidius</i> sp.1	49 8	48	1	23,904	8.8	258	48	1	12,384	2.8	27	48	0.8	1512	1.1
<i>Phyllotrox</i> sp.1	56 1	25	1	14,025	5.1	572	25	1	14,300	3.2	45 8	25	1	15,26 7	11.2
Nitidulidae, Mystropini															
* <i>Mystrops</i> sp.1	56 8	96	1	54,528	20.0	678	96	1	65088	14.8	26 7	96	1	34,17 6	25.0
<i>Mystrops</i> sp.2	14 9	36	1	5364	2.0	264	36	1	9504	2.2	14 5	36	1	6960	5.1
Melolonthidae, Cyclocephalini															
<i>Cyclocephala forsteri</i>	20 1	21	1	4221	1.5	38	21	1	798	0.2	36	21	1	1008	0.7

Others (41 spp.)

1.4

0.2

1.3

CAPÍTULO 2.

**Aspectos morfológicos e ecológicos dos polinizadores e co-polinizadores da palmeira
macaúba *Acrocomia aculeata*, na América Latina**

Aspectos morfológicos e ecológicos dos polinizadores e co-polinizadores da palmeira macaúba *Acrocomia aculeata*, na América Latina

Javier Carreño-Barrera¹, Artur Campos D Maia², Luís Alberto Nuñez-Avellaneda³, Carlos Augusto Colombo⁴.

¹⁻⁴ Centro de Recursos Genéticos e Vegetais, Instituto Agronômico de Campinas (IAC) – Curso de Pós-Graduação em Agricultura Tropical e Subtropical, Campinas, Brasil.

²Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brasil.

³Programa de Biología, Universidad de La Salle, Bogotá, Colombia.

RESUMO

As inflorescências de macaúba *Acrocomia aculeata* são uma fonte de alimento para uma ampla diversidade e abundantes espécies de visitantes florais. Mas somente um pequeno grupo de besouros (Coleoptera) são importantes nos processos de polinização e produção de frutos nas populações de macaúba na América Latina. Descrevemos os polinizadores e co-polinizadores associados a palmeira macaúba (*A. aculeata*), a partir da revisão de 207 amostras, coletadas entre 2012 a 2020 em 28 localidades de Brasil, Colômbia, Costa Rica, México e Panamá. Além disso, realizamos dissecções das genitálias para verificar as morfoespécies, e assegurar uma correta identificação. Foram determinadas, descritas e identificadas seis morfo-espécies de besouros de acordo a sua importância no rol da polinização: uma espécie e uma morfo-espécie da família Nitidulidae (Latreille, 1802), do gênero *Mystrops* (Kirejtshuk & Couturier, 2010), *Mystrops debilis* (Erichson, 1843) e *Mystrops* sp.1. Duas morfo-espécies da família Curculioninae (Latreille, 1802) do gênero *Andranthobius* (Kuschel, 1952), *Andranthobius* sp.1, e *Phyllotrox* (Schöenherr, 1836), *Phyllotrox* sp.1. Uma morfo-espécie da família Biphylidae (LeConte, 1861), *Diplocoelus* sp.1; e uma espécie de besouro da família Dynastinae (MacLeay, 1819), *Cyclocephala forsteri*, (Endrödi, 1963), apresentados por primeira vez para a ciência.

Palavras-chave: Descrição, morfologia, Derelomini, Mystropini, polinizadores.

1. INTRODUÇÃO

As inflorescências das palmeiras (Arecaceae), são estruturas que funcionam como micro ecossistemas abertos, que permitem a entrada de abundantes e diversidade de insetos visitantes florais (Barfod et al., 2011; Henderson, 1985; Núñez, 2014). Em algumas espécies de palmeiras como *Attalea*, *Syagrus*, *Ceroxylon*, *Bactris*, têm registrado taxas de visita entre 50.000 a 200.000 insetos, representados por insetos das ordens Hemipteras, Dipteras, Heteropteras, Ortopera, Hymenoptera e Coleptera (Brieva-Oviedo et al., 2020; Carreño-Barrera et al., 2020; Carreño-Barrera et al., 2021; De Medeiros et al., 2019; Fava et al., 2011; Guerrero-Olaya & Núñez-Avellaneda, 2017; Núñez-Avellaneda & Carreño, 2016; Núñez, 2014). Nestas estruturas se desenvolvem um amplo número de interações ecológicas que podem ser de tipo antagonista, comensalismo, parasítica, mutualista etc. (Barfod et al., 2011; Núñez, 2014).

Dos grupos de insetos visitantes florais, os coleópteros são o grupo mais diverso e abundante, associadas às inflorescências de palmeiras. Mas, espécies de besouros da família Bruchidae, Staphylinidae, Dynastidae, e tribos como Derelomini e Mistropini, são os grupos de insetos mais bem conhecidos e importantes, devido a o tipo de associação (mutualismo, comensalismo, antagonistas,) que apresentam com as estruturas florais (Cardona-Duque & Franz, 2012; De Medeiros et al., 2019; Franz, 2006; Franz & Valente, 2005; Núñez, 2014).

Por exemplo, Niño-Pérez & Núñez-Avellaneda 2018, determinaram um total de 48 morfo-espécies, de três famílias (Aleocharinae, Tachyporinae, Omalinae) de estafilínídeos associados às inflorescências de palmeiras (27 spp.), mesmo na família Dynastidae, Núñez 2014, encontro 33 espécies de besouros do gênero *Cyclocephala* associadas a 30 espécies de palmeiras. As espécies Derelomini e Mistropini, são os grupos de insetos mais abundantes, exclusivo, e importantes na polinização de vários gêneros de palmeiras como *Attalae*, *Acrocomia*, *Astrocaryum*, *Bactris*, *Ceroxylon*, *Manicaria*, *Wettinia* e outras (Brieva et al., 2016; Carreño-Barrera, et al., 2020; Copete et al., 2018; Kirejtshuk & Couturier, 2010; Listabarth, 1992, 1996; Núñez, 2014; Núñez & Carreño, 2016). Kirejtshuk & Couturier, em 2010 descreveram um total de 33 espécies de besouros, conhecidos como “Sap-Bettles”, dos gêneros *Anthepurops*, *Anthocorcina*, e

Mystrops principalmente. No caso da tribo Acalyptini, tem sido descrito 200 espécies aproximadamente, pertencentes aos gêneros *Andranthobius*, *Anchylorhynchus*, *Celetes*, *Elaeidobius*, *Phytotribus*, *Phyllotrox* (De Melo Valente & Da Silva, 2014; Franz, 2007; Franz & Valente, 2005; Franz, 2006).

A macaúba é uma das espécies oleaginosas mais importantes para Brasil e América Latina (Azevedo-Filho et al., 2012; Colombo et al., 2018). A produção dos frutos nas populações naturais ou nas áreas de cultivo depende de seus insetos polinizadores e outras espécies acessórias (Bezerra et al., 2020; Carreño-Barrera et al., 2021; Scariot & Lleras, 1991). As inflorescências de *A. aculeata* como as demais palmeiras, caracterizam-se por apresentar uma enorme estrutura amarela de 1.8 -2.00 metros de longitude, conformadas por multiplex ráquulas com flores femininas presentes na base das ráquulas em forma de triadas (2 flores M; 1 feminina), e flores masculinas distribuídas em forma de racemos no ápice (Bezerra et al., 2020; Colombo et al., 2018; Scariot & Lleras, 1991); que para os insetos se traduz em fonte inesgotável de alimento (pólen, néctar, pétalas, etc.), encontro de casal, reprodução, e desenvolvimento de novas gerações (Carreño et al., 2021; Carreño-Barrera et al., 2020; Kirejtshuk & Couturier, 2010; Moriwaki et al., 2020; Núñez et al., 2005; Núñez, 2014).

No momento que as inflorescências *A. aculeata* são expostas, as estruturas florais são visitadas por um total de 48 espécies de insetos, entre dípteros, Hemipteros, Hymenopteros e Coleoptera. Espécies *Andranthobius* sp. 1 (Acalyptini: Curculionaceae) e *Mystrops* sp. 1 (Mystropini, Nitidulidae), juntamente com *Andranthobius* sp.2, *Grasidius* sp.1, *Phyllotrox* sp.1, *Andranthobius* sp.3, *Mystrops* sp. 2, e *Cyclocephala forsteri*, são consideradas espécies mais abundantes (5000-10.000 insetos) e importantes no processo de polinização de *A. aculeata* (Carreño et al., 2021). Apesar dos avanços taxonômicos, biológicos e ecológicos dos insetos visitantes de *A. aculeata*, ainda não tem clareza dos caracteres externos que permitem a identificação dos principais polinizadores e a possibilidade de manipulação dos mesmos com vistas a melhorar a produtividade em plantios comerciais, a exemplo do *Elaeidobius kamerunicus* nas plantações comerciais de Dendezeiro ou *Elaeis guineensis* na América do Sul (Arústegui et al., 2015; Meléndez & Ponce, 2016).

Assim, determinamos e identificamos com técnicas taxonômicas simples externos como internos (genitálias), os polinizadores e co-polinizadores de *A. aculeata* em diversos países americanos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Descrição morfo-ecológica dos polinizadores.

Descrevemos os polinizadores e co-polinizadores associados a palmeira macaúba (*A. aculeata*), a partir da revisão de 147 amostras, coletadas entre 2012 a 2020 em 28 localidades de Brasil, Colômbia, Costa Rica, México e Panamá. Também, foram revisadas 60 amostras correspondentes ao projeto de pesquisa Padrões de Associação entre insetos polinizadores e palmeiras silvestres na Colômbia, com ênfases em palmeiras de importância econômica (Título original: Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica) em Núñez, 2014. Os insetos foram coletados utilizando sacolas plásticas de 80 x 100 cm de comprimentos, sendo ensacada a inflorescências completamente e com fortes batidas, coletamos o maior número possível de insetos. Para acessar as inflorescências, utilizamos escadas de alumínio com extensão de 8 metros de altura, ou por meio da adaptação de um puçá na extremidade de um podão também de alumínio para se ter acessos às inflorescências em alturas superiores. Também foram registradas as atividades dos insetos polinizadores, como hora de chegada, tipo de alimentação, cortejo, cópula, lugares de oviposição, etc.

Os espécimes foram identificados a nível taxonômico de subfamília seguindo as chaves da subfamília Curculioninae. (Anderson, 2002; Marvaldi & Lanteri, 2005), Nitidulidae (Kirejtshuk & Couturier, 2010) e Biphyllidae (Da Costa, 1953; Goodrich & Springer, 1992; Bouchard et al., 2011; Węgrzynowicz, 2015); ao nível da tribo utilizamos os caracteres apresentados por (Franz, 2006; Franz & Valente, 2005) e a descrição original de *Andranthobius*, *Phyllotrox* (De Melo Valente & Da Silva, 2014; Franz, 2006; Franz & Valente, 2005), *Mystrops* (Kirejtshuk & Couturier, 2010), *Diplocoelus* (Goodrich & Springer, 1992; Bouchard et al., 2011; Węgrzynowicz, 2015). Os insetos

foram separados por morfo-espécies usando caracteres morfológicos externos, a separação que foi corroborada com a dissecação das genitais.

Para dissecar os órgãos genitais de cada indivíduo, o abdômen foi descolado, realizando-se duas punções com estilete entomológico logo abaixo das metacoxas. Os abdomens foram enxaguados individualmente em banho-maria com KOH 10% por 18 a 28 min, dependendo do grau de esclerotização do indivíduo. O processo de limpeza foi interrompido com ácido acético a 5% por 30 min e em seguida armazenados em etanol a 70%. Os órgãos genitais foram extraídos em lâmina de uma gota de glicerina, onde o abdômen foi aberto separando os tergitos dos esternitos, rasgando o tecido pleural com auxílio de um estilete; eles foram armazenados em microtubos de polietileno, preenchidos com glicerina. O material estudado encontra-se na Coleção de Polinizadores do Professor Luís Alberto Núñez Avellaneda, associada ao Museu da Universidade La Salle (MLS) de Bogotá, sede la Candelaria, e outra parte está no Centro de Recursos Genéticos e Vegetais, em Santa Eliza Fazenda, do Instituto Agrônômico (IAC), Campinas-SP.

3. RESULTADOS

3.1. Aspectos morfo-ecológicos dos polinizadores de *A. aculeata*.

Foram determinadas, descritas e identificadas seis morfo-espécies de besouros de acordo a sua importância no rol da polinização: uma espécie e uma morfo-espécie da família Nitidulidae (Latreille, 1802), do gênero *Mystrops* (Kirejtshuk & Couturier, 2010), *Mystrops debilis* (Erichson, 1843) e *Mystrops* sp.1. Duas morfo-espécies da família Curculionidae (Latreille, 1802) do gênero *Andranthobius* (Kuschel, 1952), *Andranthobius* sp.1, e *Phyllotrox* (Schöenherr, 1836), *Phyllotrox* sp.1. Uma morfo-espécie da família Biphyllidae (LeConte, 1861), *Diplocoelus* sp.1; e uma espécie de besouro da família Dynastinae (MacLeay, 1819), *Cyclocephala forsteri*, (Endrödi, 1963).

3.1.1. Família Nitidulidae, Latreille 1802.

Gênero *Mystrops*, Erichson, 1843. Descrição. Gênero de coleópteros numeroso e diverso da tribo Mystropini, com características similares com outros gêneros da mesma tribo, associadas às palmeiras Neotropicais (Kirejtshuk & Couturier, 2010).

Reconhecessem pela pubescência bem conspícua (comparativamente longa e densa), geralmente de corpo alongado, élitros longos e curto em alguns casos, com dimorfismo sexual em mandíbulas e antenas no ápice e comprimento dos élitros. Processo pré-esternal curvado ao longo de pró-coxas e ápice mais ou menos dilatado, coxas comparativamente separadas em todos os pares, ápice truncado do pigídio macho (Kirejtshuk & Couturier, 2010). (Kirejtshuk & Couturier, 2010).

3.1.1.1. *Mystrops debilis*, Erichson 1843.

Descrição. Se reconhece por apresentar um corpo de 1,4 a 2,4 mm de comprimento, moderadamente convexo dorsal e ventralmente, com uma pigmentação marrom escuro pouco brilhante, com cerdas e pêlos amarelados conspícuas em pronoto, élitros extremidades, escleritos abdominais e anais (Figura 1). Destaca-se na maioria das morfo-espécies, por apresentar antenas muito compridas nos machos ao ponto de sobre passar o tamanho de seu mesmo corpo (Figura 1, A). No caso das fêmeas, o comprimento das antenas é menor chegando até a margem anterior e posterior do pronoto (Figura 1, B). Os élitros são mais largos no comprimento médio, amplamente arredondados no ápice que expondo o pigídio. O pigídio ligeiramente convexo e sub-truncado a muito superficialmente. O aedeagus esclerotizado (Figura 1, C-D), baixo; tégmen com lados paralelos na base e afinando suavemente, o ápice forma uma estrutura triangular, com cabelos razoavelmente longos e curvos (Figura 1, D); o corpo do pênis é um pouco mais curto que o tégmen, com um ápice ligeiramente pontiagudo (Figura 1, C). O ovipositor é triangular, e fracamente pigmentado. *Mystrops debilis* é considerado o principal polinizador de *A. aculeata* nas populações de Brasil (Carreño et al., dados sim publicar), mas com uma participação menor em populações naturais na Colômbia (Carreño et al., 2020). Apresento uma taxa média de visita de 2259 indivíduos numa inflorescência em fase pistilada entre as 19:00 e 20:00 HH, junto com outras espécies de insetos pouco abundantes. Durante a fase masculina, os insetos se alimentam de pólen que é liberado pelos estames das flores, no qual estimula a cópula e oviposição das fêmeas; encontrando larvas de primeiro e segundo instar no terceiro dia. Se desconhece por completo o final de seu ciclo de vida. Além disso, estão presentes em outras espécies de palmeiras do gênero *Attalea*, *Butia*, *Cocos* e *Syagrus* (dados neste trabalho).

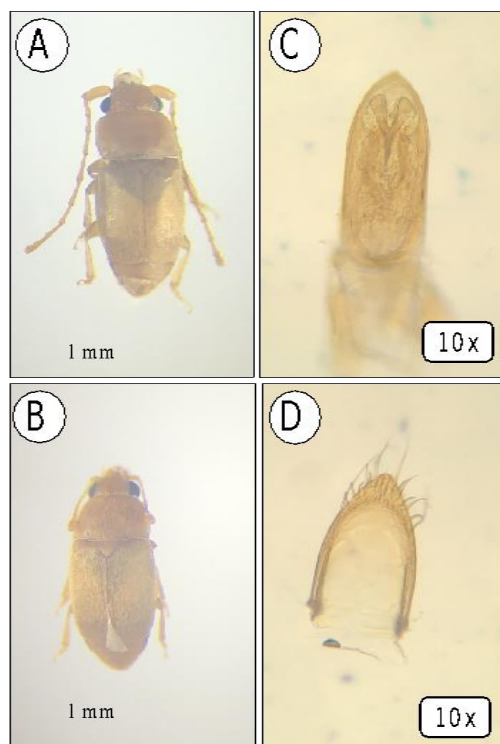


Figura 1. *Mystrops debilis*, Erichson 1843. A. macho em vista dorsal, B. fêmea em vista dorsal, C-D. Aedeago: C. pene, D. tégmen.

3.1.1.2. *Mystrops* sp.1

Descrição. Besouro um pouco menor que *M. debilis*, que apresenta um corpo de 1,3–1,8 mm de comprimento, oval alongado, moderadamente convexo dorsal e ventralmente, marrom escuro a preto pouco brilhante com cerdas visíveis amarelas ou douradas; bordas laterais e punções superficiais com pelos em pronoto, élitros, extremidades, escleritos abdominais e anais (Figura 2). Contrariamente a *M. debilis*, esta espécie apresenta antenas semelhantes tanto em machos como em fêmeas, um pouco menores nas fêmeas com um comprimento que atinge a margem anterior ou posterior do pronoto (Figura 2, A-B). Os élitros são mais largos no comprimento médio, amplamente arredondados no ápice formando um ângulo de sutura muito obtuso, expondo o pigídio. No pigídio, os ventritos abdominais apresentam punções com cerdas moles, ápice ligeiramente convexo nas fêmeas e triangular convexo nos machos. O aedeagus é moderadamente esclerotizado, tégmen paralelo, com margens laterais retilíneas, convergindo para o ápice agudo; o corpo do pênis é um pouco mais curto que o tégmen ligeiramente pontiagudo (Figura 2, C-D). Ovipositor triangular, fracamente pigmentado, com cerdas leves em direção ao ápice. Considerado um co-polinizador de menor importância na população

semi-naturalizada, apresentando uma taxa de visita de 80 -150 indivíduos com inflorescência de *A. aculeata* em fase feminina. Se desconhece por completo o desenvolvimento dos ciclos de vida.

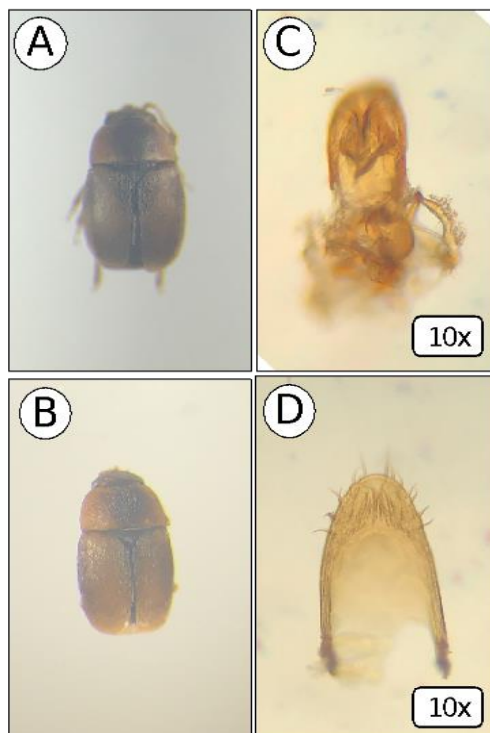


Figura 2. *Mystrops* sp.1 A. macho em vista dorsal., B. fêmea em vista dorsal, C-D. Aedeago: C. pene, D. tégmen.

3.1.2. Subfamilia Curculioninae Latreille 1802; Acalyptini Thomson 1859., *Andranthobius*, Kuschel 1952.

Descrição. São um pequeno grupo de sete espécies de gorgulhos, associados exclusivamente a inflorescências de palmeiras dos gêneros *Acrocomia*, *Syagrus*, *Sabal*, *Cocos*, *Oenocarpus* (Franz & Valente, 2005; Valente & Silva, 2014; Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles, 2008; Scariot et al., 1991). As espécies deste gênero são facilmente distinguidas de outras espécies de Acalyptinos pelo corpo deprimido dorso-ventralmente, sub-glabro, esparsa e finamente perfurado; prosterno com projeção direcionada posteriormente, geralmente menor no sexo feminino; protórax trapezoidal; o escapo da antena não atinge os olhos; e garras tarsais livres (Kuschel, 1952; Franz, 2005).

3.1.2.1. *Andranthobius* sp.1

Descrição. Espécies de gorgolho das inflorescências de *A. aculeata*, com o corpo sub glabro de 2,6–3,0 mm de comprimento (incluindo o rosto); amarelo escuro; com perfurações irregulares arredondadas; micro cerdas douradas; manchas castanhas claras na fronte, cabeça, pronoto e élitros (Figura 3). Apresenta um pronoto de forma trapezoidal com margens laterais retas formando um ângulo de 120° que alarga o pronoto (Figura 3, A). Os indivíduos machos se distinguem por seu prosterno com processo prosternal côncavo protuberante, estendendo-se além das cavidades pro-coxais (Figura 3, B); não é notório nas fêmeas (Figura 3, D). As extremidades são ligeiramente longas; meso e meta têm o mesmo comprimento. Os élitros são mais longos que largos; recobertos por micro cerdas douradas. Tergito VII (Pigídio) coberto pelos élitros. Aedeagus com o lobo médio claramente alongado e alargado para trás; ápice triangular côncavo agudo com uma linha central definida, margens laterais esclerotizadas, área central membranosa em forma de borboleta; Óstio esclerótica triangular na direção anterior (Figura 3, E). As fêmeas diferem dos machos pelo rosto; com um ápice pontiagudo, comprido e fino (Figura 3, C). Pronoto: menor. Prosterno. *Andranthobius* sp.1 é considerado o principal polinizador nas populações naturais da Colômbia (Carreño et al., 2021), e com uma participação menor nas populações do Brasil. A hora de visita de *Andranthobius* sp.1 coincide com *M. debilis*, com média de 800 indivíduos por visita. Ainda não se tem registro dos ciclos de vida para esta espécie e, possivelmente, as fases de ovo e pupas sejam desenvolvidas no interior das flores masculinas, finalizando no interior do solo assim como *A. bondar* em *S. coronata* (Bondar, 1934).

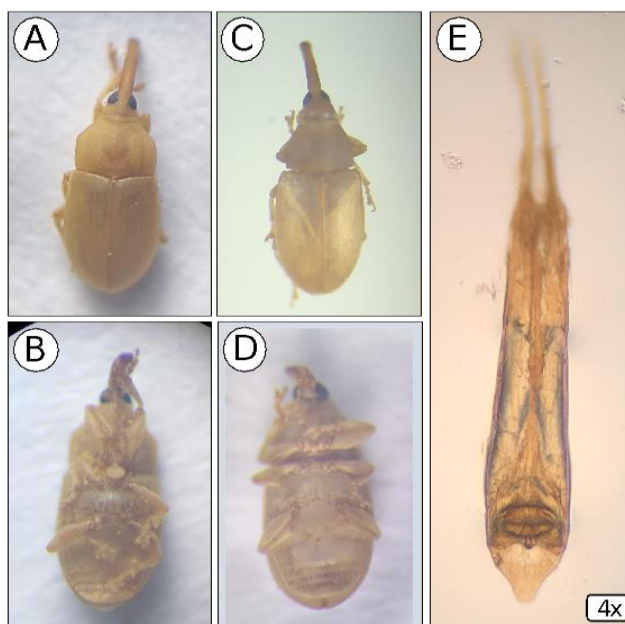


Figura 3. *Andranthobius* sp.1, A. macho em vista dorsal., B. vista ventral., C. fêmea em vista dorsal, D. vista ventral., E. Aedeago em vista dorsal.

3.1.3. Gênero *Phyllotrox*, Schöenherr 1836.

Descrição. As espécies do gênero *Phyllotrox* se caracterizam facilmente de outros gêneros de Derelomini, por serem de tamanho menor (< a 1.5 mm). Apresentam um corpo deprimido dorso-ventralmente, sub glabro, finamente pontuado; prosterno quase ausente; pro-coxas geralmente muito projetadas, menor em machos; protórax trapezoidal; o escapo da antena não chega perto das mandíbulas, e garras dos tarsos livres (Franz, 2005).

3.1.3.1. *Phyllotrox* sp.1

Descrição. Este pequeno gorgulho apresenta um corpo, sub glabro em machos e fêmeas 1,2-1,5 mm de comprimento, marrom avermelhado, com pequenas perfurações redondas irregulares, micro-setas douradas pouco visível em pronoto, e grandes perfurações irregulares em élitros (Figura 4, A-B). O pronoto é retangular, côncavo, largura e comprimento iguais; margem anterior curva lisa, margens laterais curvas, com um alargamento para a zona do meio. Posterno com processo prosternal; fino e liso quase ausente. Extremidades ligeiramente cumpridas, meso e meta apresentam o mesmo comprimento. Os élitros são mais longos que largos; com pontos elitrais grandes e irregulares, de cor marrom. Tergito VIII (Pigídio) côncavo, liso, completamente

descoberto em machos (Figura 4, A). O aedeago apresenta um lobo médio ausente, curto e largo nas costas; ápice trapezoidal, com margens laterais esclerotizadas (Figura 4, E). As fêmeas diferem do macho por apresentar o terquito VII coberto pelo élitro e por apresentar procoxas muito maiores (Figura 4, C-D). Considerado um co-polinizador pouco frequente, de menor importância na população semi-naturalizada, apresentando uma taxa de visitação de 20 a 60 indivíduos nas inflorescências de *A. aculeata* em fase feminina. Se desconhece por completo o desenvolvimento dos ciclos de vida.

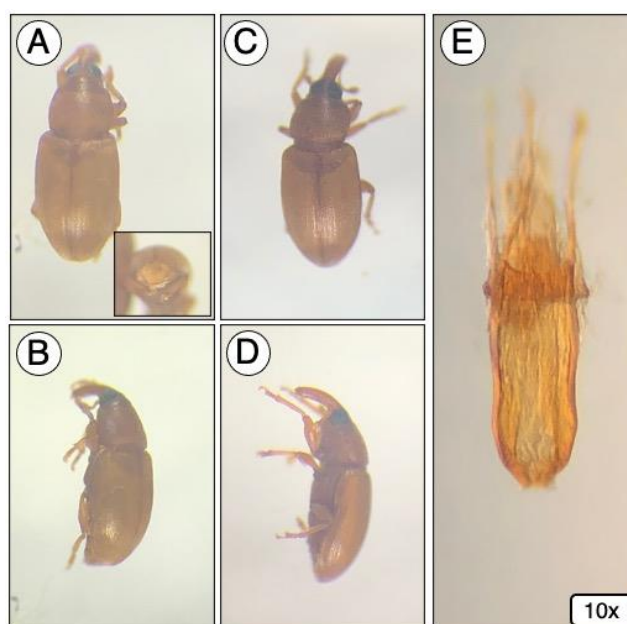


Figura 4. *Phyllotrox* sp.1, A macho em vista dorsal., B vista ventral, C. fêmea em vista dorsal, D. vista ventral, E. Aedeago em vista dorsal.

3.1.4. Família Biphyllidae LeConte 1861.

Descrição. Grupos de pequenos besouros com corpo oval, moderadamente a fortemente pubescentes, 2-4 mm de comprimento, com pêlos mais longos e eretos no dorso, mais curtos no decúbito ventral. Cabeça alongada, curta; inserido no protórax até a base dos olhos. Antenas de 11 segmentos, e club de 3 segmentos; sulcos antenais presentes entre os olhos e as bases mandibulares. Olhos grandes e globosos, quase facetados. Pronoto transversal; cavidades procoxais fechadas atrás; trocantinas ocultas. As cavidades mesocoxais abrem lateralmente; mesepímerom atingindo as cavidades coxais médias. Fórmula tarsal 5-5-5, élitros claramente pontilhados. (Goodrich & Springer, 1992; Bouchard et al., 2011).

3.1.4.1. *Diplocoelus* sp.1

Descrição. Pequenos besouros que apresentam um corpo 2,0-2,2 mm (fêmeas de 1.6-1.8 mm), oval alongado, marrom escuro, moderadamente brilhante com pêlos amarelos conspícuos. Com bordas laterais do pronoto e élitro contornadas por pêlos eretos, ausentes de protonotais; com pelos longos e sub-erectos nas costas, extremidades (Figura 5). Cabeça é curta; olhos amplamente convexos e facetados. Mandíbulas pequenas, visíveis ventralmente. Antenas curtas em indivíduos machos e fêmeas. Pronoto marrom escuro; mais largo na base e estreitando-se arqueado tanto na parte posterior quanto na frontal, margens irregulares, com ângulos agudos em machos e fêmeas (Figura 5, A-B). Élitros amarelos mais largos no comprimento médio; amplamente arredondados no ápice, cobrindo o pigídio. Pigídio convexo e plano na vista ventral em machos e fêmeas. Aedeagus esclerotizado, curto; tégmen mais longo do que largo; marrom escuro nos machos (Figura 5, C). Ovipositor, fracamente pigmentado, semi-retangular nas fêmeas (Figura 5, D). Considerado um co-polinizador pouco frequente, de menor importância na população semi-naturalizada, apresentando uma taxa de visitação de 20 -60 indivíduos nas inflorescências de *A. aculeata* em fase feminina. Se desconhece por completo o desenvolvimento dos ciclos de vida.

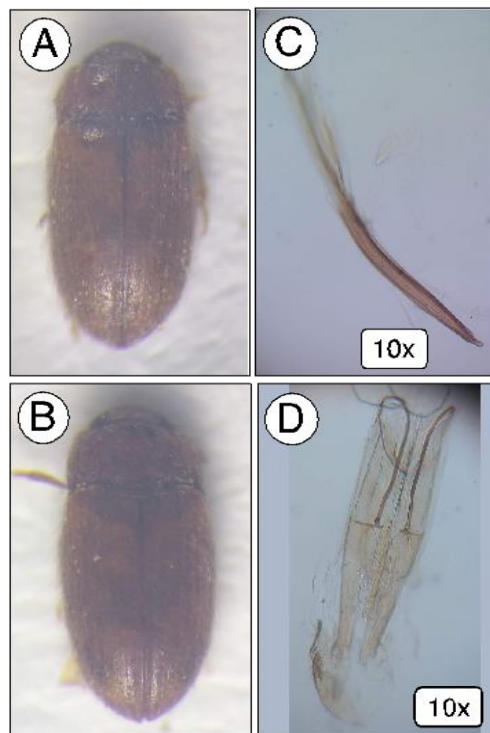


Figura 5. *Diplocoelus* sp.1, A. macho em vista dorsal., B. fêmeas vista dorsal, C. Aedeagus: tegmen, D. ovipositor.

3.1.5. Gênero *Cyclocephala*, Guérin-Meneville, 1844

Descrição. Possui crestas pronotais levemente desenvolvidas, restritas às porções laterais do protórax ou ausentes; superfície ventral do primeiro segmento abdominal sem linhas laterais como acima; fortes linhas femorais indo do processo intercoxal anterior para trás, formando um triângulo; superfície inferior com fortes furos espalhados entre muitos finos (Goodrich & Springer, 1992; Bouchard et al., 2011).

3.1.5.1. *Cyclocephala forsteri*, (Endrödi, 1963).

Descrição. Besouro geralmente de 2 cm de comprimento, com um clypeus alongado e fortemente contraído, pronoto fino e levemente pontudo, e élitros cobertos por perfurações, também tem uma cor marrom forte e duas listras pretas no pronoto, geralmente. Da mesma forma, apresenta uma variação pigmentar entre os indivíduos, alterando as máculas presentes no pronoto e élitros. É amplamente distribuído no Brasil, para Bolívia, Paraguai e Colômbia (Ratcliffe & Cave, 2003). Tem sido relatado como um importante consumidor de cana-de-açúcar e soja (Santos & Ávila, 2007), também foi indicado com forte associação com *Saccharum officinarum* (Coutinho et al., 2011; Luçardo & Cruz, 2012), Soja (Rodrigues et al., 2011; Rodríguez & Pereira, 2014) e com inflorescências de *A. aculeata* (Núñez, 2014). Considerado um co-polinizador pouco frequente, de menor importância na população semi-naturalizada, apresentando uma taxa de visita de 100 até 500 indivíduos nas inflorescências de *A. aculeata* em fase feminina. Apesar de ter a capacidade de transportar pólen em seus grandes corpos, a participação desta espécie é maiormente antagonista, observando florivoria das flores femininas e masculinas por parte das fêmeas no momento da cópula, e destruição mecânica das mesmas.

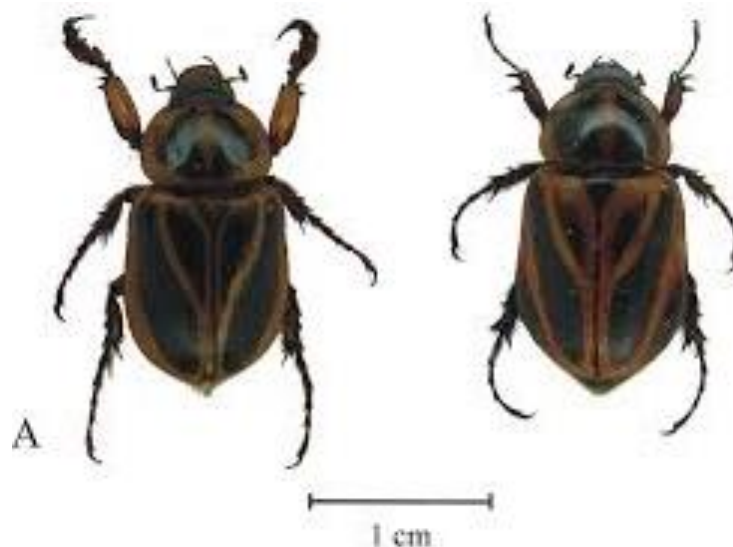


Figura 6. Adultos de *Cyclocephala forsteri*: A. macho, B fêmea. Fotografia de Charles Martins de Oliveira.

4. CONCLUSÕES

Definimos um total seis morfo-espécies de besouros sendo *Mystrops debilis* Erichson, 1843 (*Mystrops*, Nitidulidae), e *Andranthobius* sp.1 (*Andranthobius*, Curculioninae), os principais polinizadores. No caso de *Andranthobius* sp.1, consideramos que é uma nova espécie para a ciência. Caracteres como ornamentação do rosto, forma do mesotorax, o processo posternal, e a estrutura das genitálias, diferem completamente das outras oito espécies de *Andranthobius* descritas até o momento, segue Valente & da silva 2014, mesmo para *Phyllotrox* sp.1. No caso *Diplocoelus* sp.1 (Biphylidae), seria o primeiro registro em palmeiras. Sugerimos que as morfo-especeis sugeridas como novas espécies, é de tal importância, corroborar como os espécimes tipos encontrados nos museus do Brasil, e da Europa.

5. REFERÊNCIAS

- Arústegui, M., Pinedo, H., & Julca Otiniano, A. (2015). Insectos Polinizadores de *Elais guineensis* Jacquin. en el Distrito de Campoverde, Ucayali. *Revista de La Facultad de Ingenieria de La USIL*, 2(2), 111–126. <http://revistas.usil.edu.pe/index.php/syh/article/view/130>
- Azevedo-Filho, J. A., Colombo, C. A., & Berton, L. H. C. (2012). Macaúba: Palmeira nativa como opção Bioenergética. *Pesquisa & Tecnologia*, 9(2). www.aptaregional.sp.gov.br%0Amacaúba
- Barfod, A. S., Hagen, M., Borchsenius, F. (2011). Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*, 108(8), 1503–1516. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr192>
- Bezerra, L. A., Campbell, A. J., Brito, T. F., Menezes, C., & Maués, M. M. (2020). Pollen Loads of Flower Visitors to Açaí Palm (*Euterpe oleracea*) and Implications for Management of Pollination Services. *Neotropical Entomology*, <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00790-x>
- Brieva-Oviedo, E., Maia Dalila, A. C., Núñez-Avellaneda, L. A. (2020). Pollination of *Bactris guineensis* (Arecaceae), a potential economically exploitable fruit palm from the Colombian Caribbean. *Flora*, 269(May), 151628. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151628>
- Brieva Oviedo, E., Núñez, L. A., Galeano, G. (2016). Perfecta sincronización en la polinización de *Bactris guineensis* (Arecaceae), una palma dicogamica, protógina y productora de frutos de importancia económica en el Caribe colombiano. *Isaid*, 1–42. http://pdf.usaid.gov/pdf_docs/PA00M2TW.pdf.
- Cardona-Duque, J., Franz, N. M. (2012). Description and phylogeny of a new Neotropical genus of Acalyptini (Coleoptera: Curculionidae: Curculioninae) associated with the staminodes of Cyclanthaceae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166(3), 559–623. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00851.x>
- Carreño-Barrera, J., Maia, A. C. D., Colombo, C. A., Núñez-Avellaneda, L. A. (2021). Co-pollination, constancy, and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia. *Botany Letters*, 168(3), 395–407. <https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1893215>
- Carreño-Barrera, J., Núñez-Avellaneda, L. A., Sanín, M. J., Maia, A. C. D. (2020). Orchestrated flowering and interspecific facilitation: Key factors in the maintenance of the main pollinator of coexisting threatened species of andean wax palms (*Ceroxylon* spp.). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 105(3), 281–299. <https://doi.org/10.3417/2020590>
- Colombo, C. A., Chorfi Berton, L. H., Diaz, B. G., Ferrari, R. A. (2018). Macaúba: a promising tropical palm for the production of vegetable oil. *OCL*, 25(1), D108. <https://doi.org/10.1051/ocl/2017038>

- Copete, J. C., Flórez, D. M., Núñez-Avellaneda, L. A. (2018). Pollination Ecology of the *Manicaria saccifera* (ARECACEAE): A Rare Case of Pollinator Exclusion. *Pollination in Plants*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.76073>
- De Medeiros, B. A. S., Núñez-Avellaneda, L. A., Hernandez, A. M., Farrell, B. D. (2019). Flower visitors of the licuri palm (*Syagrus coronata*): Brood pollinators coexist with a diverse community of antagonists and mutualists. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126(4), 666–687. <https://doi.org/10.1093/biolinnea/blz008>
- De Melo Valente, R., Da Silva, P. A. L. (2014). The first Amazonian species of *Andranthobius* Kuschel (Coleoptera: Curculionidae), with records of new host palms for the genus. *Zootaxa*, 3786(4), 458–468. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3786.4.4>
- Fava, W. S., da Silva Covre, W., Sigrist, M. R. (2011). *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(6), 575–584. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.02.001>
- Franz, N. (2007). Reproductive trade-offs in a specialized plant/pollinator system involving *Asplundia uncinata* Harling (Cyclanthaceae) and a derelomine flower weevil (Coleoptera: Curculionidae). *Plant Systematics and Evolution*, 269(3–4), 183–201. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0595-1>
- Franz, N., Valente, R. (2005). Evolutionary trends in derelomine flower weevils (Coleoptera:Curculionidae): From associations to homology. *Invertebrate Systematics*, 19(6), 499–530. <https://doi.org/10.1071/IS05026>
- Franz, N. (2006). Towards a phylogenetic system of derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Systematic Entomology*, 31(2), 220–287. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2005.00308.x>
- Guerrero-Olaya, N. Y., Núñez-Avellaneda, L. A. (2017). Ecología de la polinización de *syagrus smithii* (Arecaceae), una palma cantarofila de la Amazonia Colombiana. *Revista Peruana de Biología*, 24(1), 43–54. <https://doi.org/10.15381/rpb.v24i1.13102>
- Henderson, A. (1985). Pollination of *Socratea exorrhiza* and *Iriartea ventricosa*. *Principes*, 29(2), 64–71.
- Kirejtshuk, A. G., Couturier, G. (2010). Sap beetles of the tribe mystropini (coleoptera: Nitidulidae) associated with south american palm inflorescences. *Annales de La Societe Entomologique de France*, 46(3–4), 367–421. <https://doi.org/10.1080/00379271.2010.10697676>
- Listabarth, C. (1992). A survey of polinitation strategies in the bactridinaide (Palmae). In *Bulletin de l'Institut Français d'études Andines*, 21(2) 669–714.
- Listabarth, C. (1996). Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the Palm

- Breeding Beetles on Pollination at the Community Level. *Biotropica*, 28(1), 69. <https://doi.org/10.2307/2388772>
- Meléndez, M., Ponce, W. (2016). Pollination in the oil palms *Elais guineensis*, *E.olifera* and their hybrids(OxG), in tropical America. *Agropecuaria Tropical*, 46(1), 102–110. <https://doi.org/10.1590/1983-40632016v4638196>
- Moriwaki, H., Takyu, M., Kameyama, Y. (2020). Temporal variations in the linkages between plants and flower visitors and the pollination success of *Primula modesta* along the snowmelt gradient. *Nordic Journal of Botany*, 38(5), njb.02632. <https://doi.org/10.1111/njb.02632>
- Núñez-Avellaneda, L. A., Carreño, J. (2016). Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del Moriche (*Mauritia flexuosa*: Arecaceae) en Colombia. In *Serie Recursos Hidrobiológicos Y Pesqueros Continentales De Colombia XIV. Morichales, Canaguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina* (Issue November 2017, pp. 133–157).
- Núñez, L. A., Bernal, R., Knudsen, J. T. (2005). Diurnal palm pollination by mystropine beetles: Is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution*, 254(3–4), 149–171. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0340-6>
- Núñez, L. A. (2014). *Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica*. Universidad Nacional de Colombia.
- Núñez, L. a., Carreño, J. (2016). Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del Moriche (*Mauritia flexuosa*: Arecaceae) en Colombia. In C. Lasso, G. Colonnello, M. Moraes (Eds.), *Serie Recursos Hidrobiológicos Y Pesqueros Continentales De Colombia XIV. Morichales, Canaguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina* (Instituto, pp. 131–155).
- Scariot, A., Lleras, E. (1991). Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*, 23(1), 12. <https://doi.org/10.2307/2388683>

CAPÍTULO 3.

Variação temporal dos polinizadores de *Acrocomia aculeata*, e seus efeitos na produtividade numa população semi-natural.

Variação temporal dos polinizadores de *Acrocomia aculeata* e seus efeitos na produtividade numa população semi-natural.

Javier Carreño-Barrera¹, Artur Campos D Maia², Luís Alberto Nuñez-Avellaneda³, Carlos Augusto Colombo⁴.

¹⁻⁴ Centro de Recursos Genéticos e Vegetais, Instituto Agronômico de Campinas (IAC) – Curso de Pós-Graduação em Agricultura Tropical e Subtropical, Campinas, Brasil.

²Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brasil.

³Programa de Biología, Universidad de La Salle, Bogotá, Colombia.

RESUMO

Os mecanismos de polinização de *Acrocomia aculeata* são considerados altamente eficientes, que são reflexos nas altas taxas de produção de frutos. Assegurar taxas superiores de produtividade nas populações, vai depender do comportamento e a variação das abundâncias dos polinizadores durante as fases reprodutivas, tanto em cada estação reprodutiva. Portanto, realizamos o seguimento do comportamento, e avaliamos a variação das abundâncias nas inflorescências e dentro de uma população em três estações reprodutivas (2017-2018; 2018-2019; 2019-2020). *M. debilis*, e *Andranthobius* sp.1, foram as espécies mais abundantes com relação aos co-polinizadores e demais visitantes florais. As abundâncias dos polinizadores, variaram de acordo com a atividade biológica em cada fase flora: na fase feminina, foram registrados um maior número de visitantes entre as 19:30-20:30 HH, o qual esteve relacionada com uma a maior intensidade do aroma floral; na fase masculina, foram registrados um maior número de insetos no terceiro e quarto dia, que esteve relacionado como a quantidade de pólen ofertado. As abundâncias nas estações reprodutivas foram diferenciáveis, mesmo no rol da polinização, sendo *Andranthobius* sp.1 o principal polinizador no mês de outubro e janeiro; e *M. debilis* nos meses de novembro e dezembro. Podemos afirmar que o sistema de polinização de *A. aculeata* é um sistema altamente eficiente, que se mantém pela mudança de hábito de seus polinizadores, e da complementaridade dos co-polinizadores, permitindo uma produção constante de frutos dentro das populações.

Palavras chaves: Polinizadores, gorgulhos, pequenos besouros das flores, eficiência, variação temporal.

1. INTRODUÇÃO

Muitas das espécies de palmeiras (Arecaceae) neotropicais, são polinizadas por pequenos besouros “sap-bettles” (Mistropini: Nitidulidae), dos gêneros *Anthepurops*, *Anthocorcina*, sendo *Mystrops* o grupo de maior importância, representadas por 33 espécies descritas distribuídas em Sul América (Kirejtshuk & Couturier, 2010). Além disso, espécies de gorgulhos das flores (Acalyptini:Curculionidade) dos gêneros *Anchylorhynchus*, *Andranthobius*, *Celetes*, *Phyllotrox*, e *Phytotribus* também cumprem um rol importante na polinização (Barfod et al., 2011; Franz, 2006; Kirejtshuk & Couturier, 2010; Núñez, 2014). Os mecanismos de polinização em palmeiras, derivam da estreita associação e dependência mútua destes grupos de insetos (Acalyptinos e *Mystrops*) que se alimentam do pólen, se reproduzem, e desenvolvem parte ou por completo seus ciclos de vida nas inflorescências (Voeks, 2002; Fava et al., 2011; Núñez et al., 2005). Assim, esta dependência entre polinizadores e palmeiras, fornece um sistema de polinização especializado, que assegura uma alta eficiência, e constante produção de frutos nas populações (Núñez-Avellaneda & Carreño-Barrera, 2017; Núñez et al., 2005).

O papel da polinização podem ser cumpridos por uma única espécie de besouro, seja um *Mystrops* ou um Acalyptino, ou co-participando em parceria entre os dois grupos de insetos (Núñez, 2014; Franz, 2006; Franz & Valente, 2005; Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles, 2008). Por exemplo, *Manicaria saccifera* é polinizada exclusivamente por *Mystrops cercus*, mesmo *Astrocaryum vulgare* por *M. pectoralis*, *Ceroxylon* spp. por *M. pulchra* e *M. rotundula*; entre outras espécies de palmeiras como *Attalea*, *Iriarteia* e *Wettinia* (Copete et al., 2018; Corrêa et al., 2016; Kirejtshuk & Couturier, 2010; Lara et al., 2017; Núñez, 2014). Por outro lado, *Chamaerops humilis* é polinizada exclusivamente por *Derelomus chamaeropsis*, várias espécies de *Oenocarpus* spp. por diferentes *Anchylorhynchus* spp., assim como várias espécies *Bactris* spp. por *Phyllotrox* spp. (Brieva et al., 2016; Fava et al., 2011; Henderson et al., 2000; Kirejtshuk & Couturier, 2010; Listabarth, 1996; Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles, 2008; Núñez et al., 2015), Também espécies de importância econômica, como *Elaeis guineenses* ou “Dendezeiro” é polinizada em parceria por *Elaeidobius kameronicus*, e *M. costaricensis*,

Mauritia flexuosa por *M. dalmasi*, *Grasidius* spp., *Phytotribus* sp. e *Phyllotrox* sp.; assim como *Amandra natalia* e *Phytelephas* spp. por diferentes espécies de Acalyptinos e *Mystrops* (Ervik et al., 1999; Meléndez & Ponce, 2016; Moura et al., 2008).

Recentemente, têm sido demonstrados que a polinização pode ser realizada por outras espécies de insetos acessórias, mutuamente dependentes (Carreño et al., 2021; Núñez, dados sem publicar). *Acrocomia aculeata* sendo uma espécie com um ciclo reprodutivo estacional, apresenta um mecanismo de polinização similar com relação a outras espécies de palmeiras, sendo *Andranthobius* sp.1 (Acalyptyni: Curculioninae) e *Mystrops* sp.1 (Mystropini: Nitidulidae) seus principais polinizadores, e em co-participação com outras espécies acessórias como *Andranthobius* sp.2, *Grasidius* sp.1, *Phyllotrox* sp.1, *Andranthobius* sp.3, *Mystrops* sp.2, e *Cyclocephala forsteri*, sendo a co-polinização a estratégia mais eficiente (54.2 - 65.4%), que permitiu manter altas taxas de produção de frutos, durante três ciclos reprodutivos em populações naturais (Carreño et al., 2021; Nunes et al., dados sim publicar).

Por apresentar ciclo reprodutivo estacional, o índice de eficiência da *Acrocomia aculeata* é superior ao de outras espécies de palmeiras de importância comercial, como *Oenocarpus balickii* F. Kahn (43%), *O. minor* Mart. (25%), e *O. bataua* Mart. (24.2%) (Núñez et al., 2015), *Mauritia flexuosa* L. f. (46.2%) (Núñez-Avellaneda & Carreño-Barrera 2013), e *Eleais guineenses* (35-40%) (Haran et al., 2020; Li et al., 2019; M. Meléndez & Ponce, 2016). Em palmeiras, as abundâncias dos polinizadores são uma variável muito importante no momento de poder assegurar, um maior número de grãos, mesmo ter altas taxas de produção de frutos, mas a variação destas, podem alterar a produtividade (Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles, 2008; Núñez, 2014). Em vários cultivos do Dendezeiro presentes no Brasil, Equador e indonésia, observaram que a presença como a variação das abundâncias dos polinizadores especialmente *Elaeidobius kamerunicus*, afeta significativamente a produtividade nos cultivos (Meléndez & Ponce, 2016; Prasetyo et al., 2019). Porém se desconhece por completo como a variação das abundâncias dos polinizadores, poderiam estar afetando a eficiência reprodutiva de *A. aculeata* em cada ciclo reprodutivo.

Diante desses fatos, surgem os seguintes questionamentos: Como afeta a sazonalidade a presença dos polinizadores? Como afeta a variação das abundâncias dos polinizadores na produtividade? No presente estudo fornecemos informação relacionada como a variação das abundâncias dos polinizadores e co-polinizadores nas diferentes fases florais nas inflorescências, e a variação das abundâncias dos principais polinizadores na população, e sua incidência na eficiência e produção de frutos numa população em condições semi-naturais durante ao longo do tempo.

2. MATERIAL E MÉTODOS.

2.1. Variação temporal dos polinizadores

A variação temporal dos polinizadores de *A. aculeata* Jacq. Lodd ex Mart, foi conduzido numa população semi-natural durante três estações reprodutivas, a partir de outubro de 2017 até fevereiro de 2020. A população está constituída por mais de 1200 indivíduos dispersos aleatoriamente numa área de 692 hectares, no Centro de Experimental Fazenda Santa Elisa, do Instituto Agrônômico (IAC) de Campinas (22°51'36,6" S, 47°05'24,3 O) na cidade de Campinas-SP. Seguindo a classificação climática de Köppen, Campinas apresenta dois tipos de climas: calor subtropical com inverno seco (Cwa) e calor subtropical sem estação seca (Cfa) (Rolim et al., 2007), com uma precipitação média anual de 1381 mm, com uma deficiência hídrica de 16.7 mm nos meses de junho e setembro, e um excedente hídrico de 361,1 mm entre novembro e março. Apresenta uma temperatura média de 23°C em janeiro e fevereiro, e uma temperatura média de 17.3 em junho e julho, sendo os meses mais frios (Ferreira et al., 2007).

2.1.1. Variação temporal dos polinizadores e co-polinizadores nas inflorescências.

Avaliamos variação temporal dos polinizadores (*M. debilis*, *Andranthobius* sp.1) e co-polinizadores (*Phyllotrox* sp.1, *Diplocoelus* sp.1, *Cyclocephala forsteri*), registrando o comportamento (hora de chegada, áreas de alimentação, procura de casal, acasalamento e áreas de oviposição e a variação das abundâncias em 60 inflorescências, de 30 palmeiras (2 por palmeira). As observações e tempos de coleta dos polinizadores e co-polinizadores foram realizadas seguindo a biologia e fenologia das estruturas reprodutivas da palmeira:

dia 1, fase feminina; dia 2-5, fase masculina; dia 6, senescências das flores masculinas, (Carreño et al., 2021). Na fase feminina, as colheitas foram realizadas entre as 16:00-17:00HH, momento em que abre a inflorescência; 19:30-20:30 HH, momento de maior atividade dos polinizadores, e entre 8:30-10:30 HH no dia seguinte. Na fase masculina, coletamos os polinizadores com uma frequência de 12 horas, aproximadamente, preferencialmente nas horas do crepúsculo e no início da noite. No laboratório, os polinizadores foram separados, identificados, contados e registrados em tabelas de bases de dados, o número de insetos por espécie de polinizador em cada fase floral (fase masculina e fase feminina). Para avaliar a variação das abundâncias, aplicamos um teste de ANOVA utilizando o programa GraphPad Prims 9, para saber se houve diferenças significativas entre os polinizadores e co-polinizadores durante as fases florais (fase feminina e Fase masculina).

2.1.2. Variação temporal dos polinizadores na população.

Avaliamos a variação temporal dos polinizadores a nível da população, a partir da variação das abundâncias de *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1, em três estações reprodutivas 2017-2018 (n=42), 2018-2019 (n=47), e 2019-2020 (n=45). Coletamos os polinizadores no início da floração (setembro-outubro), durante o pico da floração (novembro-dezembro), e finais da floração (janeiro-fevereiro), e registramos o número de inflorescências produzidas na população. Para avaliar a variação das abundâncias dos polinizadores, utilizamos o test. de ANOVA, para saber se houve diferenças significativas entre os polinizadores entre os ciclos reprodutivos.

2.2.Produção de frutos (Eficiência).

Seguindo a Wiens et al. (1987), a eficiência reprodutiva é definida como a relação entre o número de óvulos fertilizados que sobreviveram durante o desenvolvimento da semente ou fruto para entrar no ambiente. Nós avaliamos a eficiência como a porcentagem de flores femininas (pistiladas) produzidas na inflorescência, e os frutos formados. Da população de estudo, selecionamos e marcamos aleatoriamente 30 indivíduos, pegando cachos com frutos maduros, com idades entre 11 e 12 meses. As ráquias foram separadas do ráquis dos cachos, e contamos o número de frutos maduros formados, e o número de flores femininas abortadas de acordo com as cicatrizes

encontradas. Calculamos a eficiência como a relação entre o número de frutos formados e o número total de flores femininas produzidas pela inflorescência. A média da eficiência foi calculada por cada uma das estações reprodutivas, segundo fórmula proposta por Dafni (1992): i) baixa eficiência, valores que variam entre 0-30%; ii) eficiência média, valores que variam entre 30-55%, iii) alta eficiência, valores acima de 55%. Os testes U de Mann-Whitney foram realizados para avaliar as diferenças na produção de frutos, flores e abortos nas três estações reprodutivas usando GraphPad Prism versão 9.0.

3. RESULTADOS

3.1. Variação temporal dos polinizadores nas inflorescências.

As inflorescências de *A. aculeata* nas fases reprodutivas (Figura 7A), foram visitadas por 607195 (n=60) insetos, registrando uma média de visita de 10120 entre polinizadores e co-polinizadores. *Myiostrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 foram as espécies de insetos mais abundantes, conformando o 84,55% do total dos insetos coletados.

Na fase feminina foram registrados 335062 insetos, apresentando uma taxa média de 5584 insetos (n=60). Na abertura das inflorescências (16:00-17:00HH) as primeiras espécies de insetos em responder aos estímulos químicos (compostos orgânicos voláteis COV) foram *M. debilis*, *Andranthobius* sp.1 e *C. forsteri* com um rango de visita entre 10 a 100 indivíduos (Figura 7-B). Espécies como *Phyllotrox* sp.1, *Diplocoelus* sp.1 e *Myiostrops* sp.1, sua resposta foi pouco intensa (Figura 7-C). Entre as 19:30-2030 HH, as inflorescências são cobertas por uma grande quantidade de insetos similar a uma nuvem, dominado principalmente por *M. debilis* e *Andranthobius* sp.1, registrando taxas médias de visita de 2259 e 1746 insetos, apresentando diferenças significativas entre estas duas espécies (R: 0,09177, p: 0,1382; ANOSIM). Os co-polinizadores apresentaram um aumento significativo das abundâncias, *C. forsteri* registrou uma taxa média de visita de 580, e *Phyllotrox* sp.1 uma taxa média de 165 insetos (Figura 7-B.). Em algumas ocasiões, *M. debilis* e *Andranthobius* sp.1 podem chegar a registrar mais de 5000 insetos, e *C. forsteri* mais de 3500 insetos, ao ponto de cobrir por completo a inflorescência (Figuras 7-B e C). Ao amanhecer do dia seguinte (08:30-10:30HH) as abundâncias dos polinizadores e co-polinizadores diminuíram drasticamente, registrando abundâncias menos de 40 indivíduos, por cada espécie de inseto.

Depois de 24 horas da abertura da inflorescência (dia 2), as pétalas das flores masculinas abrem, expõem os estambres e o pólen é liberado no período da tarde, anunciando o início da fase masculina (Figura 7A). O rango de visita dos polinizadores e co-polinizadores foi entre 20 a 700 indivíduos, mas *Mystrops* sp.1 foi a única espécie ausente. No dia 3 e 4 registrou-se um maior número de insetos nos polinizadores e co-polinizadores. No caso dos polinizadores as abundâncias variaram nas duas espécies de insetos, *Andranthobius* sp.1 apresentou uma taxa média de visita (média: 977) superior que *M. debilis* no dia 3; e *M. debilis* (média: 1232,6) foi superior que *Andranthobius* sp.1 no dia 4 (Figura 7 D, E). Dos co-polinizadores, *Phyllotrox* sp.1 foi a espécie que registrou um aumento significativo das abundâncias, com relação com as outras espécies. O comportamento de *C. forsteri* é efêmera, em alguns casos consegue estar na inflorescência até o terceiro dia. No 5^{tho} e 6^{tho} dia, todas as flores masculinas caem da inflorescência, e a presença dos polinizadores e co-polinizadores é menor (Figura 7E). (Figura 7E).

3.2. Variação temporal dos polinizadores na população semi-natural de *Acrocomia aculeata*

Nas três estações reprodutivas foram registradas 388004 de insetos polinizadores (N=119), dos quais 40% corresponderam aos anos 2017-2018 (N=40), o 34% aos anos 2018-2019 (N=42) e 26% aos anos 2019-2020 (N=37). *Mystrops debilis* (Kruskal-Wallis test: 9,919; p :0.0070) e *Andranthobius* sp.1 (Kruskal-Wallis test: 11.10; p :0.0039) nas três estações reprodutivas, apresentaram diferenças significativas em suas abundâncias, e num comportamento particular na participação da polinização (Figura 8). Iniciando a estação reprodutiva da população (outubro), a taxa média de visita (abundâncias) para *Andranthobius* sp.1 foi superior que em *M. debilis*. No pico de floração (novembro-dezembro) quando a população produziu uma maior quantidade de inflorescências, a taxa média de visita variou, sendo maior para *M. debilis* que em *Andranthobius* sp.1. No final da estação reprodutiva (dezembro -janeiro), a taxa média de *Andranthobius* sp.1 sobe novamente, e decai drasticamente em *M. debilis*. Nas três estações reprodutivas, houve um decenso num 24% das abundâncias dos polinizadores *Mystrops debilis* [Dunn`s: 26,29,  $p$ : 0,0049], e *Andranthobius* sp.1 [Dunn`s: 26,29, p : 0,0028], entre a estação reprodutiva do ano 2017-2018 e 2019 -2020.

3.3. Produção de frutos (Eficiência).

Os indivíduos de *A. aculeata* na população semi-naturalizada, registrou uma produção de cachos entre 3 a 12 infrutescências por estação reprodutiva, com uma taxa média de 601 frutos por cacho (N=30). A eficiência foi alta na estação reprodutiva, variando num 58,16% entre 2016-2017, um 47,4% entre 2017-2018, um 40,4% entre 2018-2019 (Figura 9).

4. DISCUSSÃO

Os resultados indicaram que *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 (Figura 1,3), apresentaram mudanças no rol da polinização durante as três estações reprodutivas (Figura 8), permitindo manter uma eficiência entre alta (58%) a média (40,2 %) numa população semi-natural de *A. aculeata* (Figura 9). A eficiência foi evidenciada na taxa média de produção de frutos nas três estações reprodutivas, reportado pela primeira vez este tipo de comportamento numa espécie de palmeiras (Figura 9). Os valores de eficiência foram similares aos registrados em populações do cerrado Brasileiro (65%), e em populações naturais (58,5 %) na Colômbia, evidenciando uma vez mais a exclusividade e dependência que apresentam *A. aculeata* com seus polinizadores (Brito, 2018; Carreño-Barrera, Maia, et al., 2021; Scariot & Lleras, 1991).

Seguindo Scariot & Lleras, 1991, e Carreño-Barrera, Maia, et al., 2021, consideram que *A. aculeata* é uma espécie que apresenta um mecanismo de reprodução de tipo estacional, onde adapta-se estratégias biológicas e químicas altamente especializadas em suas estruturas reprodutivas, para atrair e capturar o pólen transportados por seus insetos polinizadores, e assegurar a formação dos frutos. Devido à natureza efêmera das flores femininas (dicogamia: protoginia) das inflorescências, as pétalas emitem compostos orgânicos voláteis (COV) “Aromas florais” como 4-metilanizol e pirazinas, que guiam aos insetos e localizam as palmeiras de maneira correta (Maia et al., 2020; Maia et al., 2021). Seguindo as observações feitas em campo, *M. debilis*, *Andranthobius* sp.1, *Cyclocephala forsteri*, *Phyllotrox* sp.1, *Diplocoelus* sp.1, *Mystrops* sp.1 responderam corretamente aos COV, o qual evidencia-se no comportamento, a constância, a frequência e a variação das abundâncias das espécies, em cada umas das fases florais (Figura 7).

Também, encontramos uma relação direta entre a intensidade dos compostos voláteis e aumento da abundância dos polinizadores e co-polinizadores em fase feminina entre as 19:30 -20:30 HH (Figura 7, B-C).

Os CVO`s nas espécies de palmeiras, funcionam como um mecanismo de localização de plantas hospedeiras e produção de aromas específicos (Burkle et al., 2020). Além disso, vários trabalhos reconhecem que os CVO`s apresentam uma relação direta entre a especificidade do aroma e a exclusividade de sua espécie de polinizador (Borchsenius, 1997; Knudsen et al., 2001; Ervik et al., 1999; Núñez et al., 2005). Por exemplo, as espécies de *Mystrops* spp. polinizadores de *Attalea butyracea* (p-methyl-anisol), *A. maripa* (isopropenyl-methyl-cyclohexenol), *A. insignis* (ethenyl-dimethyl-methylene-cyclohexane, respondem de maneira exclusiva aos CVO`s de cada palmeira (Núñez, 2014).

Os pequenos besouros das flores *M. debilis* e *Andranthobius* sp.1, *Mystrops* sp.1, *Phyllotrox* sp.1 fazem parte de um grande grupo de pequenos besouros (*Mystrops*-Nitidulidae) e gorgulhos das flores (Acalyptini-Curculioninae), que participam de maneira exclusiva, em conjunto com a polinização das palmeiras Neotropicais (Barfod et al., 2011a; Kirejtshuk & Couturier, 2010; Núñez, 2014). Espécies como *Mystrops cercus*, *M. pulchra* e *M. rotundula*, são polinizadores exclusivos de *Manicaria saccifera*, e das Palmeiras de cera Andinas -*Ceroxylon* (Carreño-Barrera et al., 2020; Copete et al., 2018). Géneros como *Astrocaryum*, *Attalea*, *Iriarte*, *Socratea*, *Wettinia*, são polinizadas exclusivamente por espécies de *Mystrops* spp. (Correa et al., 2016; Henderson, 1985; Lara, 2011; Núñez et al., 2005; Núñez, 2014;) (Figura 4, Capítulo 3). Em palmeiras dos géneros *Aiphanes*, *Bactris*, *Elaeis*, e *Syagrus* são polinizadas exclusivamente por pequenos gorgulhos Acalyptinos dos géneros *Phyllotrox* sp., *Anchylorhynchus*, *Eaelobius* (Meléndez & Ponce, 2016; Núñez et al., 2015; Núñez, 2014; Oleques et al., 2020; De Medeiros et al., 2019). Mas várias espécies de *Mystrops* e Acalyptinos, participam em parceria na polinização de *Acrocomia aculeata*, *Mauritia flexuosa*, *Mauritella*, *Oenocarpus* e *Euterpe* (Kirejtshuk & Couturier, 2010; Núñez-Avellaneda & Carreño, 2016; Núñez, 2014).

Neste sentido podemos afirmar que os polinizadores na maioria das espécies de palmeiras neotropicais não mudam tanto espacial e temporalmente seguindo os trabalhos de Núñez 2014, Núñez & Carreño 2016, mas no caso de *A. aculeata* existem indícios que este padrão muda nas populações a nível local e regional (De Medeiros et al., 2019). De acordo aos resultados deste estudo, o comportamento dos polinizadores se caracterizou por apresentar um aumento das abundâncias *Andranthobius* sp.1 nov. tanto no início como ao final das estações reprodutivas, e com abundâncias superiores em *M. debilis* durante o pico de floração (novembro-dezembro) (Figura 8). Aqueles comportamentos dos polinizadores, poderia ter três possíveis explicações: (1) sendo *A. aculeata* uma palmeira de tipo estacional, os insetos polinizadores adaptam seus ciclos de vida, ou parte deles, aos períodos reprodutivos, o que explicaria sua exclusividade à palmeira; (2) no início e final da estação reprodutiva a oferta de recurso floral é mínima, o que aumentaria a probabilidade de uma alta concentração de insetos polinizadores nas inflorescências. No momento de maior oferta de recurso no pico de floração, a concentração dos polinizadores diminui; e (3) durante a estação reprodutiva, os ciclos de vida dos insetos polinizadores se aceleram e apresentam diferentes tempos de desenvolvimento, o que explica a variação das abundâncias, mesmo a variação em seu rol funcional, hipóteses que no futuro deveriam ser avaliadas.

A variação do rol dos polinizadores poderia estar mudando numa escala regional. De acordo com Carreño et al., 2020, e Carreño et al., dados sem publicar; as populações de *A. aculeata* na Colômbia, são polinizadas principalmente por *Andranthobius* sp.1 e *Myiastrops debilis*, em parceria com outras espécies de insetos. Nas populações naturais e seminaturais de *A. aculeata* presentes no cerrado brasileiro, o rol da polinização é feito por *Myiastrops debilis* principalmente, seguido por *Andranthobius* sp.1 (Brito, 2018; Scariot & Lleras, 1991; neste trabalho), neste sentido poderíamos afirmar que *Myiastrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 seriam os parceiros perfeitos que mantêm altas taxas de produtividade nas populações de *A. aculeata*, mas é necessário conhecer a fundo, se o rol da polinização de *A. aculeata* muda nas populações ao longo de sua distribuição.

Todas as evidências indicam que *Myiastrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 os principais polinizadores, apresentam uma relação de alta exclusividade com sua palmeira. De

acordo a revisão taxonômica da tribo Mistropini ou os “Sap-bettles” determinados por Kirejtshuk & Couturier 2010, encontro que *Mystrops debilis* está associada a outras espécies de palmeiras *Attalea funifera*, *A. pindobassu*, *Cocos nucifera*, *Syagrus coronata*, *S. romanzoffiana*. Por tanto *M. debilis* não é exclusivo para *A. aculeata*, mas no caso de *Andranthobius* sp.1 tudo indica que é exclusivo para *A. aculeata*. Nesta ordem de ideias surgem outros tipos de questionamentos: os polinizadores de *A. aculeata* são os verdadeiros polinizadores, ou são polinizadores de outras espécies de palmeiras? ou os polinizadores de *A. aculeata*, utiliza outras palmeiras como suporte para manter seus polinizadores? Que implicações tem este tipo de interação no manejo dos cultivos? Aspectos que deveriam ser abordados no futuro.

O gênero *Andranthobius* (Acalyptini, Curculionidae) é um pequeno grupo de sete espécies de acalyptinos, que apresentam uma associação muito importante com as inflorescências de palmeiras. Muitas morfo-espécies têm sido encontradas em associação com as estruturas florais de *Acrocomia*, *Butia*, *Cocos*, *Oenocarpus*, *Sabal* e *Syagrus*. Espécies como *Andranthobius setirostris* são exclusivas das de *Syagrus vermicularis* e *Syagrus cocoides* (Valente & Da silva 2014). Outras participam de maneira exclusiva na polinização, como *Andranthobius palmarum* em nas populações de *Bactris gasipaes* em Centro América (Mora-Urpí & Solis 1980; Mora-Urpí et al., 1997), ou participam em parceria como outras espécies em palmas como *Oenocarpus bataua* (Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles, 2008) e *Acanthococos emensis* (Silberbauer- Gottsberger, 1990). De acordo com a revisão das morfoespécies feitas nas diferentes populações de *A. aculeata* da América do Sul e Centro América (Tabela 1), podemos considerar que *Andranthobius* sp.1 poderia ser a oitava espécie para este gênero de gorgulho.

5. CONCLUSÕES

A eficiência reprodutiva nas populações naturais de *A. aculeata* depende do sincronismo dos aspectos morfológicos, biológicos, fenológicos e químicos, de tal forma que assegure o transporte de pólen por *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1, conjuntamente com outras espécies secundárias, como *Mystrops* sp.1, *Phyllotrox* sp.1, *Diplocouelus* sp.1 e *Cyclocephla forsteri*. A característica estacional de florescimento de

A. aculeata leva que *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 difiram no comportamento das respectivas abundâncias durante a estação reprodutiva. Possivelmente, este comportamento está sujeito à sincronização de seus ciclos reprodutivos com sua palma hospedeira, ou no uso de outras espécies de palmeiras hospedeiras, aspectos que devem ser avaliados futuramente com mais profundidade. Este tipo de estratégia tem permitido que a eficiência reprodutiva se mantenha nos indivíduos das populações, mas possivelmente existam outro tipo de variável que também afete o desenvolvimento dos frutos e mesmo o potencial produtivo das populações.

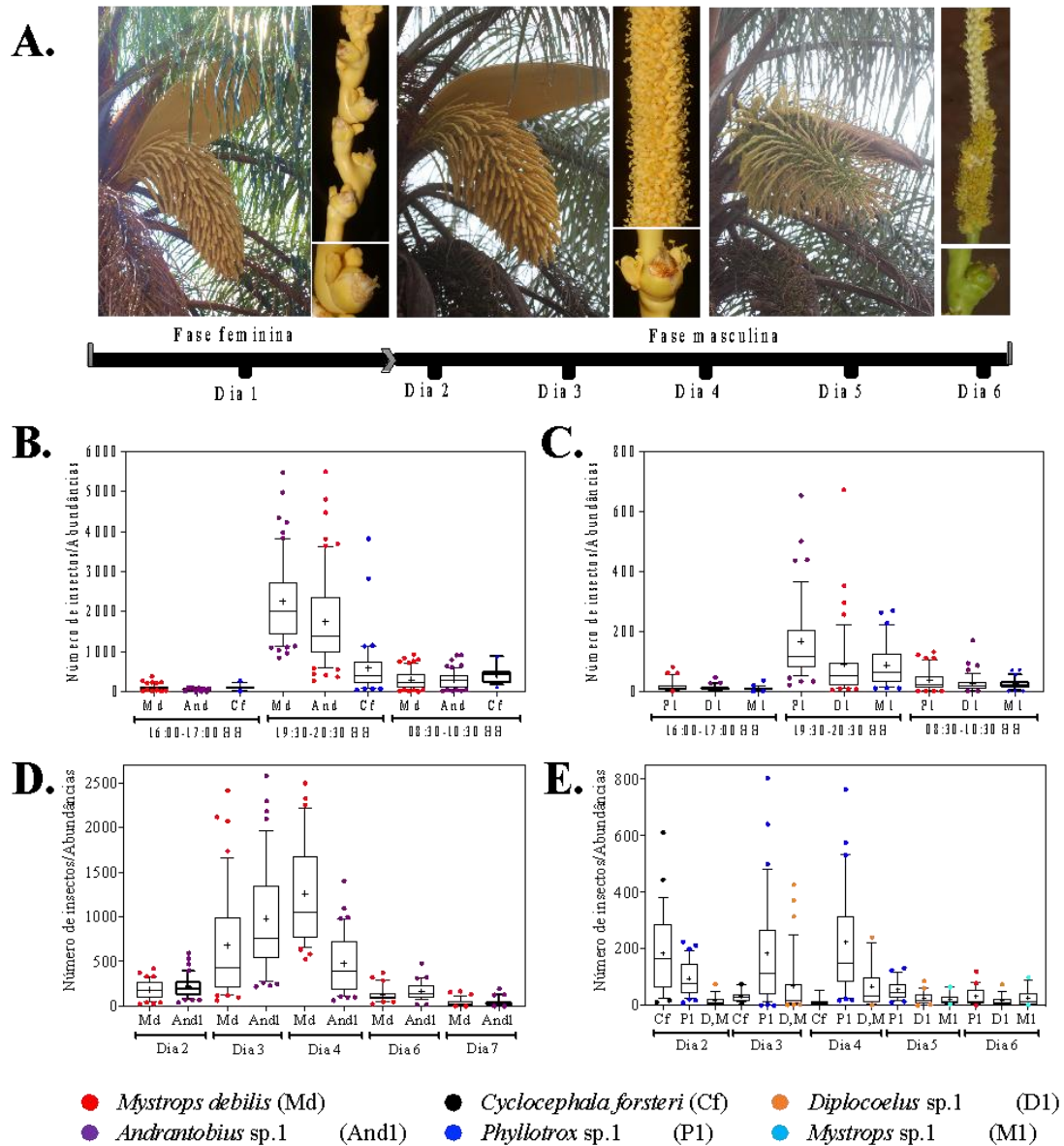


Figura 1. Variação das abundâncias dos polinizadores e co-polinizadores nas inflorescências de *A. aculeata* nas diferentes etapas reprodutivas (fase feminina e fase masculina). A. Fenologia floral das inflorescências, e o período de tempo da fase feminina (dia 1), fase masculina (dia 2-5), e queda das flores masculinas ou senescências. B e C. Variação das abundâncias dos principais polinizadores (*Mystrops debilis*, *Andrantobius* sp.1) e co-polinizadores (*Cyclocephala forsteri*, *Phyllotrox* sp.1, *Diplocoelus* sp.1, *Mystrops* sp.1) em fase feminina. D., e E. Variação das abundâncias dos principais polinizadores (*M. debilis*, *Andrantobius* sp.1) e

co-polinizadores (*Cyclocephala forsteri*, *Phyllotrox* sp.1, *Diplocoelus* sp.1, *Mystrops* sp.1) em fase masculina até a caída das flores ou senescência.

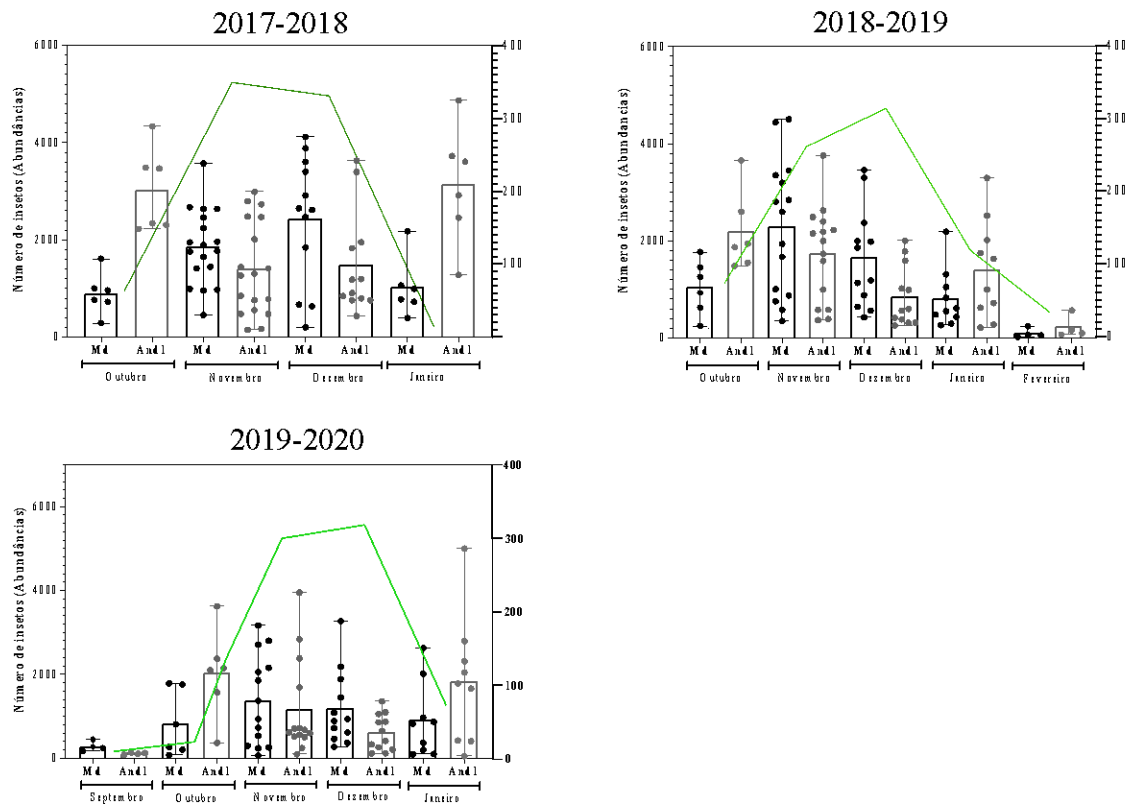


Figura 2. Variação das abundâncias dos principais polinizadores *Mystrops debilis* (Md: pontos negros) e *Andranthobius* sp.1 (And: pontos grises) em três estações reprodutivas numa população semi-natural da palmeira macaúba *Acrocomia aculeata*. A linha verde representa o número de inflorescências produzidas, durante a estação reprodutiva.

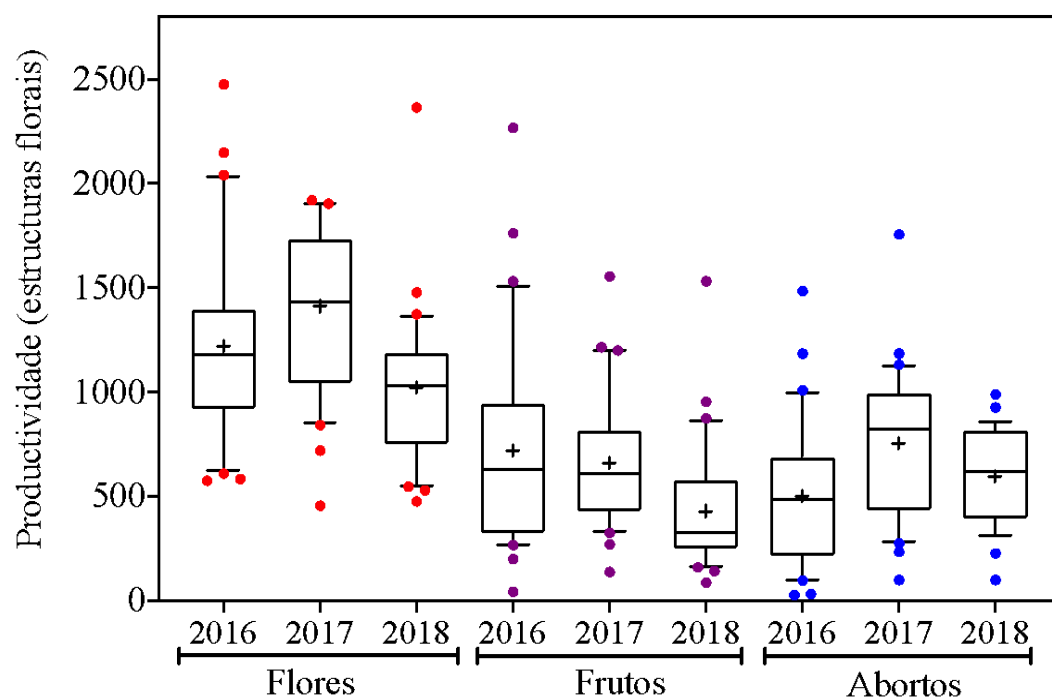


Figura 3. Produção média de flores pistiladas (vermelho), frutos formados (roxo) e abortos (azul) (N=30 por estação reprodutiva; bigodes e pontos=Max -Min)

6. REFERÊNCIAS

- Barfod, A. S., Hagen, M., Borchsenius, F. (2011a). Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*, 108(8), 1503–1516. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr192>
- Barfod, A. S., Hagen, M., Borchsenius, F. (2011b). Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). In *Annals of Botany*, 108(8), 1503–1516. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr192>
- Brieva Oviedo, E., Núñez, L. A., Galeano, G. (2016). Perfecta sincronización en la polinización de *Bactris guineensis* (Arecaceae), una palma dicogamica, protógina y productora de frutos de importancia económica en el Caribe colombiano. *Isaid*, 1–42. http://pdf.usaid.gov/pdf_docs/PA00M2TW.pdf.
- Brito, A. C. (2018). *Biología Reproductiva de Macaúba: Floração, Polinizadores, Frutificação y Conservação de Polén*. Universidade Federal de Viçosa.
- Borchsenius F. 1997. Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. *sodiroi* (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 208, 187–196. <https://doi.org/10.1007/BF00985441>
- Burkle, L. A., Glenney, W. R., & Runyon, J. B. (2020). Intraspecific and interspecific variation in floral volatiles over time. *Plant Ecology*, 221(7), 529–544. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01032-1>
- Carreño-Barrera, J., Maia, A. C. D., Colombo, C. A., Núñez-Avellaneda, L. A. (2021). Co-pollination, constancy, and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia. *Botany Letters*, 168(3), 395–407. <https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1893215>
- Carreño-Barrera, J., Maia, D., A. C., Colombo, C., Núñez-Avellaneda, L. A. (2021). Co-pollination, fidelity and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia. *Botanical Letters*. <https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1893215>
- Carreño-Barrera, J., Núñez-Avellaneda, L. A., Sanín, M. J., Maia Dália, A. C. (2020). Orchestrated flowering and interspecific facilitation: key factors in the maintenance of the main pollinator of coexisting threatened species of Andean wax palms (*Ceroxylon* spp.). *Annal Missouri Botanical Garden*. 105(3), 281 -299. <https://doi.org/10.3417/2020590>
- Consiglio, T. K., Bourne, G. R. (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(4), 577–592. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001432>
- Copete, J. C., Flórez, D. M., Núñez-Avellaneda, L. A. (2018). Pollination Ecology of the *Manicaria saccifera* (ARECACEAE): A Rare Case of Pollinator Exclusion. *Pollination in Plants*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.76073>

- Correa Restrepo, Z., Núñez Avellaneda, L. A., González-Caro, S., Velásquez-Puentes, F. J., Bacon, C. D. (2016). Exploring palm – insect interactions across geographical and environmental gradients. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2), 389–397. <https://doi.org/10.1111/boj.12443>
- De Medeiros, B. A. S., Núñez-Avellaneda, L. A., Hernandez, A. M., Farrell, B. D. (2019). Flower visitors of the licuri palm (*Syagrus coronata*): brood pollinators coexist with a diverse community of antagonists and mutualists. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1–22. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz008/5373018>
- Ervik, F., Tollsten, L., Knudsen, J. T. (1999). Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 217(3–4), 279–297. <https://doi.org/10.1007/BF00984371>
- Fava Santos, W., Da Silva Covre, W., Sigrist Rosângela, M. (2011). *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(6), 575–584. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.02.001>
- Ferreira, I. C. M., Coelho, R. M., Torres, R. B., Bernacci, L. C. (2007). Solos e vegetação nativa remanescente no município de Campinas, SP. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 2(9): 1319-1327. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2007000900014>
- Franz, N. M. (2006). Towards a phylogenetic system of derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Systematic Entomology*, 31(2), 220–287. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2005.00308.x>
- Franz, N. M., Valente, R. M. (2005). Evolutionary trends in derelomine flower weevils (Coleoptera:Curculionidae) : From associations to homology. *Invertebrate Systematics*, 19(6), 499–530. <https://doi.org/10.1071/IS05026>
- Haran, J., Beaudoin-Ollivier, L., Benoit, L., Kuschel, G. (2020). Revision of the palm-pollinating weevil genus *Elaeidobius* Kuschel, 1952 (Curculionidae, Curculioninae, Derelomini) with descriptions of two new species. *European Journal of Taxonomy*, 684. <https://doi.org/10.5852/ejt.2020.684>
- Henderson, A. (1985). Pollination of *Socratea exorrhiza* and *Iriartea ventricosa*. *Principes*, 29(2), 64–71.
- Henderson, A., Fischer, B., Scariot, A., Pacheco, M. A., Pardini, R. (2000). Flowering phenology of a palm community in a central Amazon forest. In *Brittonia*, 478(2). <https://doi.org/10.2307/2666506>.
- Kirejtshuk, A. G., & Couturier, G. (2010). Sap beetles of the tribe mystropini (coleoptera: Nitidulidae) associated with south american palm inflorescences. *Annales de La Societe Entomologique de France*, 46(3–4), 367–421. <https://doi.org/10.1080/00379271.2010.10697676>

- Knudsen, J. T., Tollsten, L., Ervik, F. (2001). Flower scent and pollination in selected Neotropical palms. *Plant Biology*, 3, 642–653. <https://doi.org/10.1055/s-2001-19366>
- Lara, C. E., Díez, M. C., Restrepo, Z., Núñez, L. A., Moreno, F. (2017). Flowering phenology and flower visitors of the Macana Palm *Wettinia kalbreyeri* (Arecaceae) in an Andean montane forest. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.001>
- Lara Vásquez, C. E. (2011). Fenología reproductiva y demografía de la palma *Wettinia kalbreyeri* (Burret) en un bosque altoandino de Colombia. *Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín*, 34.
- Li, K., Tschardt, T., Saintes, B., Buchori, D., Grass, I. (2019). Critical factors limiting pollination success in oil palm: A systematic review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 280, 152–160. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.05.001>
- Listabarth, C. (1996). Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the Palm Breeding Beetles on Pollination at the Community Level. *Biotropica*, 28(1), 69. <https://doi.org/10.2307/2388772>
- Maia, A. C. D., do Amaral Ferraz Navarro, D. M., Núñez-Avellaneda, L. A., Carreño-Barrera, J., Iannuzzi, L., Cardona-Duque, J., Nantes, W. A. G. (2021). Methyl acetate, a highly volatile floral semiochemical mediating specialized plant-beetle interactions. *Science of Nature*, 108(3). <https://doi.org/10.1007/s00114-021-01731-3>
- Maia, A. C. D., R., Navarro, L. K., do A. F., Aristone, F., Colombo, C. A., Carreño-Barrera, J., Núñez-Avellaneda, L. A., Santos, G. K. N. (2020). Chemical ecology of *Cyclocephala forsteri* (Melolonthidae), a threat to macauba oil palm cultivars (*Acrocomia aculeata*, Arecaceae). *Journal of Applied Entomology*, 144(1–2), 33–40. <https://doi.org/10.1111/jen.12699>
- Meléndez, M. R., Ponce, W. P. (2016). Polinização em palma azeiteira *Elaeis guineensis*, E. *Oleifera* e seus híbridos (OxG), na América tropical. In *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 46(1), 102–110. Universidade Federal De Goiás (UFG). <https://doi.org/10.1590/1983-40632016v4638196>
- Moura, J. I. L., Cividanes, F. J., Dos Santos Filho, L. P., Valle, R. R. (2008). Polinização do dendezeiro por besouros no Sul da Bahia. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 43(3), 289–294. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2008000300001>
- Núñez, L. A., Bernal, R., Knudsen, J. T. (2005). Diurnal palm pollination by mystropine beetles: Is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution*, 254(3–4), 149–171. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0340-6>
- Núñez, L. A., Isaza, C., Galeano, G. (2015). Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. *Revista de Biología Tropical*, 63(1), 35. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i1.13030>

- Núñez, L. A. (2014). *Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica*. Universidad Nacional de Colombia.
- Núñez-Avellaneda, L. A., Rojas-Robles, R. (2008). Reproductive biology and pollination ecology of the milpesos palm *Oenocarpus bataua* in the Colombian Andes. *Caldasia*, 30(1), 101–125. <https://doi.org/10.2307/23642046>
- Núñez-Avellaneda, L. A., Carreño, J. (2016). Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del Moriche (*Mauritia flexuosa*: Arecaceae) en Colombia. In *Serie Recursos Hidrobiológicos Y Pesqueros Continentales De Colombia XIV. Morichales, Canaguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina* (Issue November 2017, pp. 133–157).
- Núñez-Avellaneda, L. A., Carreño-Barrera, J. (2017). Bee pollination in *Syagrus orinocensis* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia. *Acta Biologica Colombiana*, 22(2), 221–233. <http://doi.org/10.15446/abc.v22n2.58925>
- Oleques, S. S., Radaeski, J. N., Bauerman, S., Chauveau, O., De Souza-Chies, T. T. (2020). The specialization-generalization continuum in oil-bee pollination systems: A case study of six Brazilian species of Tigridieae (Iridaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 129(3), 701–716. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz185>
- Prasetyo, A. E., Perdana-Rozziash, T. A., Priwiratama, H., Susanto, A., De Chenon, R. D. (2019). Bio-ecological Perspective of *Elaeidobius kamerunicus* Related to Oil Palm Fruit Set Indonesia. *Revista Palmas*, 40 (Especial Tomo I), 94–110.
- Scariot, A., Lleras, E. (1991). Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*, 23(1), 12. <https://doi.org/10.2307/2388683>
- Voeks R. (2002) Reproductive ecology of the piassava palm (*Attalea funifera*) of Bahia, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18(1), 121–136. <https://doi.org/10.1017/S0266467402002079>

CAPÍTULO 4.

Projeção da distribuição, eficiência e exclusividade dos polinizadores de *Acrocomia aculeata* com vistas à expansão de plantios no Brasil.

Projeção da distribuição, eficiência e exclusividade dos polinizadores de *Acrocomia aculeata* com vistas à expansão de plantios no Brasil.

Javier Carre.o-Barrera¹, Artur Campos D Maia², Luís Alberto Nuñez-Avellaneda³, Carlos Augusto Colombo⁴.

¹⁻⁴ Centro de Recursos Genéticos e Vegetais, Instituto Agronômico de Campinas (IAC) – Curso de Pós-Graduação em Agricultura Tropical e Subtropical, Campinas, Brasil.

²Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brasil.

³Programa de Biología, Universidad de La Salle, Bogotá, Colombia.

RESUMO

Acrocomia aculeata é considerada uma das espécies de palmeiras oleaginosa mais promissora da América Latina, ao ponto de ter sido denominada novo “Ouro verde” do Brasil. De fato, a expansão das áreas de cultivo de *A. aculeata* vem aumentando no Brasil. Neste contexto, projetar as áreas de maior presença dos seus principais polinizadores (*Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1) a partir da distribuição dos mesmos e de suas palmeiras hospedeiras e, consequentemente, poder fazer uma previsão de ocorrência de taxas eficientes de polinização, de produção de frutos e manejo dos cultivos nas respectivas áreas de expansão a partir da abundância dos mesmos sugere ser de alta relevância. As projeções da distribuição e eficiência dos polinizadores *M. debilis* e *Andranthobius* sp.1 foram realizadas a partir dos dados coletados no período de 2013 até 2020 em populações de *A. aculeata*, assim como de outras espécies de palmeiras de diferentes localidades de América Latina, além da revisão da coleção de polinizadores de palmeiras de Colômbia, e dos registros encontrados em literatura especializada. A distribuição da eficiência dos polinizadores foi ilustrada cartograficamente em QGIS. A exclusividade dos polinizadores por sua palmeira hospedeira foi analisada numa rede bipartida e análises de similaridade (Cluster e ANOSIM). Além disso, geramos um modelo de distribuição de espécies (MDS), com o software MaxEnt integrado ao aplicativo Wallace 1.1.0 para ilustrar e prever as áreas de maior presença dos polinizadores em Brasil. A eficiência dos principais polinizadores, *M. debilis* e *Andranthobius* sp.1, foi divergente entre eles, sendo

Andranthobius sp.1 mais eficiente nas populações de México, Costa Rica, Panamá e Colômbia; e *M. debilis* sendo mais eficiente nas populações do Brasil. Consideramos que *Andranthobius* sp.1 é uma espécie exclusiva para *A. aculeata*, enquanto que *M. debilis* é uma espécie que utiliza outros hospedeiros, sendo encontrada em 28 espécies de palmeiras dos gêneros *Acrocomia*, *Attalea*, *Butia*, *Cocos*, e *Syagrus*. De acordo com o modelo de nicho ecológico, regiões localizadas mais próximas ao litoral dos estados do Ceará, Paraná, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo apresentam alta probabilidade de apresentarem taxas elevadas de polinização. Para o interior do Brasil, as regiões mais indicadas ou com maior potencial de ocorrência de frutificação em virtude da presença dos polinizadores seriam os estados de Minas Gerais, Goiás, interior do São Paulo e Mato Grosso do Sul.

Palavras chaves: Polinizadores, probabilidade de polinização, nicho ecológico, modelagem de distribuição de espécies

1. INTRODUÇÃO

A palmeira macaúba *Acrocomia aculeata* é considerada o novo “Ouro Verde da América Latina, devido à ampla variedade de matérias primas obtidas a partir das partes do fruto (farinhas do mesocarpo, carvão vegetal-endocarpo, etc.), mas óleos obtidos da polpa e amêndoa é o principal produto de um valor comercial superior (de Lima et al., 2018, Berton et al., 2013; Ciconini et al., 2013; Colombo et al., 2018). O óleo do mesocarpo é rico em ácido oleico (70%), palmítico, linoléico e outros compostos químicos como tocoferóis, fitoesteróis, β -carotenos, flavonóides e vitamina C, ideais para a indústria alimentícia (Navarro-Díaz et al., 2014; Trentini et al., 2016). O óleo de amêndoa (endocarpo) é rico em ácidos graxos saturados de cadeia curta e ácido láurico, ideal para a indústria farmacêutica e cosmética (Beltrão & Oliveira, 2007).

Empresas brasileiras como a Solea Brasil e a alemã Inocas estabeleceram mais de 3.000 hectares de plantações comerciais da palmeira macaúba nos estados de Minas Gerais e São Paulo (Inocas, 2021; Colombo et al., 2018). Berton et al., (2013) e Evaristo et al., (2016) consideram que a produtividade de óleo da polpa da *A. aculeata* em plantações com densidade de 400 indivíduos por hectare, poderia é da ordem de 2,5 toneladas/ano, num cenário conservador. Porém, num cenário otimista, a produção de óleo poderia chegar a 5,0 toneladas/ano, superando a produção por hectare da palmeira dendê *Elais guineensis* (Sierra-Márquez et al., 2017). Estima-se que até 2030 a expansão do cultivo de *A. aculeata* pode ocupar cerca de 30.000 hectares por meio de diferentes estratégias sócio-ambientais, como implantação de sistemas silvipastoris, na recuperação de áreas degradadas, ou imersão em consórcio com outras espécies comerciais como milho, café, abóbora, banana-da-terra e gramíneas (Inocas, 2021).

Acrocomia aculeata caracteriza-se por apresentar um ciclo reprodutivo estacional, com inflorescências protoginia, com polinização entomófila, polinizada principalmente por espécie besouros *Andranthobius* sp.1 (Acalyptini, Curculioninae) e *Mystrops debilis* (*Mystrops*, Nitidulidae) (Carreño-Barrera et al., 2021). O serviço ecossistêmico da polinização de *A. aculeata* é considerado altamente especializada, devido a polinizadores e co-polinizadores, respondem a uma série de estratégias biológicas, fenológicas e químicas exclusivas desta espécie, desenvolvidas para atrair grandes quantidades de

insetos (> 3000), e assegurar a captura do pólen, mesmo assegurar taxas altas de produção de frutos em condições naturais, o que apresenta uma clara dependência por seus insetos polinizadores (Carreño-Barrera et al., 2021). Estratégias similares têm sido usadas por outras espécies de palmeiras protogínicas como *Astrocaryum*, *Bactris*, *Socratea*, *Manicaria* (Brieva-Oviedo et al., 2020; Listabarth, 1992, 1996; Oliveira et al., 2003).

A dependência do serviço da polinização é muito importante para manter a produtividade de algumas espécies de palmeiras economicamente importantes, mesmo para aquelas culturas frutícolas e vegetais polinizadas por coleópteros (Núñez, 2014; Maia et al., 2020). Por exemplo, *Elaeis guineenses*, o dendezeiro, depende exclusivamente do gorgulho *Elaeidobius kamerunicus* para assegurar a produção de frutos nas grandes extensões de cultivos no mundo todo (Jiménez, 2009; Meléndez & Ponce, 2016; Moura et al., 2008). O buriti (*Mauritia flexuosa*) é uma espécie importante na economia local nos povos da Amazônia, dependente de pequenos besouros das flores (*Mystrops debilis*) na produção dos frutos, entre outras espécies de *Oenocarpus*, *Bactris*, *Attaleas*, (Anderson et al., 1988; Scariot et al., 1991; Storti, 1993; Küchmeister et al., 1998; Oliveira et al., 2003; Moura et al., 2008; Fava et al., 2011; Rosa & Koptur, 2013). Outras espécies de besouros contribuem para a polinização de abóbora (*Cucurbita mixta*) (Lattaro & Malerbo-Souza, 2006), cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*) (Maués et al., 2000), melância (*Citrullus lanatus*) (Malerbo-Souza et al., 1999), pera (*Pyrus communis*) (Faoro & Orth, 2015) e quiabo (*Abelmoschus esculentus*) (Malerbo-Souza et al., 2001) e são essenciais à produção de frutos e sementes nas espécies de anonáceas, nas quais se incluem a pinha ou fruta-do-conde (*Annona squamosa*), os araticuns (*Annona* spp.) e o marolo (*Annona crassiflora*) (Gottsberger, 1989; Kiill & Costa, 2003; Paulino-Neto & Oliveira, 2006). Mas na hora de se estabelecer cultivos em outras áreas geográficas, a eficiência e exclusividade dos polinizadores pode variar de uma região para outra?

Segundo Núñez e Carreño (2016), eficiência e exclusividade dos polinizadores de algumas espécies promissoras de palmeira como *Mauritia flexuosa*, *Oenocarpus*, não variam ao longo de sua distribuição, o que mantém taxas constantes de produção de frutos em condições naturais. No caso de *Elaeis guineenses*, a expansão dos cultivos pode ser afetada pela exclusividade dos polinizadores com reflexos na produção de frutos. Por

exemplo, na incorporação dos cultivos de *E. guineenses* na América do Sul foi necessário trazer seu principal polinizador *E. kamerunicus* do centro de origem. Porém, em estudos recentes foi demonstrado que em alguns cultivos comerciais houve adaptação de outras espécies como *E. subvittatus*, *M. costaricensis*, *Orthoperus*, *Coproporus*, *Ahasverus*, *C. discolor* and *Smicrips*, *Mystrops astrocaryi*, *Mystrops costaricensis* Gillogly e *Mystrops beserrai* n. sp. em América do Sul (Labarca & Narváez, 2009; Meléndez & Ponce, 2016). Em alguns cultivos comerciais da Indonésia, os principais polinizadores são espécies de *Trips* spp.

Um aspecto importante para o manejo em grande escala de polinizadores é conhecer os seus padrões espaciais de distribuição, o que permitirá estimar sua disponibilidade para as lavouras e informar as estratégias de manejo (Polce et al., 2013). Atualmente, existem ferramentas, que permitem prever os padrões espaciais de espécies a partir de dados de biodiversidade geograficamente e temporalmente esparsos através de modelagem de distribuição de espécies (MDE), que oferece uma gama enorme de abordagens devido aos recursos computacionais aprimorados, aumentando a disponibilidade de informações ambientais espacialmente explícitas, assim como a acessibilidade a bancos de dados de ocorrência de espécies (Elith et al., 2006; Guisan & Thuiller, 2005). Os MDS diferem principalmente nos requisitos dos registros de espécies (por exemplo, presença e ausência verdadeira, presença e fundo, apenas presença) e nos algoritmos usados para definir o nicho de espécie em função dos preditores (por exemplo, métodos de regressão, técnicas de aprendizado de máquina, estatísticas Bayesianas) (Peterson et al., 2011). Embora seja improvável que uma única abordagem de modelagem supere todas as outras em qualquer situação, o trabalho comparativo (Elith et al., 2006) ajuda a identificar os principais elementos que afetam o desempenho do modelo e, portanto, representa um recurso valioso para orientar o usuário final na escolha da abordagem de modelagem. Neste estudo, usamos o método de entropia máxima implementado no software disponível gratuitamente MaxEnt através da App Wallaces 1.1.0 (Phillips et al., 2006). O déficit de polinizadores tem sido uma preocupação constante de agricultores, devido a que mais do 75% das plantas alimentícias convencionais e não convencionais dependem do serviço de polinização que prestam principalmente espécies de insetos (BDPES, 2020). Em alguns países de Europa e Ásia,

o uso de MDS tem permitido caracterizar espacialmente a contribuição de polinizadores selvagens e manejados (*Apis mellifera*) e identificar áreas potencialmente vulneráveis à baixa prestação de serviços de polinização. Informação que foi atendida na pesquisa da incompatibilidade geográficas para a demanda de polinizadores em razão de mudanças ambientais para as culturas do o feijão, o morango, a cereja e a maçã (Polce et al., 2013; Picanço et al., 2017).

Com base em evidências sobre a oferta de polinizadores em função da variação geográfica surgem os seguintes questionamentos: Os polinizadores de *A. aculeata* são realmente seus únicos polinizadores? Os polinizadores de *A. aculeata*, são polinizadores de outras espécies de palmeiras? Os polinizadores de *A. aculeata* são mantidos em relação à área de distribuição da palmeira hospedeira? O serviço ecossistêmico de polinização de *A. aculeata* está assegurado em plantações comerciais no Brasil? Através de uma amostragem exaustiva durante os últimos oito anos na América Central e do Sul; projetamos a distribuição dos polinizadores, avaliamos seu grau de especificidade, aplicando um modelo de nicho ecológico (MNE) e estimamos as áreas de maior ocorrência dos polinizadores assegurando taxas efetivas de polinização.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Distribuição e eficiência dos polinizadores de *Acrocomia aculeata* na América Latina

A eficiência dos principais polinizadores de *A. aculeata*, *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 foi elaborada a partir dos dados coletados em diferentes localidades centro americanas: México, Costa Rica e Panamá; e América do Sul: Colômbia e Brasil, desde 2014 até 2020 (Tabela 1). As coletas dos polinizadores foram realizadas na fase de antese feminina, no momento de maior atividade dos insetos, entre as 18:30-21:00 HH seguindo a metodologia de Núñez (2014). Para acessar as inflorescências foram utilizadas escadas metálicas de 10 metros de comprimento e por meio de ensacamento das inflorescências seguido de fortes batidas visando capturar a maior quantidade de insetos possível. No laboratório, os insetos foram limpos dos restos florais, separados e quantificados de acordo com o número total de insetos de *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1, dados que foram arquivados em bases de dados digitalizadas.

Também, foi contabilizada a presença de *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 presentes em outras espécies de palmeiras, realizando coletas diretas em inflorescências de espécies próximas às populações de *A. aculeata* (Tabela 1). Além disso, realizamos uma revisão exaustiva da literatura por meio de motores de busca como Google scholar (<https://scholar.google.com.br/>), ResearchGate (<https://www.researchgate.net/>), Mendeley (<https://www.mendeley.com/search/>), e bancos de dados como o Global Biodiversity Information Facility-GBIF (<https://www.gbif.org/>), registrando a presença dos polinizadores de *A. aculeata* em outras espécies de palmeiras (Tabela 1).

Da mesma forma, revisamos a coleção de polinizadores da Colômbia que se encontra no Museu de Ciências Naturais La Salle, Universidad de La Salle, Bogotá, Colômbia. As amostras fazem parte do projeto de pesquisa “Padrões de associação de insetos polinizadores e palmeiras silvestres na Colômbia, com ênfases em palmeiras de importância econômica”. Os dados de presença e abundância das espécies de polinizadores foram digitalizados em bases de dados.

Aplicamos o teste de Bray-Curtis (ANOSIM), Kruskal-Wallis (ANOVA), para avaliar se houve ou não diferença de abundância de *Andranthobius* sp.1 e *Mystrops debilis* nas localidades em que foram coletados, utilizando o software GraphPad Prims v 9.0. Finalmente, foram projetados mapas da variação das abundâncias dos polinizadores *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 de *A. aculeata*, considerando também os registros de ocorrência em outras espécies de palmeiras, usando o software QGIS v 3.20.

2.2. Exclusividade dos polinizadores de *Acrocomia aculeata*.

Para determinar a exclusividade dos polinizadores com sua palmeira hospedeira (*A. aculeata*) foram analisadas 338 amostras coletadas e registros de 50 espécies de palmeiras de diferentes gêneros, distribuídas na América do Sul (Tabela 1). A exclusividade dos insetos polinizadores avaliada através de análises de similaridade e posterior dendrograma foi realizada no software Past. 4.01 (Hammer et al., 2001) e uma rede binária de interações, usando as bibliotecas Bipartites e Network no software R (Versão 4.0.4), acoplado a RStudio (Versão 1.4.1106). A primeira análise foi realizada a partir

dos dados de presença-ausência de cada inseto encontrado nas espécies de palmeiras, gerando uma matriz binária, onde foi observada o valor estimado da similaridade por pares de espécies de palmeiras comparadas.

O dendrograma de associação foi elaborado a partir do índice de similaridade de Bray-Curtis, utilizando a mesma matriz de presença-ausência. Uma rede binária de interações é elaborada a partir do registro de associação entre espécies dos insetos, como *Mystrops*, *Andranthobius*, *Phyllotrox*, com outras espécies de palmeiras, como *Acrocomia*, *Attalea*, *Butia*, *Bactris*, *Ceroxylon*, *Cocos*, *Manicaria*, *Mauritia*, *Socratea*, *Syagrus*, *Wettinia*, produzindo uma matriz de interações baseada em código binomial (1 - presente; 0 – ausente). A partir dessas informações foi gerada a rede de interações e calculados os principais aspectos qualitativos e quantitativos da interação necessários para sua análise.

2.3. Estimativa da presença dos polinizadores de *Acrocomia aculeata* no Brasil.

Estimamos a probabilidade da presença dos polinizadores da palmeira macaúba no Brasil elaborando um modelo de nicho ecológico com a plataforma Wallace (v1.1.0), em RStudio. Os dados de ocorrência de *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 foram obtidos a partir dos dados de ocorrência de *A. aculeata* e das 27 espécies de palmeiras nas quais foram registradas a presença de *M. debilis*: (1) do Sistema Global de Informação sobre Biodiversidade (GBIF; <https://www.gbif.org/>), (2) da literatura especializada (Tabela 1) e, (3) dos sítios de expedição em que foram coletados visitantes florais das espécies de palmeiras (Tabela 1). Foram considerados 896 registros de ocorrências de 28 espécies de palmeiras, que foram examinados para garantir a precisão dos pontos e a qualidade do modelo. Para isso, removemos os pontos de ocorrência onde a espécie não foram identificadas, pontos duplicados e ou com a mesma localização geográfica; outliers, ou seja, pontos muito distantes da distribuição conhecida da espécie. Para reduzir o viés da amostra e autocorrelação espacial entre os pontos de ocorrência e aumentar a qualidade preditiva dos registros no modelo, foi utilizada uma distância mínima de 100 quilômetros entre os registros de ocorrência no pacote Wallace 1.0, obtendo um total de 237 registros de ocorrência ao final (Figura 8, A).

O modelo foi construído usando variáveis climáticas a partir do conjunto de dados WorldClim (<https://www.worldclim.org>), versão 2.0, com resolução de 2.5 arcminutes (4.63 km do equador). O “background extent” foi definido como “polígono convexo mínimo” com uma distância de buffer de 1 grau e 10.000 pontos de fundo amostrados. Usamos o particionamento espacial em blocos (K=4). O modelo foi construído usando o algoritmo Maxent versão 3.4.0 (Phillips et al., 2006; Elith et al. 2010), usando as classes de recursos: L (linear), LQ (linear quadrático), H (Dobradiça), LQH (Linear, Quadratic, Hinge) e LQHP (Linear, Quadratic, Hinge, Product) com o multiplicador de regularização 1-5 que é considerado a configuração padrão em Maxent (Tomlinson et al., 2017).

O modelo foi escolhido com base na pontuação Akaike Information Criterion (AIC) (Burnham & Anderson, 2002). Também usamos o valor de AUC, que é uma medida independente de limite de precisão preditiva com base apenas na classificação dos locais. O valor da AUC varia de 0,5 a 1,0, onde 0,5 descreve nenhuma concordância com os dados; em contraste, um valor 1,0 indica alta concordância do modelo. Em geral, o maior valor de AUC mostra o melhor desempenho do modelo (Mousazade et al., 2019). Para a visualização do modelo, usamos o log-log complementar para produzir uma estimativa da probabilidade de ocorrência para produzir a saída do modelo escolhido. As camadas raster obtidas foram importadas no QGIS Desktop 3.14, modificando a faixa de cores usando a opção "pseudocolor de banda única" (valor mínimo: 0,0820, valor máximo: 0,9996) como uma renderização de banda, sem alterar o resto dos atributos da camada.

3. RESULTADOS

3.1. Distribuição e eficiência dos polinizadores de *Acrocomia aculeata*.

Mystrops debilis e *Andranthobius* sp.1 estiveram presentes em todas as populações (n=33) amostradas da América Latina (n=155): México, Costa Rica, Panamá, Colômbia, Brasil, Paraguai (Tabela 1, Figura 1). Geograficamente, a taxa média de visita de *Mystrops debilis* foi de 108 a 1387 e de *Andranthobius* sp.1 de 100 a 2432. Além disso, houve diferenças na abundância dos polinizadores do México, Costa Rica, Panamá, Colômbia (Zona Norte) e na abundância dos polinizadores do Brasil e Paraguai (Zona

Sul) (Kruskal-Wallis: 43,04, p : 0.0001). Ao avaliar as abundâncias de *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1, entre a Zona Norte e Zona Sul, encontramos variação das abundâncias entre *M. debilis* (Zona Norte) *Andranthobius* sp.1 (Zona Sul) (Dunn's: 32,78; p :0,0001); *Andranthobius* sp.1 (Zona Norte) e *Andranthobius* sp.1 (Zona Sul) (Dunn's: 41,34; p :0.001), *M. debilis* (Zona Sul) *Andranthobius* sp.1 (Zona Sul) (Dunn's: 25.35, p :0.0007).

No caso de *Mystrops debilis* foram revisadas e avaliadas 233 amostras de diferentes espécies de palmeiras dos gêneros: *Astrocaryum*, *Bactris*, *Ceroxylon*, *Iriarte*, *Mauritia*, *Manicaria*, *Oenocarpus*, *Socratea* e *Wettinia*, distribuídas na Colômbia ($n=38$), Brasil ($n=21$), e Paraguai ($n=1$) (Tabela 1). *M. debilis* esteve presente em 27 espécies de palmeiras dos gêneros *Attalea*, *Butia*, *Cocos* e *Syagrus*, associadas com outras espécies de *Mystrops* spp. e *Andranthobius* spp. (Tabela 1, Figura 2). As abundâncias de *M. debilis* foram diferentes em relação às espécies *Mystrops* spp. e *Andranthobius* spp. em cada espécie de palmeira (Kruskal-Wallis: 23,84, p : 0.0001). Nas espécies *Cocos nucifera*, *Syagrus matafome*, *Syagrus coronata*, *Acrocomia intumescens*, *Acrocomia totai*, *Syagrus cearensis*, *Syagrus romanzoffiana*, *Syagrus oleracea*, *M. debilis* foram encontrados de 40 a 80% do total da abundância dos insetos, enquanto que nas demais espécies de palmeiras esses insetos foram encontrados em níveis inferiores de abundância, de 3 a 37%.

Tabela 1. Reporte das 28 espécies de palmeiras dos gêneros *Acrocomia*, *Attalea*, *Astrocaryum*, *Butia*, *Cocos*, *Ceroxylon*, *Iriarte*, *Mauritia*, *Manicaria*, *Wettinia* que foram revisadas, procurando a presença dos principais polinizadores de *Acrocomia aculeata*, *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1 em América Latina.

No.	Espécies de Palmeira	Atividade	Latitude	Longitude	Estado/Dept	Estado/Dept(Cd)	País	Nº Coletas
1	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	19°52'31,29"N	88°10'53,10"W	-	PC	ME X	2
2	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	9°52'10,30"N	83°51'46,06"W	-	CRC	CRC	5
3	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	5°28'35,88"N	72°15'1,42"W	Casanare	CAS	COL	5
4	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	5°12'49,45"N	72°23'42,59"W	Casanare	CAS	COL	15
5	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	5°13'15"N	72°37'47"W	Casanare	CAS	COL	5
6	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	5°12'25,61"N	72°20'18,51"W	Casanare	CAS	COL	5
7	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	5°28'0,23"N	71°57'59,87"W	Casanare	CAS	COL	5
8	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	5°51'11,35"N	71°52'30,86"W	Casanare	CAS	COL	5
9	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	5°10'18,98"N	70°55'10,61"W	Casanare	CAS	COL	5
10	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	5°34'46,89"N	71°54'30,77"W	Casanare	CAS	COL	5
11	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	7°06'0,76"N	75°40'57,22"W	Antioquia	ANT	COL	5
12	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	7°05'44,64"N	73°04'20,97"W	Norte de Santander	N-SA	COL	5
13	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	7°46'25,30"N	73°24'26,60"W	Cesar	CES	COL	5
14	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	4°37'12,73"N	76°05'4,46"W	Valle del Cauca	V-CAU	COL	5
15	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	5°13'09"N	72°23'23"W	Casanare	CAS	COL	5
16	<i>Attalea maripa</i>	Coleta	4°54'29,64"N	72°54'29,59"W	Casanare	CAS	COL	5
17	<i>Astrocaryum vulgare</i>	Revisão	1°27'21"S	48°30'16"W	Belen	PA	BR	0
18	<i>Attalea butyracea</i>	Coleta	5°22'8,31"N	72°17'21,13"W	Casanare	CAS	COL	5
19	<i>Attalea insignis</i>	Coleta	5° 5'42,49"N	72°28'16,23"W	Casanare	CAS	COL	5
20	<i>Iriartea deltoidea</i>	Coleta	5°13'37,96"N	72°43'41,53"W	Casanare	CAS	COL	5
21	<i>Mauritia flexuosa</i>	Revisão	3°25'21,22"S	69°48'04,86"W	Amazonas	AMZ	COL	0
22	<i>Mauritia flexuosa</i>	Revisão	7°03'34,56"N	70°48'12,04W	Arauca	Ar	COL	0

Tabla 1-2. Continua.

No.	Espécies de Palmeira	Atividade	Latitude	Longitude	Estado/Dept	Estado/Dept(Cd)	País	Nº Coletas
23	<i>Mauritia flexuosa</i>	Revisão	5°11'58,33"N	72°19'03,96"W	Casanare	CAS	COL	0
24	<i>Mauritia flexuosa</i>	Revisão	2°31'06,79"N	72°36'15,20"W	Guaviare	GUV	COL	0
25	<i>Mauritia flexuosa</i>	Revisão	1°32'21,05"N	75°28'29,29"W	Caquetá	CAQ	COL	0
26	<i>Mauritia flexuosa</i>	Revisão	3°43'03,26"N	73°42'23,27"W	Meta	MET	COL	0
27	<i>Mauritia flexuosa</i>	Revisão	1°04'56,09"N	76°37'57,70"W	Putumayo	PUT	COL	0
28	<i>Manicaria saccifera</i>	Revisão	5° 39' N	76° 38' W	Chocó	CH	COL	5
29	<i>Ceroxylon sasaimae</i>	Revisão	4°58'22,20"N	74°18'13,75"W	Cundinamarca	CUD	COL	5
30	<i>Ceroxylon parvifrons</i>	Revisão	1°12'05"N	76°51'46"W	Putumayo	PUT	COL	5
31	<i>Ceroxylon ventricosum</i>	Revisão	1°12'05"N	76°51'46"W	Putumayo	PUT	COL	5
32	<i>Ceroxylon vogelianum</i>	Revisão	1°08'45"N	76°50'50"W	Putumayo	PUT	COL	5
33	<i>Oenocarpus bataua</i>	Revisão	3°46'39"S	70°18'09"W	Amazonas	AMZ	COL	5
34	<i>Oenocarpus minor</i>	Revisão	3°46'39"S	70°18'09"W	Amazonas	AMZ	COL	5
35	<i>Oenocarpus balickii</i>	Revisão	3°46'39"S	70°18'09"W	Amazonas	AMZ	COL	5
36	<i>Bactris guineensis</i>	Revisão	9°17'05,75"N	75°29'11,46"W	Sucré	SCR	COL	5
37	<i>Bactris glaucescens</i>	Revisão	19°34'36,4"S	57°01'07,8"W	Corumbá	COR	BR	0
38	<i>Bactris acanthocarpa</i> vra. <i>exscapa</i>	Revisão	2°25'31"S	59°43'40"W	Manaus	MAN	BR	0
39	<i>Bactris acanthocarpa</i> vra. <i>intermedia</i>	Revisão	2°25'31"S	59°43'40"W	Manaus	MAN	BR	0
40	<i>Bactris acanthocarpa</i> vra. <i>trailiana</i>	Revisão	2°25'31"S	59°43'40"W	Manaus	MAN	BR	0
41	<i>Bactris gastomiana</i>	Revisão	2°25'31"S	59°43'40"W	Manaus	MAN	BR	0
42	<i>Bactris hirta</i> vra. <i>spruceana</i>	Revisão	2°25'31"S	59°43'40"W	Manaus	MAN	BR	0
43	<i>Bactris killipi</i>	Revisão	2°25'31"S	59°43'40"W	Manaus	MAN	BR	0
44	<i>Bactris maraja</i> Var. <i>trichospatha</i>	Revisão	2°25'31"S	59°43'40"W	Manaus	MAN	BR	0
45	<i>Bactris oligocarpa</i>	Revisão	2°25'31"S	59°43'40"W	Manaus	MAN	BR	0

Tabela 1-3. Continua.

No.	Espécies de Palmeira	Atividade	Latitude	Longitude	Estado/Dept	Estado/Dept(Cd)	País	Nº Coletas
46	<i>Bactris simplicifrons</i>	Revisão	2°25'31"S	59°43'40"W	Manaus	MAN	BR	0
47	<i>Bactris tomentosa</i>	Revisão	2°25'31"S	59°43'40"W	Manaus	MAN	BR	0
48	<i>Socratea exorrhiza</i>	Coleta	5°21'34,88"N	72°19'16,31"W	Casanare	CAS	COL	5
49	<i>Syagrus sancona</i>	Revisão	4°49'8,68"N	73°2'55,40"W	Casanare	CAS	COL	5
50	<i>Syagrus sancona</i>	Coleta	5°39'15,23"N	72°11'22,69"W	Casanare	CAS	COL	5
51	<i>Syagrus sancona</i>	Coleta	5°34'46,89"N	71°54'30,77"W	Casanare	CAS	COL	5
52	<i>Syagrus sancona</i>	Coleta	4°59'59,42"N	72°48'44,93"W	Casanare	CAS	COL	5
53	<i>Syagrus sancona</i>	Coleta	6°3'31,75"N	71°51'3,64"W	Casanare	CAS	COL	5
54	<i>Syagrus sancona</i>	Coleta	5°51'11,35"N	71°52'30,86"W	Casanare	CAS	COL	5
55	<i>Syagrus sancona</i>	Coleta	4°48'36,75"N	73° 3'28,04"O	Casanare	CAS	COL	5
56	<i>Syagrus smithii</i>	Revisão	3°33'37,80"S	69°53'45,48"W	Amazonas	AM	COL	0
57	<i>Syagrus orinocensis</i>	Revisão	4°54'29,64"N	72°54'29,59"W	Casanare	CAS	COL	0
58	<i>Syagrus orinocensis</i>	Coleta	2°33'37,54"N	72°36'07,48"W	Guaviare	GUA	COL	5
59	<i>Syagrus orinocensis</i>	Coleta	4°04'27,73"N	72°54'48,07"W	Meta	MET	COL	5
60	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	22°51'41,94"S	47°05'10,53"W	São Paulo	SP	BR	5
61	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	21°30'43,52"S	50°18'41,76"W	São Paulo	SP	BR	5
62	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	22°26'21,97"S	46°51'30,62"W	São Paulo	SP	BR	5
63	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	22°10'47,19"S	48°17'50,18"W	São Paulo	SP	BR	5
64	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	22°41'01,63"S	46°41'35,65"W	São Paulo	SP	BR	5
65	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	21°11'47,63"S	48°53'53,49"W	São Paulo	SP	BR	5
66	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	20°05'03,71"S	47°26'15,86"W	São Paulo	SP	BR	5
67	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	22°42'52,44"S	46°55'11,48"W	São Paulo	SP	BR	5
68	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	18°32'52,14"S	46°36'43,25"W	Minas Gerais	MG	BR	5
69	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	21°55'20,61"S	43°58'12,46"W	Minas Gerais	MG	BR	5

Tabela 1-4. Continua

No.	Espécies de Palmeira	Atividade	Latitude	Longitude	Estado/Dept	Estado/Dept(Cd)	País	Nº Coletas
70	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	17°00'26,24"S	44°42'41,46"W	Minas Gerais	MG	BR	5
71	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	20°47'50,44"S	45°51'54,35"W	Minas Gerais	MG	BR	5
72	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	22°23'44,95"S	44°12'55,61"W	Rio de Janeiro	RJ	BR	5
73	<i>Acrocomia totai</i>	Coleta	22°52'32,97"S	52°47'18,68"W	São Paulo	SP	BR	5
74	<i>Acrocomia totai</i>	Coleta	22°53'12,49"S	56°24'15,61"W	Concepción	-	PY	3
75	<i>Syagrus pseudococos</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
76	<i>Syagrus matafome</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
77	<i>Syagrus vermicularis</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
78	<i>Syagrus pricofila</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
79	<i>Syagrus cearensis</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
80	<i>Syagrus oleracea</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
81	<i>Syagrus coronata</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
82	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
83	<i>Syagrus inajai</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
84	<i>Attalea speciosa</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
85	<i>Attalea compta</i>	Coleta	22°52'5,42"S	47°04'9,06"W	São Paulo	SP	BR	5
86	<i>Attalea geraensis</i>	Coleta	20°47'50,44"S	45°51'54,35"W	Minas Gerais	MG	BR	5
87	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	20°47'50,44"S	45°51'54,35"W	Minas Gerais	MG	BR	5
88	<i>Attalea oleifera</i>	Coleta	9°00'19,34"S	35°52'29,70"W	Alagoas	AL	BR	5
89	N/R	Revisão	19°25'42"N	99°07'39"W	-	-	ME X	0
90	N/R	Revisão	28°33'20,57"N	104°8'51,91"W	-	-	ME X	0
91	N/R	Revisão	10°25'00"N	61°10'00"W	-	-	TR N	0

Tabela 1-5. Continua.

No.	Espécies de Palmeira	Atividade	Latitude	Longitude	Estado/Dept	Estado/Dept(Cd)	País	Nº Coletas
92	N/R	Revisão	07°53'00"N	72°48'00"W	Norte de Santander	N-SA	CO L	0
93	N/R	Revisão	8°47'00"S	36°58'00"W	Recife	RE	BR	0
94	<i>Cocos nucifera</i>	Revisão	11°25'00"S	41°16'00"W	Bahia	BH	BR	0
95	<i>Syagrus coronata</i>	Revisão	11°25'00"S	41°16'00"W	Bahia	BH	BR	0
96	N/R	Revisão	22°54'00"S	43°12'00"W	Rio de Janeiro	RJ	BR	0
97	<i>Attalea funifera</i>	Revisão	14°57'00"S	39°21'00"W	Bahia	BH	BR	0
98	<i>Attalea pindobassu</i>	Revisão	11°25'00"S	40°36'00"W	Bahia	BH	BR	0
99	N/R	Revisão	14°47'00"S	39°16'00"W	Bahia	BH	BR	0
100	<i>Attalea pindobassu</i>	Revisão	11°19'00"S	40°46'00"W	Bahia	BH	BR	0
101	<i>Syagrus coronata</i>	Revisão	12°42'00"S	39°51'04"W	Bahia	BH	BR	0
102	N/R	Revisão	27°05'00"S	56°36'00"W	-	-	PY	0
103	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	Revisão	25°16'00"S	57°19'00"W	-	-	PY	0
104	<i>Attalea speciosa</i>	Revisão	3°57'27.65"S	44°40'10,67"W	Maranhão	MA	BR	0
105	<i>Attalea phalerata</i>	Revisão	19°34'36,4"S	57°01'07,8"W	Mato Grosso do Sul	MS	BR	0
106	<i>Attalea spectabilis</i>	Revisão	2°57'25,40"S	59°56'19,85"W	Amazonas	AM	BR	0
107	<i>Acrocomia aculeata</i>	Revisão	15°36'57,64"S	47°45'10,51"W	Distrito Federal	DF	BR	0
108	<i>Syagrus coronata</i>	Revisão	21°58'13,56"S	42°10'33,37"W	Rio de Janeiro	RJ	BR	0
109	<i>Butia paraguayensis</i>	Revisão	22°53'09"S	48°26'42"W	São Paulo	SP	BR	0
110	<i>Syagrus coronata</i>	Revisão	11°40'56,88"S	38°56'54,83"W	Bahia	BH	BR	0
111	<i>Acrocomia aculeata</i>	Revisão	15°36'57,64"S	47°26'42"W	Distrito Federal	DF	BR	0
112	<i>Acrocomia aculeata</i>	Revisão	20°23'33"S	43°07'31"W	Minas Gerais	MG	BR	0
113	<i>Acrocomia aculeata</i>	Coleta	7°29'24.43"N	80° 8'15.54"W	Los Santos	LST	PA N	3

Tabela 1-6. Continua.

No.	Espécies de Palmeira	Atividade	Latitude	Longitude	Estado/Dept	Estado/Dept(Cd)	País	Nº Coletas
114	<i>Wettinia kalbreyeri</i>	Revisão	5°37'45"N	75° 47'53"W	Antioquia	ANT	COL	5
115	<i>Wettinia quinaria</i>	Revisão	5°34'N	77°31'W	Chocó	CH	COL	5
116	<i>Wettinia praemorsa</i>	Revisão	-	-	-	-	COL	5
117	<i>Wettinia equalis</i>	Revisão	-	-	-	-	COL	5
118	<i>Wettinia radiatta</i>	Revisão	-	-	-	-	COL	5
119	<i>Wettinia drudei</i>	Revisão	-	-	-	-	COL	5

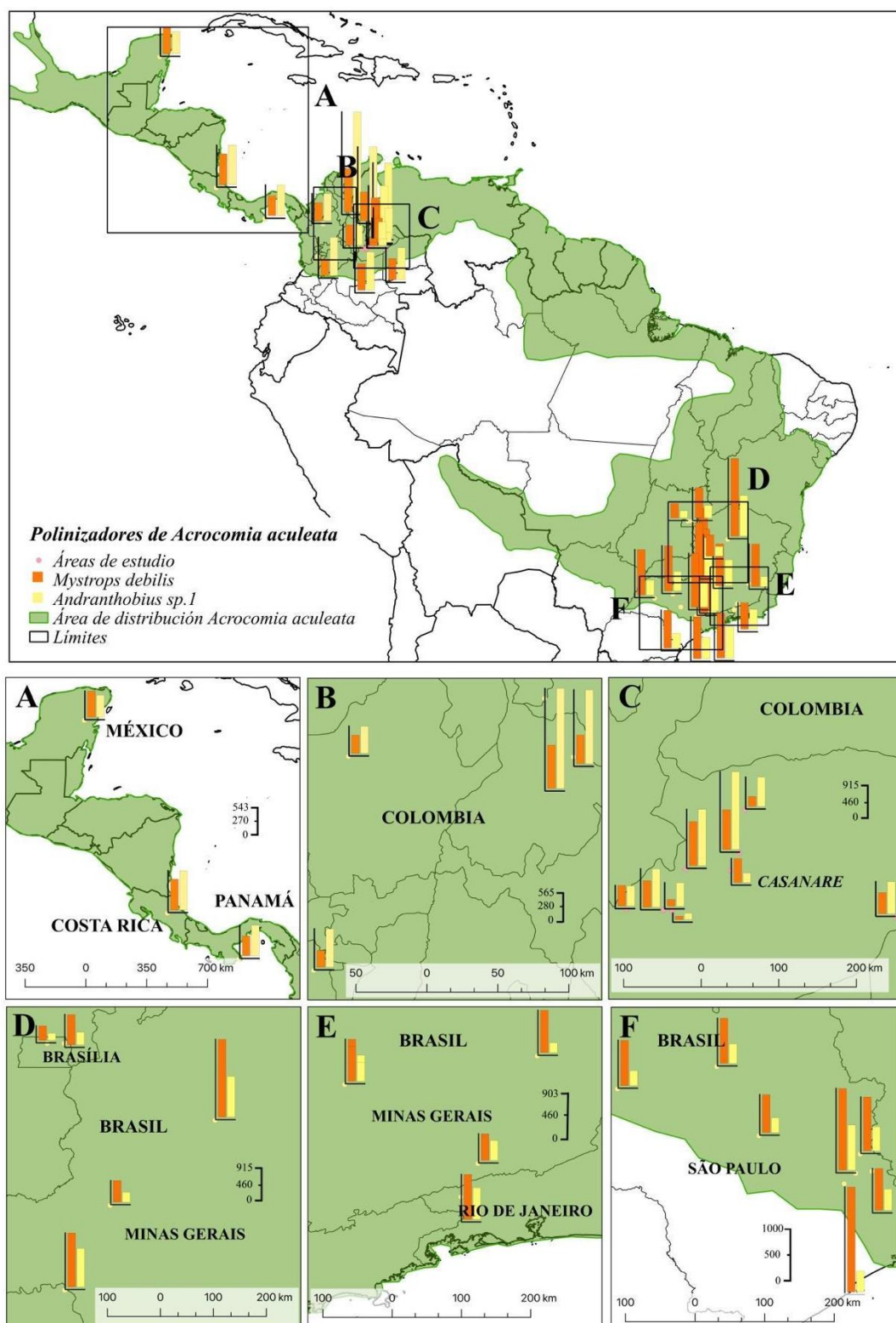


Figura 1. Distribuição e variação das abundâncias de *Mystrops debilis* e *Andranthobius sp.1* na América Latina.

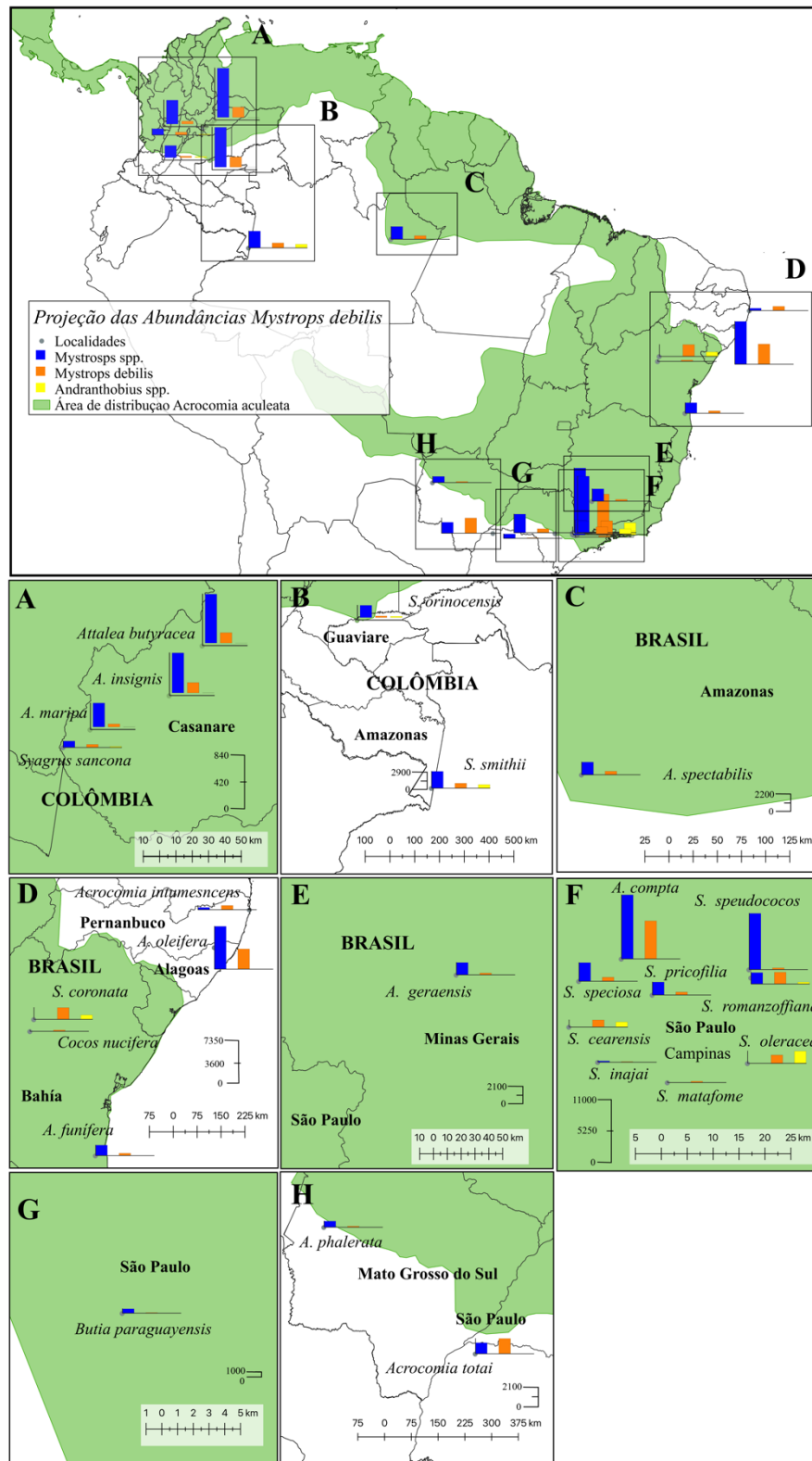


Figura 2. Distribuição e variação das abundâncias de *Mystrops debilis* em outras espécies de palmeira dos géneros *Acrocomia*, *Attalea*, *Butia*, *Cocos*, *Syagrus* em Sul América.

3.2. Exclusividade dos polinizadores de *Acrocomia aculeata*.

Os principais polinizadores de *A. aculeata*, *M. debilis* e *Andranthobius* sp.1 apresentam dois tipos de associação. Por um lado, *Andranthobius* sp.1 foi exclusivo para sua palmeira hospedeira (*A. aculeata*), e *M. debilis* foi encontrada em 27 espécies de palmeiras dos gêneros *Acrocomia*, *Attalea*, *Butia*, *Cocos*, *Syagrus*. Outras espécies de insetos *Mystrops* spp. (Mystrops: Nitidulidae). e gorgulhos (Acalyptini: Curculioninae) foram exclusivas para gêneros particulares de palmeiras, por exemplo: espécies de *Andranthobius* spp. foram exclusivas para as palmeiras do gênero *Acrocomia* spp. e *Bactris guineensis*; *Mystrops pulchra* e *Mystrops rotundula* foram exclusivos para *Ceroxylon* spp.; e espécies de *Anchylorhynchus* spp. foram exclusivos para várias espécies de *Butia*, *Euterpe* e *Oenocarpus* (Figura 3). Os valores de similaridade (ANOSIM) de $R = 0,8762$ ($p = 0.0001$) indicam diferenças significativas entre as espécies polinizadoras de *A. aculeata* com relação às demais espécies de palmeiras. O índice de similaridade de Bray-Curtis indica que valores baixos (0,048 e 0,5) entre suas espécies co-genéricas *A. intumesncens* e *A. totai*, indicando baixa exclusividade de alguma das espécies de insetos (Figura 3). Porém, entre as espécies de *Acrocomia* e as espécies de palmeiras dos gêneros *Attalea*, *Butia*, *Cocos* e *Syagrus* os valores de similaridade foram superiores (0,5 e 1), indicando pouca exclusividade de *Mystrops debilis* com outras espécies de palmeiras. No caso das espécies de palmeiras dos gêneros *Astrocaryum*, *Bactris*, *Ceroxylon*, *Iriarte*, *Mauritia*, *Manicaria*, *Oenocarpus*, *Socratea* e *Wettinia*, não apresentaram nenhum tipo de relação (0,0).

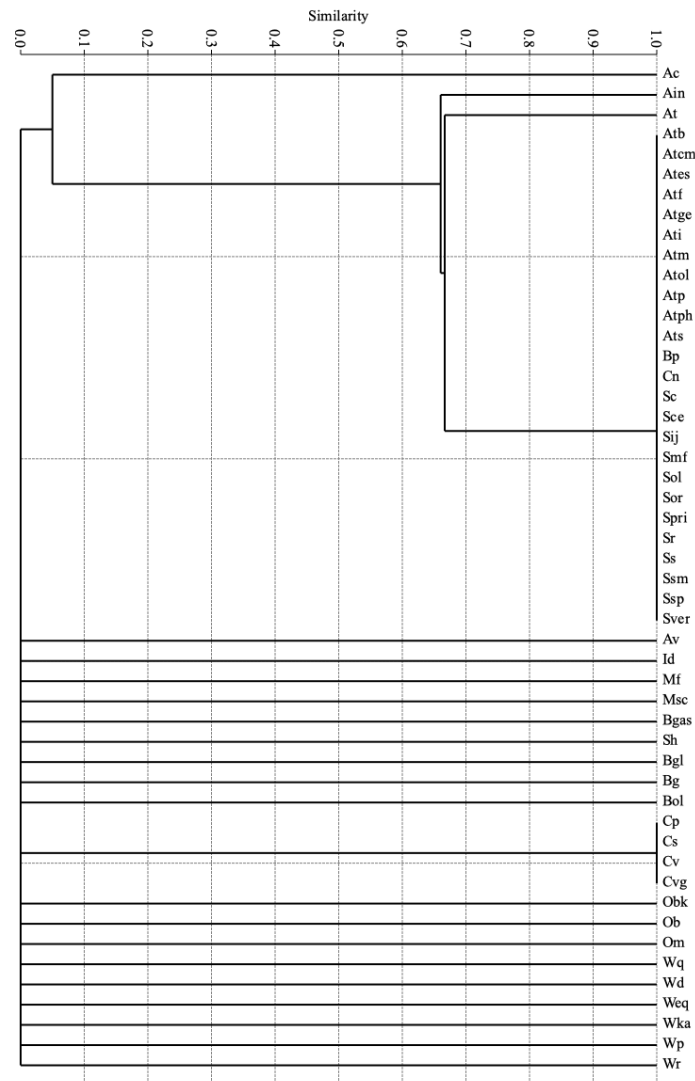


Figura 3. Dendrograma de similaridade Bray-Curtis entre as espécies de palmeiras e seus polinizadores. Lista de palmeiras com sua abreviatura: *Acrocomia aculeata* (Ac), *A. intumescens* (Ain), *A. totai* (At), *Attalea butyracea* (Atb), *A. compta* (Atcm), *A. espiciosa* (Ates), *A. funifera* (Atf), *A. geraensis* (Atge), *A. insignis* (Ati), *A. maripa* (Atm), *A. oleífera* (Atol), *A. pindobassu* (Atp), *A. phalerata* (Atph), *A. spectabilis* (Ats), *Butia paraguayensis* (Bp), *Cocos nucifera* (Cn), *S. coronata* (Sc), *S. cearensis* (Sce), *S. inajai* (Sij), *S. matafome* (Smf), *S. oleracea* (Sol), *S. orinosensis* (Sor), *S. pricofilia* (Spri), *S. romanzoffiana* (Sr), *S. sancona* (Ss), *S. smithii* (Ssm), *S. pseudococos* (Ssp), *S. vermicularis* (Sver), *Astrocaryum vulgare* (Av), *Iriartea deltoidea* (Id), *Mauritia flexuosa* (Mf), *Manicaria saccifera* (Msc), *Bactris gastomiana* (Bgas), *Socratea exorrhiza* (Sh), *Bactris glaucescens* (Bgl), *B. guineenses* (Bg), *B. oligocarpa* (Bol), *Ceroxylon parvifrons* (Cp), *C. sasaimae* (Cs), *C. ventricosum* (Cv), *C. vogelianum* (Cvg),

Oenocarpus balickii (Obk), *O. bataua* (Ob), *O. minor* (Om), *Wetinia quinaria* (Wq), *W. drudei* (Wd), *W. equalis* (Weq), *W. kalbreyeri* (Wka), *W. praemorsa* (Wp), *W. radiata* (Wr).

O padrão de interação entre polinizadores e outras espécies de palmeiras é representado na rede Bipartite-mutualista (Figura 4). Das 1666 possíveis interações entre palmeiras ($P = 49$) e insetos polinizadores ($I = 34$), 67 interações foram identificadas, ou seja, uma fração do total possível. Dessa forma, evidencia-se uma baixa especialização devido ao fato de *Mystrops debilis* utilizar 27 espécies de palmeiras como hospedeiras, formando assim um tipo de nidificação, o que se reflete no valor da especialização da rede ($H2$) de -0,901; conectividade de 0,045 (na qual representa baixo número de interações dada a alta riqueza de espécies, apresenta um grau de nidificação (37,78), que corrobora com o índice NODF (58) e peso de NODF (36) indicando uma rede não especializada. Por outro lado, o número médio de interações para cada polinizador foi de 0,053, e para as espécies de palmeiras de 0,35, assim, o grau de especificidade por parte de algumas das espécies polinizadoras de *A. aculeata* é baixo ao apresentado pelas palmeiras, de forma que *M. debilis* não é exclusiva de *A. aculeata* e as demais espécies de palmeiras são hospedeiras principalmente de *M. debilis* (Figura 4).

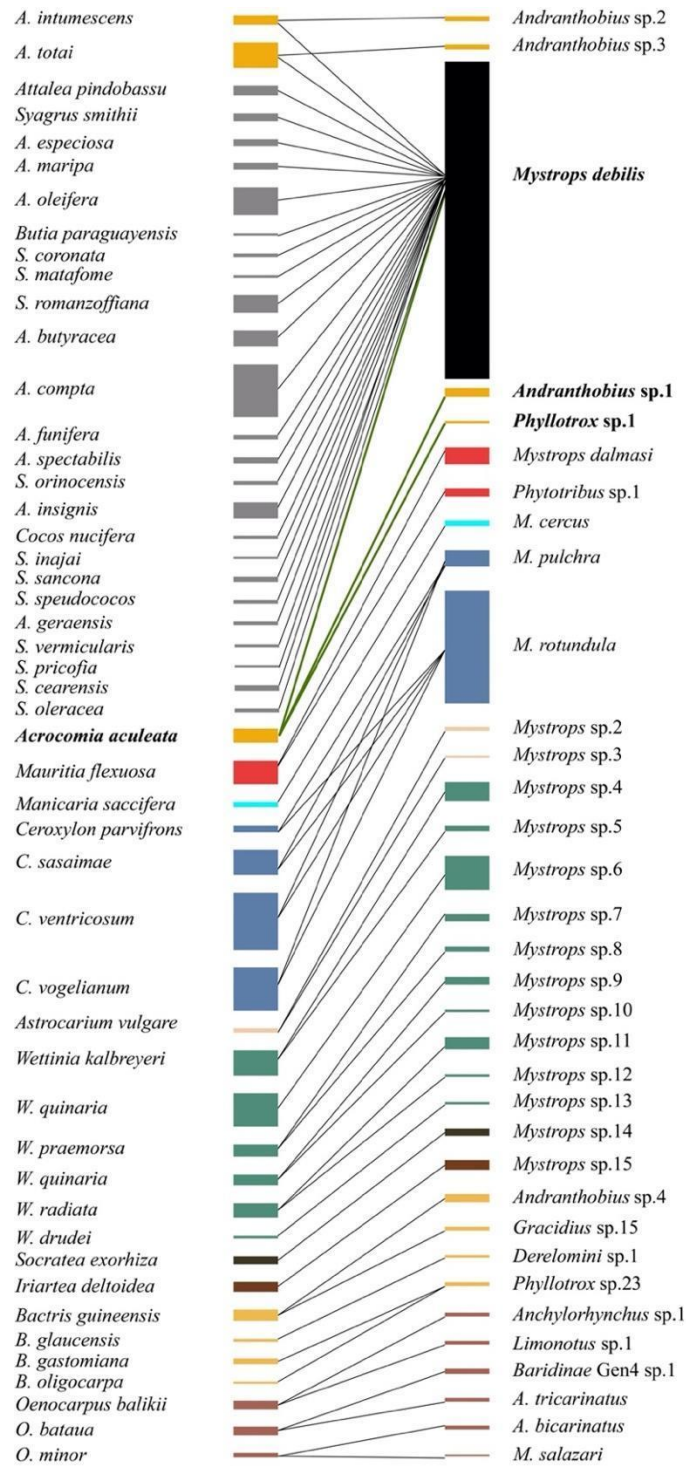


Figura 4. Rede de interações (Red-bipartita) de 49 espécies de palmeiras dos gêneros *Acrocomia*, *Attalea*, *Bactris*, *Butia*, *Ceroxylon*, *Cocos*, *Iriartea*, *Mauritia*, *Manicaria*, *Oenocarpus*, *Socratea*, *Syagrus*, *Wettinia*; e de 34 espécies de insetos polinizadores dos gêneros

Mystrops (Mystropini, Nitidulidae) e gorgulhos da tribo Acalyptini, Baridinae, Curculioninae. Os retângulos representam as espécies e as linhas as interações.

3.3. Estimativa da presença dos polinizadores de *Acrocomia aculeata* para assegurar alta produção de frutos.

O melhor modelo utilizado foi o tipo de característica linear quadrática (LQ) com 5 multiplicadores de regularização (penalização) com base no critério de informação de Akaike corrigido para tamanhos de amostra grandes (AICc = 6132,11). A AUC média de treinamento para as execuções replicadas foi de 0,857 e a AUC de teste média para as execuções replicadas foi de 0,744. Como as AUCs foram maiores que 0,7, as previsões do modelo foram melhores do que as previsões aleatórias (ver métodos), ou seja, o modelo foi significativo para previsões distributivas para o Grackle Comum. Os modelos finais mostraram que BIO2 (Faixa Diurna Média, média da temperatura máx. Mensal - temp mín.), BIO3 (Isotermalidade [BIO2/BIO7*100]), BIO5 (Temperatura máxima do mês mais quente), BIO7(Faixa anual de Temperatura [BIO5-BIO6]), BIO 12 (Precipitação Anual) e BIO 15 (Sazonalidade de precipitação), BIO 17 (Precipitação do quarto mais seco) e BIO19 (Precipitação do trimestre mais frio) foram as variáveis mais importantes para previsão de modelagem de nicho ecológico visando estimar a presença dos polinizadores de *Acrocomia aculeata* no Brasil (Figura 5B).

De acordo a modelagem de nicho ecológico, podemos definir que os estados que apresentam maior probabilidade de manter uma maior presença dos polinizadores, com possíveis altas taxas de produção de frutos são: os estados das costas do Brasil que compreendem Ceará, Paraná, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo. Do interior do Brasil, seriam os estados de Minas Gerais, Goiás, interior de São Paulo, e Mato Grosso (Figura 5, B).

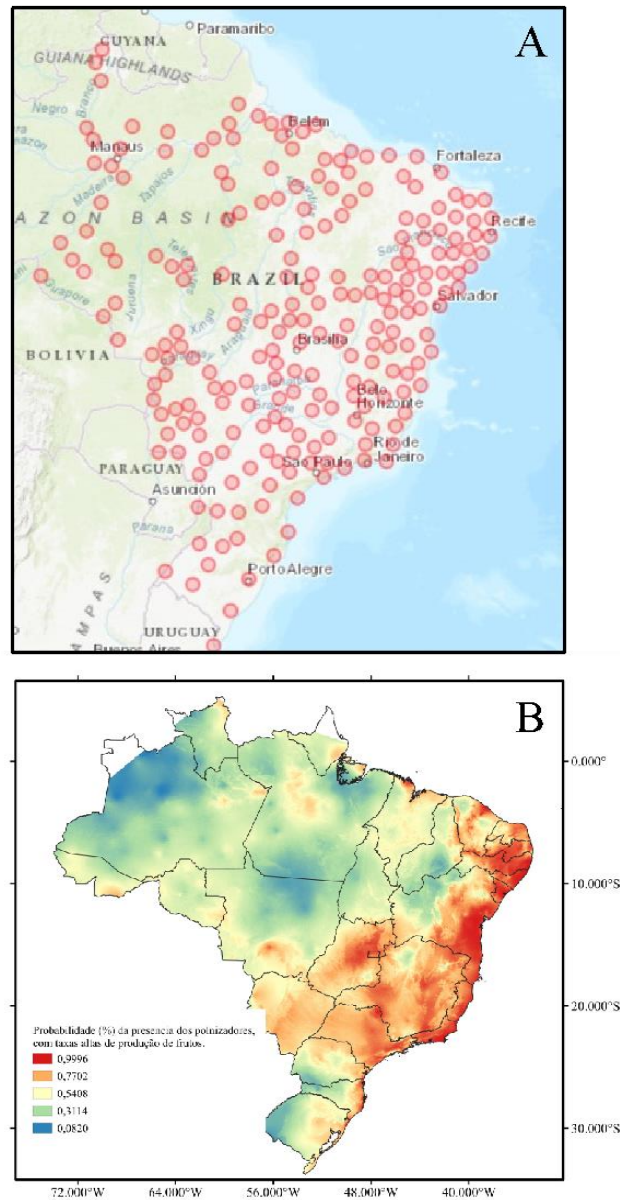


Figura 5. Modelo de Nicho Ecológico dos polinizadores de *Acrocomia aculeata*, *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1, para o Brasil. A. Pontos de ocorrência dos polinizadores de *A. aculeata*, e das 27 espécies palmeiras hospedeiras de *Mystrops debilis*. B. Mapa mostrando a previsão das ocorrências dos polinizadores, e as áreas com uma probabilidade alta de apresentar taxas altas de produção de frutos, com base no modelo Maxent (0= baixo, 1=Alto).

4. DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo indicaram que os polinizadores de *Acrocomia aculeata*, *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp. 1, estiveram presentes em todas as localidades amostradas, o que coincide com a área de distribuição de sua palmeira hospedeira (Figura 1). Além disso, seu papel na polinização foi diferencial nas populações em que foram estudados (Tabela 1). Por outro lado, *Andranthobius* sp. 1 apresentou importante participação de eficiência nas localidades da América Central (México, Costa Rica, Panamá) e do Norte da América do Sul (Colômbia) (Figura 1, Tabela 1). Carreño et al., 2021; e Núñez et al. (dados não publicados), mostraram que *Andranthobius* sp.1 é o polinizador mais eficiente e importante nas populações de *A. aculeata* na Orinoquia, Costa do Caribe e nas margens dos rios Cauca e Magdalena na Colômbia (Tabela 1). No caso de *M. debilis*, foi o polinizador mais eficiente nas populações de Minas Gerais e São Paulo (Figura 1). Portanto, evidenciamos uma mudança geográfica no papel dos polinizadores de *A. aculeata*, sendo um caso atípico em palmeiras.

Segundo Núñez 2004, o papel da polinização nas palmeiras neotropicais permanece constante em uma escala geográfica. Por exemplo, a palmeira Moriche em Colômbia, ou Burití no Brasil (*Mauritia flexuosa*), é uma espécie importante na economia local de certos povos da Amazônia, cujo aproveitamento de seus frutos dependerá do serviço de polinização apresentado principalmente por pequenos besouros como *Mystrops dalmasi*, *Grasidius* spp., *Phytotribus* spp. (Núñez & Carreño, 2013). Núñez & Carreño, em 2016, analisaram as comunidades de visitantes de flores e polinizadores em oito populações de moriche na Orinoquia e na Amazônia colombiana, nas quais encontraram variação na riqueza e composição dos insetos visitantes florais, mas com registro de seus principais insetos polinizadores.

Esse padrão também foi evidenciado com os polinizadores de palmeiras como *Oenocarpus bataua* e *O. minor*, que são polinizadas por espécies do gênero *Anchylorhynchus* spp. As espécies do gênero *Attalea*, *Bactris*, *Wettinia*, *Iriarteia*, *Socratea* e *Manicaria* são polinizadas por espécies de *Mystrops* spp. (Mystropini, Nitidulidae), exclusivos para cada espécie de palmeira (Brieva-Oviedo et al., 2020; Copete et al., 2018; Corrêa et al., 2016; Fava et al., 2011; Henderson et al., 2000;

Listabarth, 1996; Moraes & Sarmiento, 1992; Núñez, 2014). Isso evidencia claramente uma relação de exclusividade entre as palmeiras e seus polinizadores (Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles, 2008; Núñez et al., 2015; Núñez, 2014). Este tipo de associação se deve ao fato de dos polinizadores terem adaptado aspectos biológicos, fisiológicos, comportamentais e parte, ou todo o seu ciclo de vida, dentro das flores, sendo visitantes exclusivos da família e apresentando respostas programadas às condições que as flores expressam, a ponto de sugerir a existência de processos co-evolutivos nesta relação (Franz & Valente, 2005; Henderson, 1986; Kückmeister et al., 1998; Núñez et al., 2005; Núñez, 2014). Em alguns casos, essa exclusividade pode ser de um nível genérico, como no caso de *M. pulchra* e *M. rotundula*, polinizadores exclusivos das espécies do gênero *Ceroxylon* ou palmas de cera, dos Andes da Colômbia (Carreño-Barrera et al., 2021; Núñez, 2014).

Parece que essa relação altamente exclusiva entre palmeiras e seus polinizadores não é totalmente cumprida em alguns casos (Figura 3 e 4). De acordo com este estudo, fica evidenciado que os polinizadores de *A. aculeata*, *M. debilis* e *Andranthobius* sp.1, apresentam dois tipos de associação. Por outro lado, *Andranthobius* sp.1 é uma espécie de gorgulho exclusivo para *A. aculeata*, assim como *Andranthobius* sp.2 e *Andranthobius* sp.3 para *A. intumescens* e *A. totai* (Figuras 3 e 4). No caso de *M. debilis*, essa espécie foi encontrada em 27 espécies de palmeiras do gênero *Acrocomia*, *Attalea*, *Butia*, *Cocos* e *Syagrus*, o que amplia ainda mais a área de ocorrência dessas espécies de insetos (Figuras 2 e 4). Não é a primeira vez que *M. debilis* é relatado em associação com inflorescência de outras espécies de palmeiras, uma vez que Kirejtshuk & Couturier, em 2010, relataram sua presença em *Attalea funifera*, *A. pindobassa*, *Cocos nucifera*, *Syagrus coronata* e *S. romanzoffiana*.

Em certas espécies de palmeiras, a participação de *M. debilis* pode ser diferencial, cumprindo um papel de co-polinizador ou visitante ocasional. Em espécies de palmeiras como *Attalea butyracea*, *A. maripa* e *A. insignis*, *Syagrus coronata*, *S. sancona*, *S. orinocensis* e *S. smithii*, *M. debilis* desempenha um papel de co-polinizador ou polinizador secundário (Núñez et al., 2014, De Medeiros et al., 2019; Guerrero-Olaya & Núñez-Avellaneda, 2017; Núñez & Carreño, dados não publicados). Em casos como *Butia*

paraguayensis e *Cocos nucifera*, esse inseto desempenha um papel de visitante ocasional (Barfod et al., 2011; Borketey-La, 2019; Silberbauer-Gottsberger et al., 2013). Portanto, podemos considerar que *M. debilis* é uma espécie exclusiva da família Arecaceae, mas com um comportamento generalista, conforme demonstrado pela análise da rede de interação (Figura 4).

Acrocomia aculeata é caracterizada por ser uma espécie de tipo sazonal, com sistema reprodutivo xenogâmico, dependente de insetos polinizadores para sua reprodução (Scariot & Lleras, 1991; Carreño-Barrera et al., 2021). O fato de seus polinizadores apresentarem dois tipos de interação pode ser uma estratégia bastante vantajosa para garantir a abundância e a presença de seus principais polinizadores durante o período em que *A. aculeata* está inativa ou em período não reprodutivo (6-8 meses). Desta forma, é possível manter a produção de frutos em cada estação reprodutiva (Berton et al., 2013; Carreño-Barrera et al., 2021; Scariot & Lleras, 1991). Isso significa que *Andranthobius* sp.1, por ser classificado como polinizador exclusivo de *A. aculeata*, adaptou seu aspecto biológico e parte de seu ciclo de vida ao ciclo reprodutivo de sua palmeira hospedeira. No caso de *M. debilis*, estaria utilizando outras espécies de palmeiras como hospedeiras para se sustentar ou sobreviver, na esperança de cumprir seu papel de principal polinizador em cada estação reprodutiva nas populações de *A. aculeata* no Brasil.

Em populações de palmeiras como *Mauritia flexuosa*, *Manicaria saccifera*, *Attalea butyracea*, *A. insignis*, *A. maripa* e *Oenocarpus bataua*, uma forma de manter a presença e abundância de polinizadores é sempre manter os indivíduos com flores dentro das populações até a próxima estação reprodutiva (Copete et al., 2018; Lara, 2011; Núñez et al., 2015; Núñez, 2014). No dendê, *Elaeis guineensis*, a espécie de palmeira economicamente mais importante do mundo, tem-se observado que a floração de indivíduos é constante nas plantações comerciais, o que permite garantir a presença e abundância de *Elaeidobius kameronicus*, seu principal polinizador (Auffray et al., 2017; Haran et al., 2020; Li et al., 2019; Yousefi et al., 2020).

Porém, manter e garantir polinizadores em populações naturais ou comerciais não é suficiente para manter taxas de produtividade constantes devido à variação na abundância

de polinizadores (Montes et al., 2018; Siswanto & Soetopo, 2020). Normalmente, sob condições de cultivo da *E. guineensis* em diferentes locais ao redor do mundo, uma taxa de eficiência de 35 a 40% é obtida (Chang, 2014; Chin Soh et al., 2010). No caso de *A. aculeata*, tanto a abundância de polinizadores quanto sua eficiência em populações naturais podem variar a cada estação reprodutiva, registrando uma eficiência de 54,2% entre 2014-2015 e 65% entre 2016-2017. No Brasil, em uma população semi-natural, a eficiência foi de 58% entre 2017-2018 e de 47,14% de 2018-2019. Em condições de cultivo sua eficiência foi de 35% (ver capítulo 2).

Durante anos, em plantações comerciais de *Elaeis guineensis*, foram empregadas várias estratégias para garantir a produção constante de frutos em plantações comerciais localizadas no Sudeste Asiático, Índia e América do Sul (Auffray et al., 2017; Dhileepan, 1994; Meléndez & Ponce, 2016; Rizali et al., 2019; Wahyuni et al., 2020). A criação de *E. kameronicus* em condições de laboratório permitiu aumentar as populações de polinizadores em culturas comerciais, aumentando a eficiência para 70% (Prasetyo et al., 2014; Prasetyo et al., 2019). Mas foi demonstrado que fatores ambientais, como a estação chuvosa e a estação não chuvosa, podem afetar as populações de *E. kameronicus* e, conseqüentemente, a eficiência da produção comercial de frutos (Fatihah et al., 2019; Amanina et al., 2016; Zahari et al., 2019; Zulkefli et al., 2021). A polinização manual tem sido uma das estratégias mais eficientes até o momento para garantir a produção constante de frutos. Apesar desses esforços para manter altas taxas de produtividade nas lavouras, essas técnicas continuam sendo ineficientes e caras (Meléndez & Ponce, 2016; Núñez comunicação pessoal).

De acordo com Núñez 2014 e Carreño et al., 2021; no caso de *A. aculeata*, uma das primeiras estratégias para o manejo dos seus polinizadores é conhecer o padrão espacial e as áreas de distribuição dos principais polinizadores (*M. debilis* e *Andrathobius* sp. .1 de novembro) e a distribuição das suas palmeiras hospedeiras. Conseqüentemente, estabelecer as áreas de maior presença de polinizadores (Figura 8). De acordo com o modelo de nicho ecológico, podemos prever os estados brasileiros com maior probabilidade de abundância de polinizadores, da mesma forma garantindo a formação de frutos e altas taxas de eficiência polinizadora no território brasileiro (estados do Ceará,

Paraná, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo), que corresponde ao Bioma Mata Atlântica e parte da Caatinga brasileira (Figura 5B). Em direção ao interior estariam os estados de Minas Gerais, Goiás, interior de São Paulo e Mato Grosso, que estão localizados no Cerrado Brasileiro (Figura 5B).

Recentemente, os modelos de nicho ecológico (MNE) tornaram-se uma ferramenta muito útil para estimar o potencial de serviço da polinização em certas culturas de importância comercial (Polce et al., 2013; Hutchinson et al., 2021). Na Grã-Bretanha, com base nos dados de ocorrência de polinizadores, dados topográficos e ambientais aplicados em MNE, foi possível caracterizar espacialmente a contribuição de polinizadores selvagens e polinizadores manejados, como também identificar áreas potencialmente vulneráveis por apresentarem baixos níveis de serviços de polinização, com foco em plantações de feijão, maçã, morango e colza (Polce et al., 2013; Hutchinson et al., 2021). A geração desse tipo de informação é muito valiosa, pois permite a elaboração de planos de manejo de polinizadores em escala local.

5. CONCLUSÕES

Com base nesses resultados, podemos sugerir que para se garantir a presença de polinizadores de *A. aculeata* em plantios comerciais seria desejável que se buscasse garantir a ocorrência de outras espécies de palmeiras nas proximidades como forma de auxiliar a manutenção dos polinizadores. Nesse sentido, seria extremamente desejável caracterizar as áreas florestais juntamente com as espécies de palmeiras com potencial de manutenção de polinizadores. O manejo do uso da paisagem tem sido uma estratégia bastante eficiente para a manutenção de polinizadores em certas espécies agrícolas (Wurz et al., 2021). Foi demonstrado que o uso adequado das áreas florestais próximas às plantações comerciais de maçã tem garantido o serviço de polinização por diferentes espécies de abelhas solitárias, o que garante padrões de qualidade dos frutos (Wurz et al., 2021). Em plantas oleaginosas como a canola (*Brassica napus*), eles mostraram que aquelas cultivadas distantes de fragmentos florestais afetam significativamente a produtividade, podendo atingir perdas de até 2.760 kg / ha, ou seja, US \$ 804,08 (Halinski et al., 2020).

Outra estratégia que poderia ser implementada com finalidade de diminuir o risco de déficit de polinizadores em áreas de plantio comercial seria a adoção de materiais genéticos com maior período de florescimento, isto é, a inclusão de materiais de florescimento mais precoce juntamente com materiais de florescimento mais tardio nos plantios comerciais, de forma a reduzir a janela não reprodutiva da espécie.

6. REFERÊNCIAS

- Amanina, N. S., Hasnudin, M. Y., Haniff, M. H., Roslan, M. N., A'Fifah, A. R., Ramle, M. (2016). Effects of high carbon dioxide level on the emergence of oil palm pollinating weevil, *Elaeidobius kamerunicus*. *Journal of Oil Palm Research*, 28 (2), 172 -176. <http://doi:10.21894/jopr.2016.2802.04>
- Anderson (1988). Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in Northern Brazil. *Biotropica*, 20(3), 192 -205. <http://doi:10.2307/2388234>
- Arústegui, M., Pinedo, H., Julca Otiniano, A. (2015). Insetos Polinizadores de *Elais guineensis* Jacquin. en el Distrito de Campoverde, Ucayali. *Revista de La Facultad de Ingenieria de La USIL*, 2(2), 111–126. <http://revistas.usil.edu.pe/index.php/syh/article/view/130>
- Auffray, T., Frérot, B., Poveda, R., Louise, C., Louise, C. (2017). Diel patterns of activity for insect pollinators of two oil palm species (Arecaceae). *Journal of Insect Science*, 17(2), 4 -9. <http://doi:10.1093/jisesa/iex018>
- Azevedo-Filho, J. A., Colombo, C. A., Berton, L. H. C. (2012). Macaúba: Palmeira nativa como opção Bioenergética. *Pesquisa & Tecnologia*, 9(2), www.aptaregional.sp.gov.br%0Amacaúba
- Barfod, A. S., Hagen, M., Borchsenius, F. (2011). Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*, 108(8), 1503–1516. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr192>
- Beltrão, N.E.M., Oliveira, M.I.P. (2007). Oleaginosas potenciais do Nordeste para a produção de biodiesel. Embrapa. ISSN 0103-0205. <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/277417/1/DOC177.pdf>
- Berton, L. H., de Azevedo Filho, J. A., Siqueira, W. J., Siqueira, W. J., Colombo, C. (2013). Seed germination and estimates of genetic parameters of promising macaw palm (*Acrocomia aculeata*) progenies for biofuel production. *Industrial Crop and Production*, 51, 258 -266. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.09.012>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference: A

- practical information-theoretic approach (2nd ed.). New York, NY: Springer.
- Brieva-Oviedo, E., Maia Dalila, A. C., Núñez-Avellaneda, L. A. (2020). Pollination of *Bactris guineensis* (Arecaceae), a potential economically exploitable fruit palm from the Colombian Caribbean. *Flora*, 269, 151628. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151628>
- Burkle, L. A., Glenney, W. R., Runyon, J. B. (2020). Intraspecific and interspecific variation in floral volatiles over time. *Plant Ecology*, 221(7), 529–544. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01032-1>
- Carreño-Barrera, J., Maia D, A. C., Colombo, C., Núñez-Avellaneda, L. A. (2021). Co-pollination, fidelity and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia. *Botanical Letters*. <https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1893215>
- Carreño-Barrera, J., Núñez-Avellaneda, L. A., Maia Dália, A. C. (2019). *Ancognatha vulgaris* (Melolonthidae, Cyclocephalini): a specialized pollen-feeding scarab associated with wax palms (*Ceroxylon* spp., Arecaceae) in Andean cloud forests of Colombia. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(6), 875–883. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09711-1>
- Carreño-Barrera, J., Núñez-Avellaneda, L. A., Sanín, M. J., Maia, A. C. D. (2020). Orchestrated flowering and interspecific facilitation: Key factors in the maintenance of the main pollinator of coexisting threatened species of andean wax palms (*Ceroxylon* spp.). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 105(3), 281–299. <https://doi.org/10.3417/2020590>
- Chang, S. H. (2014). An overview of empty fruit bunch from oil palm as feedstock for bio-oil production. *Biomass and Bioenergy*, 62, 174–181. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biombioe.2014.01.002>
- Chin Soh, A., Kien Wong, C., Wah Ho, Y., Wean Choong, C. (2010). Oil Palm. In: Oil Crop. [Doi:10.1007/978-0-387-77594-4](https://doi.org/10.1007/978-0-387-77594-4)
- Ciconini, G., Favaro, S. P., Roscoe, R., Miranda, C. H.B., Tapeti, C. F., Miyahira, M. A.M., Bearari, L., Galvani, F., Borsato, A. V., Colnago, L. A., Naka, M. H. (2013). Biometry and oil contents of *Acrocomia aculeata* fruits from the Cerrados and Pantanal biomes in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Industrial Crop and Production*, 45, 208 -214. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.12.008>
- Colombo, C. A., Chorfi Berton, L. H., Diaz, B. G., Ferrari, R. A. (2018). Macauba: a promising tropical palm for the production of vegetable oil. *OCL*, 25(1), D108. <https://doi.org/10.1051/ocl/2017038>
- Copete, J. C., Flórez, D. M., Núñez-Avellaneda, L. A. (2018). Pollination Ecology of the *Manicaria saccifera* (ARECACEAE): A Rare Case of Pollinator Exclusion. *Pollination in Plants*, <https://doi.org/10.5772/intechopen.76073>
- Correa, Z., Núñez Avellaneda, L. A., González-Caro, S., Velásquez-Puentes, F. J., Bacon, C. D. (2016). Exploring palm – insect interactions across geographical and environmental

- gradients. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2), 389–397. <https://doi.org/10.1111/boj.12443>
- De Lima Evangelista, N., Carvalho Assis, A., Meerow, A. W., Manfrin, M. H. (2018). A review of the palm genus *Acrocomia*: Neotropical green gold. In *Organisms Diversity and Evolution Springer Verlag*, 18(2), 151–16. <https://doi.org/10.1007/s13127-018-0362-x>
- De Medeiros, B. A. S., Núñez-Avellaneda, L. A., Hernandez, A. M., Farrell, B. D. (2019). Flower visitors of the licuri palm (*Syagrus coronata*): brood pollinators coexist with a diverse community of antagonists and mutualists. *Biological Journal Linnean Society*, 126(4), 666–687. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz008>
- Dhileepan, K. (1994). Variation in populations of the introduced pollinating weevil (*Elaeidobius kamerunicus*) (Coleoptera: Curculionidae) and its impact on fruitset of oil palm (*Elaeis guineensis*) in India. *Bulletin of Entomological Research*, 84(4), 477–485. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0007485300032703>
- Elith, J., Kearney, M., Phillips, S. (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 330–342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>
- Evaristo, A. B., Martino, D. C., Ferrarez, A. H., Donato, D. B., Carneiro, A., Grossi, J., (2016). Energy potential of the macaw palm fruit residues and their use in charcoal production. *Ciencia florestal*, 26(2), 571–577. <http://www.bioline.org.br/abstract?cf16050>
- Faoro, I. D., Orth, A. I., (2015). Flowering visiting insects during the bloom of Japanese pear orchards in Brazil. *Acta Horticulturae*, 1094, 275–279. <https://doi.org/10.17660/actahortic.2015.1094.35>
- Fatihah, A. L., Fahmi, M. H., Luqman, H. A., Nadiah, S. M.D., Teo, T. M., Riza, H., Idris, A. B. (2019). Effects of Rainfall, Number of Male Inflorescences and Spikelets on the Population Abundance of *Elaeidobius kamerunicus* (Coleoptera: Curculionidae). *Sains Malaysiana* 48(1), 15–21. <https://doi.org/10.17576/jsm-2019-4801-03>
- Fava, W. S., da Silva Covre, W., Sigrist, M. R. (2011). *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(6), 575–584. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.02.001>
- Franz, N. M., Valente, R. M. (2005). Evolutionary trends in Derelomine flower weevils (Coleoptera:Curculionidae) : From associations to homology. *Invertebrate Systematics*, 19(6), 499–530. <https://doi.org/10.1071/IS05026>
- Gottsberger, G., (1989). Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* spp. (Annonaceae) in Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 167(3),165–187. <https://doi.org/10.1007/BF00936404>
- Silberbauer-Gottsberger, I., Vanin, S. A., Gottsberger, G. (2013). Interactions of the cerrado palms *Butia paraguayensis* and *Syagrus petraea* with parasitic and pollinating insects. *Sociobiology*, 60(3), 306–316. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v60i3.306-316>

- Guerrero-Olaya, N. Y., Núñez-Avellaneda, L. A. (2017). Ecología de la polinización de *Syagrus smithii* (Arecaceae), una palma cantarofila de la Amazonia Colombiana. *Revista Peruana de Biología*, 24(1), 43–54. <https://doi.org/10.15381/rpb.v24i1.13102>
- Guisan, A., Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Halinski, R., Garibaldi, L. A., dos Santos, C. F., Acosta, A. L., Guidi, D. D., Blochtein, B. (2020). Forest fragments and natural vegetation patches within crop fields contribute to higher oilseed rape yields in Brazil. *Agricultural Systems*, 180, 102768. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2019.102768>
- Hammer, O., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paelontol. Electron*, 4, 1–9.
- Haran, J., Beaudoin-Ollivier, L., Benoit, L., Kuschel, G. (2020). Revision of the palm-pollinating weevil genus *Elaeidobius* Kuschel, 1952 (Curculionidae, Curculioninae, Derelomini) with descriptions of two new species. *European Journal of Taxonomy*, 684: 1–32. <https://doi.org/10.5852/ejt.2020.684>
- Henderson, A. (1986). A review of pollination studies in the Palmae. *The Botanical Review*, 52(3), 221–259. <https://doi.org/10.1007/BF02860996>
- Henderson, A., Fischer, B., Scariot, A., Pacheco, M. A. W., & Pardini, R. (2000). Flowering Phenology of a Palm Community in a Central Amazon Forest. *Brittonia*, 52(2), 149. <https://doi.org/10.2307/2666506>
- Henkes, J. A., Lebid, T. (2015). Óleo De Dendê Na Produção De Biodiesel: Um Estudo De Caso Das Vantagens E Desvantagens Econômica, Ecológica E Social Da Cultura Desta Oleaginosa Para a Produção De Biodiesel. *Revista Gestão & Sustentabilidade Ambiental*, 4(1), 416. <https://doi.org/10.19177/rgsa.v4e12015416-447>
- Hutchinsona, L. A., Oliver, T. H., Breeze, T. D., Bailes, E. J., Brünjes, L., Campbell, A. J., Erhardt, A., Arjen de Groot, G., Földesi, R., García, D., Goulson, D., Hainaut, H., Hambäck, P. A., Holzschuh, A., Jauker, F., Klatt, B. K., Alexandra-Maria Klein, Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., Krimmer, E., McKerchar, M., Miñarro, M., Phillips, B. B., Potts, S. G., Pufal, G., Radzeviciute, R., Roberts, S. P. M., Samnegård, U., Schulze, J., Shaw, R. F., Tscharrntke, T., Vereecken, N. J., Westbury, D. B., Westphal, C., Wietzke, A., Woodcock, B. A., Garrat, M. P. D. (2021). Using ecological and field survey data to establish a national list of the wild bee pollinators of crops. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 315, <http://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107447>
- Imperatriz-Fonseca, V. L., Canhos, D., Alves, D. A., Saraiva, A. (2012). Polinizadores no Brasil: Contribuição e perspectiva para a biodiversidade, Uso Sustentável, Conservação e Serviços Ambientais. Editora, Universidade de São Paulo

Inocas. 2021. Macauba Project Brazil. Available from <http://www.inocas.com/projects.html> (Ultima consultat: 2021/10/05)

Jiménez Bayón, M. (2009). Los Monocultivos industriales de Palma Africana e sus impactos territoriales. *Sociales e ambientales*. 1–15.

Kill, L. H., da Costa, J. G. (2003). Biologia floral e sistema de reprodução de *Annona squamosa* L. (Annonaceae) na região de Petrolina-PE. *Ciencia Rural, Santa Maria*, 33(5): 851 -856. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782003000500009>

Kirejtshuk, A. G., Couturier, G. (2010). Sap beetles of the tribe mystropini (coleoptera: Nitidulidae) associated with south american palm inflorescences. *Annales de La Societe Entomologique de France*, 46(3–4), 367–421. <https://doi.org/10.1080/00379271.2010.10697676>

Küchmeister, H., Webber, A. C., Silberbauer-Gottsberger, I., Gottsberger, G. (1998). A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 28(3), 217–217. <https://doi.org/10.1590/1809-43921998283245>

Labarca, M. V., Narváez, Z. (2009). Identificación e fluctuación poblacional de insetos polinizadores en palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacquin) en el sur del lago de Maracaibo, estado Zulia, Venezuela. *Revista de La Facultad de Agronomia*, 26(3), 305–324.

Lajos, K., Samu, F., Bihaly, Á. D., Fülöp, D., Sárospataki, M. (2021). Landscape structure affects the sunflower visiting frequency of insect pollinators. *Scientific Reports*, 11(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87650-9>

Lara Vásquez, C. E. (2011). Fenología reproductiva e demografía de la palma *Wettinia kalbreyeri* (Burret) en un bosque altoandino de Colombia. *Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín*, 34. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/7639>

Lattaro, L. H., & Malerbo-Souza, D. T. (2006). Polinização entomófila em abóbora caipira, *Cucurbita mixta* (Cucurbitaceae). *Acta Sciences Agronomic*, 28(4), 563 -568.

Li, K., Tschardtke, T., Saintes, B., Buchori, D., & Grass, I. (2019). Critical factors limiting pollination success in oil palm: A systematic review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 280, 152–160. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.05.001>

Listabarth, C. (1992). A survey of polinitation strategies in the bactridinaide (Palmae). In *Bulletin de l'Institut Français d'études Andines*, 21(2), 669–714.

Listabarth, C. (1996). Pollination of Bactris by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the Palm Breeding Beetles on Pollination at the Community Level. *Biotropica*, 28(1), 69. <https://doi.org/10.2307/2388772>

Maia, A. C. D., do Amaral Ferraz Navarro, D. M., Núñez-Avellaneda, L. A., Carreño-Barrera, J., Iannuzzi, L., Cardona-Duque, J., Nantes, W. A. G. (2021). Methyl acetate, a highly

- volatile floral semiochemical mediating specialized plant-beetle interactions. *Science of Nature*, 108(3). <https://doi.org/10.1007/s00114-021-01731-3>
- Maia, A. C. D., Reis, L. K., Navarro, D. M., do A. F., Aristone, F., Colombo, C. A., Carreño-Barrera, J., Núñez-Avellaneda, L. A., Santos, G. K. N. (2020). Chemical ecology of *Cyclocephala forsteri* (Melolonthidae), a threat to macaúba oil palm cultivars (*Acrocomia aculeata*, Arecaceae). *Journal of Applied Entomology*, 144(1–2), 33–40. <https://doi.org/10.1111/jen.12699>
- Malerbo-Souza, D. T., Tadeu, A. M., Bettini P. C., de Toledo V., (1999). Importância dos insetos na produção de melancia (*Citrullus lanatus* Thunb.) - Thunb.) - Cucurbitaceae Cucurbitaceae. *Acta Scientiarum*, 21(3): 579 -583. DOI: <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v21i0.4289>
- Malerbo-Souza, D. T., de Toledo, V., Stuchi, A. C., de Toledo, J. 2001. Estudo sobre a polinização do quiabeiro, *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench. *Acta Scientiarum*, 23(5): 1281-1285.
- Wolowski, M., Agostini, K., Rech, A. R., Varassin, I. G., Maués, M., Freitas, L., Carneiro, L. T., de Oliveira Bueno, R., Consolaro, H., Carvalheiro, L (2019). *BPBES*, www.bpb.es.net.br
- Maués, M. M., de Sousa, A. L., Miyanaga, R. (2000). Insetos Polinizadores do Cupuaçuzeiro (*Theobroma grandiflorum* (Willd. Ex Sprengel) Schum -Sterculiaceae), no estado do Pará, Brasil. Embrapa, Circular Técnica Nº12.
- Mazzottini-dos-Santos, H. C., Ribeiro, L. M., Mercadante-Simões, M. O., Anna-Santos, S. B. F. (2015). Floral structure in *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): evolutionary and ecological aspects. *Plant Systematics and Evolution*, 301(5), 1425–1440. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1167-9>
- Meléndez, M., Ponce, W. (2016). Pollination in the oil palms *Elaeis guineensis*, *E. oleifera* and their hybrids (OxG), in tropical America. *Agropec. Trop*, 46(1), 102–110. <https://doi.org/10.1590/1983-40632016v4638196>
- Montes Bazurto, L. G., Sánchez, L. Á., Prada, F., Daza, E. S., Bustillo, A. E., Romero, H. M. (2018). Relationships between inflorescences and pollinators and their effects on bunch components in *Elaeis guineensis*, in Colombia. *Journal of Entomological Science*, 53(4), 554–568. <https://doi.org/10.18474/JES18-06.1>
- Montúfar, R., Louise, C., Trabarger, T. (2018). *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés: A neglected palm from the Ecuadorian Amazon. *Revista Ecuatoriana de Medicina e Ciencias Biológicas*, 39(1), 10–18. <https://doi.org/10.26807/remcb.v39i1.584>
- Moraes R., M., Sarmiento, J. (1992). Contribución al estudio de biología reproductiva de una especie de *Bactris* (Palmae) en el bosque de galería (Depto. Beni, Bolivia). *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines*, 21(2), 685–698. <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1442-1984.2001.00061.x>

- Moura, J. I. L., Cividanes, F. J., Dos Santos Filho, L. P., Valle, R. R. (2008). Polinização do dendezeiro por besouros no Sul da Bahia. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 43(3), 289–294. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2008000300001>
- Mousazade, M., Ghanbarian, G., Pourghasemi, H. R., Safaeian, R., Cerdà, A. (2019). Maxent Data Mining Technique and Its Comparison with a Bivariate Statistical Model for Predicting the Potential Distribution of *Astragalus fasciculifolius* Boiss. in Fars, Iran. *Sustainability*, 11(12), 3452–. [doi:10.3390/su11123452](https://doi.org/10.3390/su11123452)
- Navarro-Díaz, H. J., Gonzalez, Samantha L., Irigaray, B., Vieitez, I., Jachmanián, I., Hense, H., Oliveira, J. V. (2014). Macauba oil as an alternative feedstock for biodiesel: Characterization and ester conversion by the supercritical method. *Journal of Supercritical Fluids*, 93, 130 -137. <https://doi.org/10.1016/j.supflu.2013.11.008>
- Núñez-Avellaneda, L. A., Rojas-Robles, R. (2008). Reproductive biology and pollination ecology of the milpesos palm *Oenocarpus bataua* in the Colombian Andes. *Caldasia*, 30(1), 101–125. <https://doi.org/10.2307/23642046>
- Núñez A., L. A., Isaza, C., Galeano, G. (2015). Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. *Revista de Biología Tropical*, 63(1), 35. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i1.13030>
- Núñez, L. A., Bernal, R., Knudsen, J. T. (2005). Diurnal palm pollination by mystropine beetles: Is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution*, 254(3–4), 149–171. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0340-6>
- Núñez, L. A. (2014). Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Colombia. https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/75139?locale-attribute=pt_BR
- Núñez, L. A. Carreño, J. (2016). Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del Moriche (*Mauritia flexuosa*: Arecaceae) en Colombia. In C. Lasso, G. Colonnello, & M. Moraes (Eds.), Serie Recursos Hidrobiológicos e Pesqueros Continentales De Colombia XIV. Morichales, Canaguchales e otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay e Argentina (Instituto, pp. 131–155).
- Oliveira, P., Couturier, G., Beserra, P. (2003). Biología da polinização da palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. *Acta Botânica Brasilica*, 17(3), 343–353. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062003000300002>
- Paulino-Neto, H.F., Oliveira, P.E.A.M. (2006) As anonáceas e os besouros. *Ciência Hoje, São Paulo*, 38, 59-61.
- Peterson, A. T., Soberon, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martinez-Meyer, E. (2011) Ecological niches and geographic distributions: Princeton University Press.

- Picanço, A., Gil, A., Rigal, F., Borges, P. (2017). Pollination services mapping and economic valuation from insect communities: A case study in the Azores (Terceira Island). *Nature Conservation*, 18, 1-25. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.18.11523>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecology Modell*, 190, 231–259.
- Prasetyo, A., Purba, W. O., Susanto, A., (2014). *Elaeidobius kamerunicus*: Application of hatch and carry technique for increasing oil palm fruit set. *Journal of Oil Palm Research*, 26(3), 195 -202.
- Prasetyo, A. E., Perdana-Rozziansha, T. A., Priwiratama, H., Susanto, A., Susanto, A., (2019). Bio-ecological Perspective of *Elaeidobius kamerunicus* Related to Oil Palm Fruit Set Indonesia. *Revista Palmas*, 40, 94 -110.
- Polce, C., Termansen, M., Aguirre-Gutiérrez, J., Boatman, N. D., Budge, G. E., Crowe, A., Garratt, M. P., Pietravalle, S., Potts, S. G., Ramirez, J. A., Somerwill, K. E., Biesmeijer, J. C. (2013). Species distribution models for crop pollination: a modelling framework applied to great Britain. *PLoS ONE*, 8,e76308. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076308>
- Rizali, A., Rahardjo, B. T., Karindah, S., Wahyuningtyas, F. R., Nurindah, S., Bandung., Clough, Y. (2019). Communities of oil palm flower-visiting insects: Investigating the covariation of *Elaeidobius kamerunicus* and other dominant species. *PeerJ*, 2019, 1 -14. [DOI10.7717/peerj.746](https://doi.org/10.7717/peerj.746)
- Romero, H. M., Daza, E., Ayala-Díaz, I., Ruiz-Romero, R. (2021). High-oleic palm oil (Hopo) production from parthenocarpic fruits in oil palm interspecific hybrids using naphthalene acetic acid. *Agronomy*, 11(2). <https://doi.org/10.3390/agronomy11020290>
- Rosa, R. K., Koptur, S., (2013). New findings on the pollination biology of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) in Roraima, Brazil: Linking dioecy, wind, and hábitat. *American Journal of Botany*, 100(3), 613 -621. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200446>
- Sierra-Márquez, J. D., Sierra Márquez, L., Olivero-Verbel, J., (2017). Potencial económico de la palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq). *Agronomía Mesoamericana*, 28(2), 523 [doi:10.15517/ma.v28i2.25927](https://doi.org/10.15517/ma.v28i2.25927)
- Siswanto, Soetopo, D. (2020). Population of oil palm pollinator insect (*Elaeidobius kamerunicus* faust.) at PTP Nusantara VIII Cisalak Baru, Rangkasbitung-Banten. *Earth and Environmental Science*, (418) 012045. <https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1755-1315/418/1/012045>
- Scariot, A., Lleras, E. (1991). Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*, 23(1), 12. <https://doi.org/10.2307/2388683>
- Scariot, A., Lleras, E., Hay, J. D. (1995). Flowering and Fruiting Phenologies of the Palm *Acrocomia aculeata*: Patterns and Consequences. *Biotropica*, 27(2), 168.

<https://doi.org/10.2307/2388992>

- Storti E. (1993). Biologia floral de *Mauritia flexuosa* L. f. na região de Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazónica*, 23(4): 371-381
- Syed, R. A. (1979). Studies on oil palm pollination by insects. *Bulletin of Entomological Research*, 69(2), 213–224. <https://doi.org/10.1017/S0007485300017673>
- Trentini, C. P., Oliveira, D. M., Zanette, C. M., Silva, C., Trentini, C. P., Oliveira, D. M., Zanette, C. M. (2016). Low-pressure solvent extraction of oil from macaúba (*Acrocomia aculeata*) pulp: characterization of oil and defatted meal. *Ciencia Rural*, Santa Maria, 46(4): 725 -731. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20150740>
- Tomlinson, S., Webber, B. L., Bradshaw, S. D., Dixon, K. W., Renton, M. (2017). Incorporating biophysical ecology into high-resolution resto-ration targets: Insect pollinator habitat suitability models. *Restoration Ecology*, 26, 338–347. <https://doi.org/10.1111/rec.12561>
- Yousefi, M., Rafie, M., Shakrine, A., Aziz, A., Samsuzana, Syaril A., Razak, A. B. D., Afifah binti (2020). Introduction of current pollination techniques and factors affecting pollination effectiveness by *Elaeidobius kamerunicus* in oil palm plantations on regional and global scale: A review. *South African Journal of Botany*, 132, 171 -179. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2020.04.017>
- Wahyuni, M., Wagino, Manurung, H., (2020). The Effect of Palm Oil Planting Material Characteristics on the Population of Weevil Pollinator (*Elaeidobius kamerunicus*). *Journal of Physics: Conference Series*, 1542(1). [doi:10.1088/1742-6596/1542/1/012073](https://doi.org/10.1088/1742-6596/1542/1/012073)
- Wurz, A., Grass, I., Grass, I., (2021). Hand pollination of global crops – a systematic review. *Basic and Applied Ecology*, 299 -321. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.08.008>
- Zahari, S., Rusli, R., Hussain, M. H., Jalinas, J. (2019). Survival rate and development of larvae *Elaeidobius kamerunicus* (Coleoptera: Curculionidae) on artificial diets. *Serangga*, 24(1): 126 -141.
- Zulkefli, M., Jamian, S., Adam, N., Jalinas, J., Masri, M. (2021). Evaluation of Artificial Diet on Growth Development of *Elaeidobius kamerunicus* Faust (Coleoptera: Curculionidae). *Serangga*, 26(2): 132 -150.

CAPÍTULO 5.

Avaliação dos visitantes e polinizadores de Macaúba (*Acrocomia aculeata* Jacq. Lodd ex Mart.) em três populações no Cerrado brasileiro.

Avaliação dos visitantes e polinizadores de Macaúba (*Acrocomia aculeata* Jacq. Lodd ex Mart.) em três populações no Cerrado brasileiro.

Javier Carre.o-Barrera¹, Artur Campos D Maia², Luís Alberto Nuñez-Avellaneda³, Carlos Augusto Colombo⁴.

¹⁻⁴ Centro de Recursos Genéticos e Vegetais, Instituto Agronômico de Campinas (IAC) – Curso de Pós-Graduação em Agricultura Tropical e Subtropical, Campinas, Brasil.

²Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brasil.

³Programa de Biología, Universidad de La Salle, Bogotá, Colombia.

RESUMO

Avaliamos alguns aspectos biológicos (comportamento) e ecológicos (composição, diversidade, abundância, constância), dos insetos visitantes florais, e seu rol na polinização em uma população natural, semi-natural e em condições de cultivo de *A. aculeata*. Adicionalmente, comparamos a eficiência reprodutiva (produtividade) das três situações ou populações. Observamos o comportamento dos insetos e coletamos os visitantes florais, durante a fase feminina, como também coletamos insetos para contar o pólen transportado pelos insetos que visitaram flores femininas. O rol dos visitantes de polinização foi estimado a partir do Índice de Valor de importância como polinizador (IVIP), a partir do cálculo das abundâncias, constância e capacidade de transporte de pólen. A produtividade foi calculada a partir da relação do número de frutos produzidos e o número de flores abortadas em diferentes cachos, em cada uma das populações. O momento de chegada dos insetos visitantes florais nas populações natural, semi-natural e no sistema de cultivo de *A. aculeata* se deu preferencialmente entre 17:30 e 20:00 h, com coincidência com o momento da receptividade estigmática. Registrou-se um total 45 espécies de insetos visitantes florais, majoritariamente de espécies da ordem coleóptera (30 spp.), seguido de hymenoptera (10 spp.), e hymenoptera (3 spp.). A população semi-natural foi quem apresentou uma maior diversidade de visitantes florais (35 spp.), seguido da população natural, e com uma menor diversidade no sistema de cultivo (13 sp.). As inflorescências em fase pistilada, teve uma média de visita de 2189 ± 3519.9 insetos ($n=30$), apresentando diferenças significativas nas três populações. *Mystrops debilis* e *Andranthobius*

sp.1 foram as espécies de insetos mais abundantes no qual atingem 96,68%, e apresentaram uma participação maior na polinização nas três populações. Entre as populações, houve diferenças na produtividade, sendo a população de Montes Claros-MG quem apresentou uma maior produtividade (61,91%), seguido de Campinas (47,14 %), e Olaria (38,63%). No estabelecimento de cultivos semi-intensivos, é possível que a produtividade seja afetada pela densidade populacional dos polinizadores, ou por outros fatores, como clima, biologia dos indivíduos e aspectos genéticos, que deveriam ser abordados no futuro.

Palavras chaves: Polinização, Derelomini, Mystropini, eficiência reprodutiva, estação reprodutiva.

1. INTRODUÇÃO

Acrocomia aculeata é uma espécie de palmeira endêmica, e amplamente distribuída em Latino América, encontrando-se desde no norte de México, Costa Rica, Panamá, passando por Colômbia até chegar no sul do Brasil e Argentina (Henderson et al., 1995; Galeano & Bernal, 2010). Todas as partes vegetais dessa palmeira são utilizadas pelas comunidades indígenas e colonos, por exemplo: a madeira é útil na produção de mourões e estacas, o palmito e a seiva utilizando-os como alimento e produção de bebida “Vinho de coyol”, suas folhas para forragem animal, cobertura de casa e extração de fibras usadas na fabricação de linha de pesca e redes e os espinhos como substituto de agulha para coser (Ciconini, 2013; Lorenzi, 2006). Os frutos da macaúba ou corozo popularmente conhecido, são extraídos dois tipos de óleos: da amêndoa é retirado um óleo fino e transparente que representa em torno de 55% do total da massa da amêndoa, rico em ácido láurico (Berton et al., 2013; Ciconini et al., 2013), com um potencial na indústria dos cosméticos. Da polpa o mesocarpo, se caracteriza por apresentar ácidos graxos (Palmítico e Laurionico), com um potencial de mercado na indústria alimentícia, farmacêutica e dos biocombustíveis (Colombo et al., 2018; De Lima et al., 2018).

Acrocomia aculeata caracteriza-se por apresentar um ciclo reprodutivo estacional, com inflorescências protogínica, com polinização entomofilia, polinizada principalmente por espécie besouros *Andranthobius* sp.1(Acalyptini, Curculioninae) e *Mystrops debilis* (*Mystrops*, Nitidulidae) (Carreño-Barrera et al., 2021). O serviço ecossistêmico da polinização de *A. aculeata* é considerada altamente especializada, devido a polinizadores e co-polinizadores, respondem a uma série de estratégias biológicas, fenológicas e químicas exclusivas desta espécie, desenvolvidas para atrair grandes quantidades de insetos (> 3000), e assegurar a captura do pólen, mesmo assegurar taxas altas de produção de frutos em condições naturais, o que apresenta uma clara dependência por seus insetos polinizadores (Carreño-Barrera et al., 2021). Estratégias similares, tem sido usada por outras espécies de palmeiras protogínicas como *Astrocaryum*, *Bactris*, *Socratea*, *Manicaria* (Brieva-Oviedo et al., 2020; Listabarth, 1992, 1996; Oliveira Padilha et al., 2003).

A dependência do serviço da polinização é muito importante para manter a produtividade de algumas espécies de palmeiras economicamente importantes, mesmo para aquelas culturas frutícolas e vegetais polinizadas por coleópteros (Núñez, 2014; BPBES, 2019). Por exemplo *Elaeis guineensis* o dendezeiro, depende exclusivamente do gorgulho *Elaeidobius kamerunicus*, para assegurar a produção de frutos nas grandes extensões de cultivos no mundo todo (Jiménez Bayón, 2009; Meléndez & Ponce, 2016; Moura et al., 2008). A participação dos polinizadores é frequente, constante em populações naturais, seminaturais e em condições de cultivo no Brasil? Os mecanismos de polinização de *A. aculeata* variam em cada uma das populações? Como a participação dos polinizadores nas populações influencia na produtividade ou formação de frutos? Através de análises dos visitantes florais e de produtividade em diferentes populações no Brasil e Colômbia, este capítulo visa fornecer informações relacionadas sobre a diversidade, riqueza de visitantes florais, a variação do rol funcional dos polinizadores, e como estes podem afetar a produtividade nos diferentes tipos de populações neste estudo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi desenvolvido numa população natural, semi-natural e uma população em condição de cultivo no Brasil entre 2017 e 2019. As populações semi-natural e natural, localizam-se, respectivamente, no Centro de Experimental Fazenda Santa Elisa, do Instituto Agrônômico (IAC) (22°51'36,6" S, 47°05'24,3 O), município de Campinas-SP, e no distrito de Vilha Rica Calhau (16°6'55,10"S, 43°53'20,85"O) distante a 50 quilômetros no município de Montes Claros-MG. A população em condição de cultivo está localizada na Fazenda Cachoeira (21°55'9.00"S, 43°58'28.80"O), município de Olaria, no estado de Minas Gerais. Seguindo a classificação climática de Köppen, Campinas apresenta dois tipos de climas: calor subtropical com inverno seco (Cwa) e calor subtropical sem estação seca (Cfa) (Rolim et al. 2007), com uma precipitação média anual de 1381 mm, com uma deficiência hídrica de 16.7 mm nos meses de junho e setembro, e um excedente hídrico de 361,1 mm entre novembro e março. Apresenta uma temperatura média de 23 °C em janeiro e fevereiro, e uma temperatura média de 17.3 em junho e julho, sendo os meses mais frios (Ferreira et al. 2007).

No caso das localidades de Olaria e Vilha Rica Calhau, o clima é tipo tropical de altitude mesotérmico úmido, com invernos frio-seco e chuvas elevadas no verão, com uma precipitação média anual de 1.800 mm, média mensal de 200 -500 mm nos períodos de chuva (novembro-março), e menor de 20 mm na época seca. Apresenta uma temperatura média de 23 °C entre janeiro e fevereiro, e uma temperatura de 12 -15 °C nos meses de junho e julho, sendo os meses mais frios (Rolim et al., 2007; Ferreira, 2007).

O clima é tipo montes-clarenses, caracterizado como tropical (Aw) según a classificação de Köppen, tendo invernos secos e verões chuvosos com temperaturas altas, com uma precipitação média anual de 1086,4 mm, média mensal de 154,1 -249,5 mm nos períodos de chuva (outubro -março), e menor de 0,4 mm na época seca. Apresenta uma temperatura média de 24 °C entre janeiro e fevereiro, e uma temperatura de 20 °C nos meses de junho e julho, sendo os meses mais frios (INMET 2021).

2.2.Espécie de estudo.

Acrocomia aculeata, conhecida popularmente no Brasil como macaúba e na Colômbia como Corozo, é a espécie do gênero com maior distribuição geográfica do gênero, ocorrendo desde a região central do México, passando por toda a América Central e grande parte da América do Sul e maior parte do Brasil (Mobot, 2018; Flora do Brasil, 2020). A espécie pode ser facilmente reconhecida pela grande quantidade de espinhos no estipe, frequente presença dos resquícios da bainha das folhas já caídas, presença de folhas senis e frutos grandes (Lorenzi, 2010). Devido à sua ampla distribuição geográfica, sua utilização é feita de diferentes formas. No México e alguns países da América Central a seiva do estipe é utilizada para fabricação de uma bebida fermentada (Bran, 2013; Hernández et al., 2011). No Brasil os frutos são explorados comercialmente para extração de óleo da polpa para biocombustíveis e da amêndoa para produtos farmacêuticos e indústria de cosméticos (Colombo et al., 2017).

2.3.Insetos visitantes florais nas populações de *A. aculeata*.

Avaliamos o comportamento, a diversidade (composição e riqueza), abundância, frequência e constância dos visitantes florais nas populações no Brasil. O comportamento

dos insetos, foi registrada sobre 10 inflorescências por cada localidade, por um período de 36 horas seguindo a metodologia de Carreño et al., 2021. A Caracterização da diversidade e abundância foram analisadas sobre 30 amostras de visitantes florais, 10 por cada localidade, que correspondem a inflorescência em fase pistilada, de diferentes indivíduos de cada população amostrada. Para coletar as amostras, foi acessado diretamente as inflorescências usando escada de alumínio ou uma armadilha telescópica de 6 metros de comprimento. Cada uma das 30 inflorescências foi ensacada e agitada, para coletar maior número de insetos. Os insetos coletados foram limpos, separados, etiquetados e identificados até o nível taxonômico possível utilizando chaves de identificação como Borror (2004), Gullan (2017), e para táxons mais específicos como Curculionidae utilizamos Anderson (1995, 2002), Morrone (2000), Prena (2005) e Marvaldi & Lanteri (2005) Franz 2005, etc. Para Nitidulidae-Mystropini (Coleoptera): Kirejtshuk, 2009; Kirejtshuk & Coturier, 2010.

Quantificamos o número de espécies de insetos e o número de indivíduos encontrados, no qual calculamos a diversidade aplicando o índice de Shannon-Wiener, Simpson (Magurran, 1987) utilizado o software Past® v.4.02. As abundâncias relativas de cada um dos insetos visitantes florais, calcula-se somando as abundâncias parciais de cada coleta, e cada uma das espécies de insetos foram classificadas da seguinte maneira: i) ***muito abundantes; ii) **abundantes * raro, + esporádico. A frequência dos insetos visitantes florais, expressada em porcentagem, foi calculada dividindo o número de inflorescências no qual a espécie foi coletada, por o número total de inflorescências amostradas (N=10 em cada população). De acordo a seus resultados, as espécies de insetos visitantes florais foram classificadas em quatro categorias: i) espécies muito frequentes (VF), ii) espécies acessórias (AS), iii) casual (OC), iv) espécies esporádicas (SP). A frequência é a participação percentual do número de indivíduos de cada palmeira, em relação ao total coletado (reps, do website 1989), $f = (n_i / N) \times 100$, onde: n_i = Número de indivíduos da espécie i, N = Número total de indivíduos; estabelece-se as classes de frequência para cada espécie, pouco frequente (PF), frequente (F), muito frequente (MF). A constância é a percentagem de ocorrência das espécies na amostragem $C = (c_i / N_c) \times 100$, onde: C= Percentagem de constância, c_i = Número de coletas, onde aparece a espécie i, N_c = Número total de coletas realizadas. De acordo com os resultados, geramos

categorias assim: Espécies constantes (CO) = Presentes em mais de 70% das coletas, Espécies acessórias (AC) = Presentes entre 25-50% das coletas, Espécies ocasionais (OC) = Presentes em menos de 25% das coletas, Espécies esporádicas (S) = Presentes em menos de 25% das coletas.

2.4.Polinizadores efetivos.

O rol dos insetos visitantes florais nas três populações, foi avaliado aplicando o Índice do Valor de importância como polinizador (IVIP), proposto por Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles (2008). O cálculo, é obtido a partir da abundância relativa de cada espécie de insetos nas inflorescências em fase pistilada (AB), sua constância (CO), e eficiência no transporte de pólen (EP), ou seja, o número médio de grãos de pólen dos indivíduos transportados em fase pistilada, onde $IVIP = AP \times CO \times EP$. As abundâncias relativas de insetos visitantes florais em inflorescências na fase pistiladas, foram definidas como o número médio de espécimes nas amostras analisadas ($N = 10$ por localidade). Para determinar o EP de cada espécie de inseto visitante, capturamos indivíduos que visitavam a inflorescência em fase pistilada, num tubo tipo Eppendorf de um 1 ml em etanol a 70%. O pólen era separado seguindo a metodologia de Pascual & Cano (1988), modificada em Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles (2008). O valor de EP de cada inseto visitante foi determinado como a média de grãos de pólen em 30 indivíduos, em cada uma das populações. A partir do IP, calculamos o índice de valor de importância relativa (RI), ou a razão percentual dos valores de IP para cada espécie sobre a soma dos valores de IP de todas as espécies, onde $RI = (PI_{ind} / \sum PI) \times 100$. Com base nos valores de RI obtidos em todas as estações reprodutivas, definimos como espécies polinizadoras eficazes com participação relativa na polinização acima de 1%. Classificamos como polinizadores principais aquelas espécies cuja participação relativa na polinização excedeu 10%. Espécies cujos RI variaram entre 1–10% foram classificadas como polinizadores acessórios.

2.5.Produtividade das populações

Com base no conceito de eficiência reprodutiva de Wiens et al. (1987), definido como o número de óvulos que sobrevivem para se reproduzir com sucesso ou de sementes que entram no meio ambiente, avaliamos o sucesso reprodutivo das três populações em A.

aculeata como a porcentagem de flores femininas produzidas por um indivíduo e o total de frutos maduros formados. Para isso, 30 indivíduos foram selecionados aleatoriamente em cada população. Em seguida, as ráquulas foram separadas da raque, e contados o número de frutos formados e o número de flores femininas abortadas com base nas cicatrizes encontradas nas ráquulas. A eficiência foi calculada como a razão entre o número de frutos formados e o número total de flores femininas produzidas pela inflorescência. A eficiência média foi calculada para cada uma das três populações de acordo com a fórmula proposta por (Dafni, 1992) como segue: i) baixa eficiência, valores que variam entre 0-30%; ii) eficiência média, valores que variam entre 30–55%, iii) eficiência elevada, valores acima de 55%. Os testes U de Mann-Whitney foram realizados para avaliar as diferenças na produção de frutos, flores e abortos nas três populações reprodutivas, o software GraphPad Prism® versão 9.0.

3. RESULTADOS

3.1. Insetos visitantes florais nas populações de *A. aculeata*.

O tempo de chegada dos insetos visitantes florais nas populações natural, semi-natural e no sistema de cultivo de *A. aculeata*, foi as 17:30 e 20:00 h, que coincide no momento da receptividade estigmática. Registra-se um total 45 espécies de insetos visitantes florais, com o maior número de espécies na ordem coleóptera (30 spp.), seguido de hymenoptera (10 spp.), e himenoptera (3 spp.) Tabela 1. Pequenos gorgulhos das flores (Curculionidae, Derelomini; 7 spp., e Braidinae, 5 spp.), seguido de outras famílias de besouros (Staphylinidae, 4 spp.) e abelhas sem ferrão (Meliponina, Trigona, 5 spp.), foram as famílias mais diversas (Tabela 1). A população de Campinas-SP (Semi-natural) concentrou o maior número de espécies de visitantes de insetos (35 spp.; Figura 1A), com diferenças significativas entre as populações ($U_{Cam-Mcl}$:0,0001, $U_{Cam-Ola}$: 0,0232, e $U_{Mcl-Ola}$:0,0018; $p > 0,05$), apresentando um menor número de insetos nas populações em condições de cultivo (13 spp.; Figura 1A).

As inflorescências em fase pistilada, teve uma média de visita de 2189 ± 3519.9 insetos ($n=30$) Figura1B, evidenciando diferenças significativas nas abundâncias dos insetos visitantes das inflorescências de *A. aculeata* nas populações naturais e

seminaturais, com a população em condições de cultivo ($U_{\text{Cam-Mcl}}:0,7394$, $U_{\text{Cam-Ola}}:0,0232$, e $U_{\text{Mcl-Ola}}:0,0068$; $p > 0,05$). Do amplo espectro de insetos visitantes que chegaram a *A. aculeata*, os pequenos gorgulhos (*Andranthobius* sp.1) e besouros (*Mystrops debilis*), foram os mais abundantes visitantes, no qual atingem 96,68% dos insetos coletados nas populações (Figura 1B). Da diversidade de insetos que chegam na fase pistilada, somente 6 espécies são eficientes no transporte de pólen (Tabela 2, Figura 1B). Somente duas espécies de insetos *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1, tiveram uma maior participação na produtividade das populações (Figura 1C, D), sendo os principais polinizadores, no entanto, a participação dos outros polinizadores foram de 0,5 ao 0.8 % (Tabla 2).

Tabela 1. Espécies de insetos coletadas em inflorescências de *Acrocomia aculeata* durante a fase pistilada da antese em três estações reprodutivas sucessivas (setembro de 2014 a agosto de 2017) em uma população natural na Orinoquia colombiana. São mostrados os valores de abundância média dos espécimes coletados por inflorescência (N = 5 inflorescências por estação) e as abundâncias percentuais relativas. As frequências relativas de cada espécie, calculadas como a razão entre o número de inflorescências em que uma espécie foi coletada e o número total de inflorescências amostradas, são indicadas como: *** espécies muito frequentes, quando presentes em mais de 85% das coleções ; ** espécies frequentes, presentes em 60 - 85% das coleções; * espécies ocasionais, presentes em 40 - 59% das coleções; + espécies esporádicas, presentes em menos de 40% das coleções; e - ausente. Os táxons em negrito foram classificados como polinizadores eficazes com base nos valores de Importância Relativa (IRP) calculados (consulte a seção Material e Métodos e a Tabela 3 para detalhes). Obs. Os valores medianos calculados para as seguintes espécies foram nulos para todas as estações reprodutivas e, portanto, não foram listados: *Pachymerus cardo* (Chrysomelidae), *Trigona* sp.3 (Apidae), *Gnamptogenys* sp. e *Pachycondyla* sp. (Formicidae), *Polybia* sp. e *Vespidae* sp. (Vespidae) e *Drosophila* sp.2 (Drosophilidae).

		Abundância			Frecuencia			Eficiência			IRP		
		Cam	Mcl	Ola	Cam	Mcl	Ola	Cam	Mcl	Ola	Cam	Mcl	Ola
	Especie												
	BRUCHIDAE												
1	<i>Pachymerus cardo</i>	0,4	0,1	-	OC	OC	-	-	-	-	0,0000023	0	-
	CARABIDAE												
2	sp. 2	0,5	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-	-
3	sp. 10	-	0,1	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-
4	sp. 11	-	0,1	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-
5	sp. 16	-	-	11,8	-	-	AS	-	-	-	0	-	0
6	sp. 23	0,7	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-	-
	CURCULIONIDAE												
	Acalyptini												
7	sp. 1	1,3	0,2	-	OC	OC	-	-	-	-	-	0	-
8	sp. 2	0,6	1,3	-	OC	AS	-	-	-	-	-	0,0009	-

9	sp. 4	0,5	0,1	-	OC	OC	-	-	-	-	-	0	-
10	<i>Adranthobius</i> sp.1	1029	885	251,6	VF	VF	VF	COP	COP	COP	31,59	36,33	19,45
11	<i>Celetes</i> sp.1	1,1	1,4	-	OC	OC	-	-	-	-	0,00098	0,00097	-
12	<i>Celetes</i> sp. 2	3,9	1,4	0,8	VF	AS	OC	-	-	-	0,004	0,0009	0,002
13	<i>Phyllotrox</i> sp.1	158,8	0,5	1,4	VF	OC	AS	PEV	-	-	0,78	0,00026	0,003
	Baridinae												
14	sp. 1	2,4	-	0,25	OC	-	AS	-	-	-	8,42E-05	0	2E-05
15	sp. 2	1,9	-	-	OC	-	-	-	-	-	4,44E-05	-	-
16	sp. 3	1,6	0,1	0,6	OC	OC	AS	-	-	-	0	0	4E-05
17	sp. 4	1,125	-	-	AS	-	-	-	-	-	0	-	-
18	sp. 5	0,5	-	-	OC	-	-	-	-	-	7,31E-06	-	-
	Cholini												
19	<i>Cholus</i> sp.1	0,4	0,3	-	OC	OC	-	-	-	-	8,89E-05	3,23E-06	-
	NITIDULIDAE												
20	<i>Mystrops debilis</i>	1966	1905	1091,4	VF	VF	VF	POP	POP	POP	66,24	63,65	80,4
21	<i>Mystrops</i> sp.1	8,5	-	-	AS	AS	-	-	-	-	0,017	0	-
	BIPHYLIDAE												
22	<i>Diplocoelus</i> sp.1	151,1	0,3	9,1	VF	OC	AS	PEV	-	-	0,81	3,23E-06	0,106
	STAPHYLINIDAE												
23	<i>Athetini</i> sp.1	40,5	-	5,8	AS	OC	AS	-	-	-	0	-	0
24	<i>Philonthus</i> sp.1	1,2	-	-	AS	-	-	-	-	-	0	-	-
25	<i>Coproporus</i> sp.1	4,9	3,6	-	OC	AS	-	-	-	-	0	0	-
26	<i>Xanthopygus</i> sp.1	0,4	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-	-
	CHRYSOMELIDAE												
27	Chrysomelidae sp.3	0,5	0,4	-	OC	OC	-	-	-	-	0	0	-
28	<i>Diabrotica balteata</i>	0,37	0,5	-	OC	OC	-	-	-	-	0	0	-
	DYNASTINAE												
29	<i>Cyclocephala frosteri</i>	82,9	1	-	VF	OC	-	PEV	-	-	0,52	0,001	-
30	<i>Cyclocephala amazona</i>	7,9	-	-	VF	-	-	-	-	-	0,014	0,00191	-
	HYMENOPTERA												
	APIDAE												
31	<i>Apis meliphora</i>	1,3	0,3	-	OC	OC	-	-	-	-	0,00037	3,20E-06	-
	Meliponinae												
32	<i>Trigona</i> sp.1	2,7	1,7	-	OC	OC	-	-	-	-	0,002	0,0036	-

33	<i>Trigona</i> sp.2	-	1,1	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-
34	<i>Trigona</i> sp.3	-	0,1	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-
35	<i>Trigona</i> sp.4	-	-	0,8	-		AS	-	-	-	-	-	2E-04
	BRACONIDAE												
	Ceraphronidae												
36	sp.1	15,7	0,1	14,6	OC	AS	VF	-	-	-	0,003	0	0,02
37	sp.2	4	-	1,1	OC	-	OC	-	-	-	0,0003	-	0
38	sp.3	8,4	-	-	OC	-	-	-	-	-	0,0005	-	-
	HEMIPTERA												
39	sp.1	1,2	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-	-
40	sp.2	4,6	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-	-
41	sp.6	-	0,4	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-
	Formicinae												
42	sp.1	-	0,1	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-
43	sp.2	-	0,3	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-
	DIPTERA												
44	<i>Drosophilla</i> sp.1	7,5	0,5	5,1	OC	OC	AS	-	-	-	0	5,02E-05	0,009
	BLATTIDAE												
45	sp.1	-	0,1	-	-	OC	-	-	-	-	-	0	-

3.2. Produtividade das populações

Entre as populações, houve diferenças significativas na produtividade ($U=0.001$, $p>0.05$), sendo a população de Montes Claros-MG quem apresentou uma maior produtividade (61,91%) seguido de Campinas (47,14 %), e Olaria (38,63%) Figura 1D.

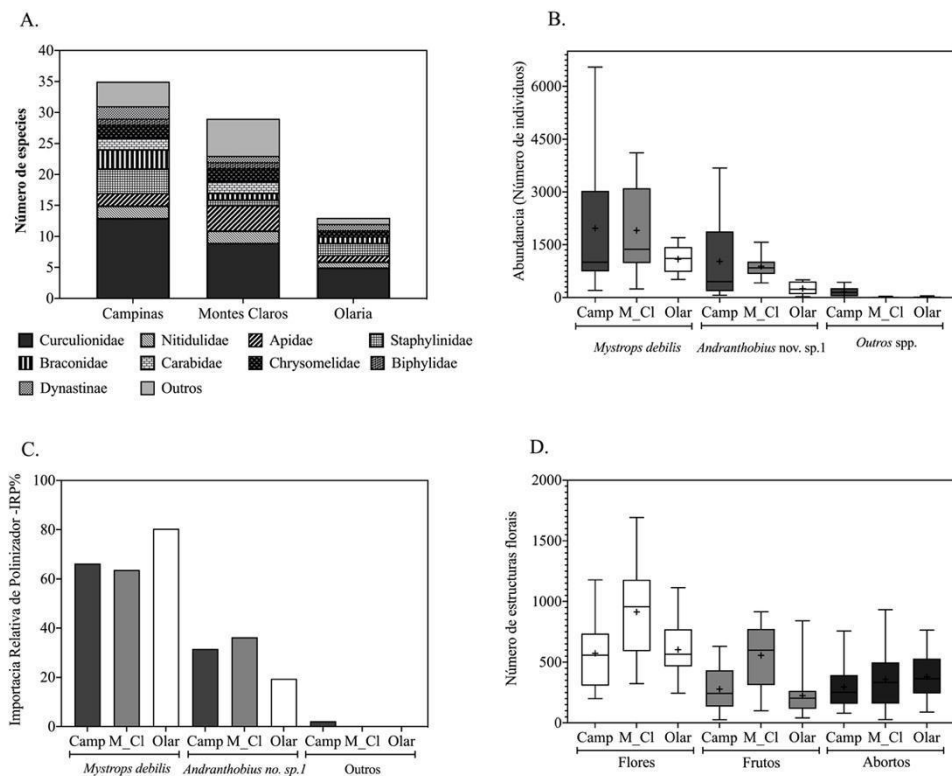


Figura 1. Avaliação dos visitantes florais e polinizadores de *Acrocomia aculeata* em três populações, localizadas em Campinas-SP (Camp), Montes Claros-MG (MCl), e Olaria-MG (Olar), no Cerrado Brasileiro. A. Composição taxonômica dos principais grupos de insetos visitantes florais., B. Box plot da média das abundâncias dos insetos visitantes florais nas inflorescências por população, C. Importância relativa de cada polinizador (%IRP), D. Média do número de flores pistiladas produzidas, frutos formados e abortos.

4. DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo indicam que, em populações naturais de *A. aculeata* no Brasil (BR: 61,91%), e Colômbia (COL: 65%) apresentam altas taxas de produtividade, com uma baixa taxa na população em condições de cultivo (BR: 38.63%), resultados que são semelhantes aos relatados por Scariot et al. em 1991 e Brito 2018, em populações semi naturais no Cerrado Brasileiro. Ao contrário de algumas espécies de *Attalea* (Núñez 2014), podemos considerar que *A. aculeata* é altamente produtiva, em relação a outras espécies de palmeiras de importância econômica, como *Oenocarpus*, *Mauritia*, *Bactris*, *Syagrus* entre outras (Núñez et al., 2015; Núñez & Carreño, 2013, 2017; Brieva-Oviedo et al., 2020).

A palmeira macaúba *A. aculeata*, caracteriza-se por ser uma espécie com um ciclo reprodutivo estacional, o qual podem ser diferenciais ao longo de sua distribuição geográfica. Por exemplo, Carreño et. al. 2021, reportaram que as populações naturais da Colômbia, o ciclo reprodutivo inicia no mês de dezembro, com pico em março e finalizando em maio. No caso de algumas populações do Brasil (Scariot et. al., 1991; Berton, 2013; Carreño et al., dados sem publicar), o ciclo reprodutivo pode iniciar em setembro ou outubro, com pico entre novembro e dezembro, finalizando em janeiro. As populações de *A. aculeata*, apresentaram mecanismos reprodutivos altamente especializados e coordenados que permitiram a atração de seus insetos polinizadores que transferem o pólen, e desta forma manter a produtividade nas populações tanto na Colômbia quanto no Brasil (Carreño et al., 2021; neste trabalho).

No momento da abertura da espata dos indivíduos de *A. aculeata*, as inflorescências são estruturas de cor amarela creme brilhante, que apresentam dicogamia de tipos protoginia, com flores pistiladas junto com flores estaminadas (triadas) e flores masculinas agrupadas no ápice de suas ráquulas (Scarito et al., 1991; Brito, 2018; Berton et al., 2013; Carreño et al., 2021). A atividade das flores pistiladas é efêmera (12 hrs aprx.) portanto, nos tecidos das flores pistiladas (pétalas) existem órgãos especializados chamados osmóforos responsáveis de sintetizar e volatilizar compostos orgânicos voláteis (CORs) (Maia et al. 2021), que permitem a atração de seus polinizadores e outros grupos de insetos visitantes florais (Carreño et al., 2021).

O mecanismo de atração desenvolvido pelas inflorescências de *A. aculeata* tem sido considerado altamente especializado, já que permite que se chegue a uma grande diversidade e quantidade de insetos nas inflorescências (Carreño et al., 2021). Nas populações da Colômbia e no Brasil, foram reportados entre 18 a 46 espécies de insetos visitantes, sendo os coleópteros e himenópteros os grupos mais diversos (Carreño et al., 2021; este trabalho). *Andranthobius* sp.1 (Derelomini, Acalyptini) *Mystrops debilis* (Mystropini; Nitidulidae) e *Cyclocephala forsteri* (Cyclocephala; Melolonthidae, Cyclocephalini), foram as espécies mais abundantes e predominantes, ocupando o 98% dos indivíduos coletados, padrão que se repetia em todas as populações deste estudo.

Scariot et al., 1991; Brito, 2018; Berton et al., 2013; e Carreño et al., 2021; asseguram que *A. aculeata*, apresentam um sistema reprodutivo principalmente alogâmico, mediado principalmente coleópteros (cantarofilia). Mas, Carreño et. al em 2021, definiram que os principais polinizadores de *A. aculeata*, em populações naturais foram *Andranthobius* sp.1 e *Mystrops debilis*, junto com um seletivo grupo de Co-polinizadores (*Andranthobius* sp.2, *Grasidius* sp.1, *Phyllotrox* sp.1, *Andranthobius* sp.3, *Mystrops* sp.2, e *Cyclocephala forsteri*). No Brasil, os principais polinizadores em três tipos de populações (naturais, semi-naturais, e em condições de cultivo) foram *Mystrops debilis* e *Andranthobius* sp.1, o que evidencia uma mudança no rol funcional dos principais polinizadores, e de alguns co-polinizadores, o que permitem assegurar os altos índices de produtividade nas populações tanto na Colômbia quanto no Brasil.

Mystrops debilis e *Andranthobius* sp. 1 apresentam ampla distribuição, que coincidem com a distribuição de sua palmeira hospedeira (Figura 7, Capítulo 2), mas como uma associação diferencial de tipo generalista é especialista. Os resultados deste estudo indicaram que *M. debilis* está presente em 21 espécies de palmeiras de 5 gêneros (Figura 6, Cap-3), o que indica ser uma espécie polífaga, como uma ampla capacidade de adaptação. No caso de *Andranthobius* sp. 1, é considerado altamente especialista, já que não se evidenciou associação com outras espécies de palmeiras, nem com suas espécies com-genericas *Acrocomia totai* e *Acrocomia intumescens* (Carreño et al., Dados sem publicar). O gênero *Andranthobius* (Acalyptini: Curculionidae), é um pequeno

grupo de insetos constituído por sete espécies de gorgulhos associados a inflorescências de palmeiras, que em certas espécies que cumprem o rol como polinizador, no caso de *Andranthobius palmarum* em *Bactris gasipaes* (Mora-Urpí & Solis, 1980; Mora-Urpí et al., 1997), e em algumas espécies de *Andranthobius* não identificadas em *Oenocarpus bataua* (Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles, 2008) e em *Acanthococos emensis*. De acordo com a exaustiva revisão taxonômica, podemos considerar que *Andranthobius* sp.1, seria a oitava espécie deste género de gorgulhos pouco explorado e importante em certas espécies de palmeiras de importância econômica.

Temos evidenciado, que os mecanismos de polinização na maioria das espécies de palmeiras Neotropicais, são altamente especializados, os quais pequenos besouros dos géneros *Mystrops* (Mystropini: Nitidulidae) e pequenos gorgulhos Acalyptini (Curculioninae: Acalyptini), que por sua vez, são mantidos temporal e geograficamente (Núñez 2014). Por exemplo, Núñez & Carreño (2016) demonstraram que os polinizadores da palmeira buriti ou “morighe” (*Mauritia flexuosa*), *Mystrops dalmasi*, *Grasidius* spp, *Phytotribus* sp. e *Celestes* sp., estavam presentes em todas as populações em nível local na Colômbia e regionalmente, encontrando-os no Brasil, Equador, Peru e Venezuela. Padrão que se repete em outras espécies, como *Oenocarpus bataua*, *O. minor* (Núñez et al., 2015), *Ceroxylon sasaimae*, *Attalea butyracea*, *A. insignis* e *A. maripa* (Núñez, 2014) e *Elais guineensis* e *Elais oleifera* (Meléndez & Ponce, 2016).

5. CONCLUSÕES

De acordo com o exposto, podemos concluir que: 1. *A. aculeata*, tem desenvolvido uma estratégia de atração altamente eficiente, o que permite assegurar altas taxas de produtividade entre 38-65%, com pequena variação no tempo, 2. O papel funcional dos polinizadores *Andranthobius* sp.1 e *M. debilis* pode variar dependendo da localização das populações, 3. O tipo de associação dos principais polinizadores apresenta uma vantagem muito importante do ponto de vista agrônomo, já que dá dicas sobre a maneira correta do manejo das plantações a escala comercial.

6. REFERÊNCIAS

- Anderson, R. S. (1995). An evolutionary perspective on diversity in Curculionidae. *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 14, 103-114.
- Anderson, R. (2002). The Dryophthoridae of Costa Rica and Panama: Checklist with keys, new synonymy and descriptions of new species of *Cactophagus*, *Mesocordylus*, *Metamasius*, and *Rhodobaenus* (Coleoptera: Curculionoidea). *Zootaxa*, 80, 1-94.
<http://doi.org/10.11646/zootaxa.80.1.1>
- Berton, L. H. C. (2013). Diversidade, estimativas de parâmetros genéticos e seleção de genótipos elite de macaúba (*Acrocomia aculeata*). 163 f. Tese (Pós-graduação em Agricultura Tropical e Subtropical), Centro de Recursos Genéticos Vegetais, Instituto Agrônomo de Campinas, São Paulo.
- Berton, L. H. C., de Azevedo Filho, J. A., Siqueira, W. J., Colombo, C. A. (2013). Seed germination and estimates of genetic parameters of promising macaw palm (*Acrocomia aculeata*) progenies for biofuel production. *Industrial Crop and Production*, 51, 258-266.
<https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.09.012>
- Borror, D. J., Johnson N. F., Triplehorn, C. A. (2004). Introduction to the study of insects, 7 edn. Saunders College Publishing, USA
- Bran, C. (2013). ‘Coyoleras’ alistan vino para Semana Santa in: La Nación Entretenimiento. Ed. 27/03/2013. San José, Costa Rica: Grupo Nación S.A.
- Brieva-Oviedo, E., Maia, A. C. D., Núñez, L. A. (2020). Pollination of *Bactris guineensis* (Arecaceae), a potential economically exploitable fruit palm from the Colombian Caribbean. *Flora*. <http://doi.org/269:151628>. doi:10.1016/j.flora.2020.151628
- Brito, A. (2013). Biologia reprodutiva de Macaúba: Floração, polinizadores, frutificação e conservação de pólen. Teses de doutorado: Universidade Federal de Viçosa, 47 f. 2013. Tese (Pós-Graduação em Genética e Melhoramento) -Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.
- Caldara, R., Franz, N. M., Oberprieler, R. G. (2014). Curculioninae Latreille, 1802. In B. R. editores. Leschen R. A. B. (Ed.), Handbook of Zoology. Arthropoda: Insecta: Coleoptera, Beetles. *Morphology and Systematics (Phytophaga)*, 3, 589–628.
- Carreño-Barrera J., Maia, D. A. C., Colombo, C., Núñez-Avellaneda L. A. (2021). Co-pollination, fidelity and efficiency over time: small beetles and the reproductive success of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the Colombian Orinoquia. *Botanical Letters*, <https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1893215>
- Ciconini, G., Favaro, S. P., Roscoe, R., Miranda, C. H. B., Tapeti, C. F., Miyahira, M. A. M. Naka, M. H. (2013). Biometry and oil contents of *Acrocomia aculeata* fruits from the Cerrados and Pantanal biomes in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Industrial Crops and Products*, 45, 208-214. <http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.12.008>

Climate-data (2020). Disponível em: [www. /pt.climate-data.org/](http://www.pt.climate-data.org/)

Colombo, C. A., Berton, L. H. C., Díaz, B. G., Ferreira, R. A. (2018). Macaúba: a promising tropical palm for the production of vegetable oil. OCL, 25(1), 2-9. <https://doi.org/10.1051/ocl/2017038>

de Lima Evangelista, N., Carvalho, A., Meerow, A. W., Manfrin, M. H. (2018). A review of the palm genus *Acrocomia*: Neotropical green gold. In *Organisms Diversity and Evolution*, Vol. 18(2), 151–161. <https://doi.org/10.1007/s13127-018-0362-x>

Dafni, A. 1992. Pollination ecology: a practical approach. Oxford: Oxford University Press.

Ferreira, I. C. M., Coelho, R. M., Torres, R. B., Bernacci, L. C. (2007). Solos e vegetação nativa remanescente no município de Campinas, SP. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 2(9): 1319-1327. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2007000900014>

Franz, N. (2005). Towards a phylogenetic system of derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Systematic Entomology*, 31(2), 1-68. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2005.00308.x>

Galeano, G., Bernal, R. (2010). Palmas de Colombia-Guía de Campo. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Gullan, P. J. (2017). Insetos: fundamentos da entomologia / P.J. Gullan, P.S. Cranston; 5. Ed. – Rio de Janeiro: Roca.

Henderson, A., Galeano, G., Bernal, R. (1995). Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Hernández, B. C. R., Hernández, J., Verduzco, J. E. G. A., Frier, J. P., Barrios, E. P., Martínez M. A. G. (2011). Importancia agroecológica del coyul (*Acrocomia mexicana* Karw. ex Mart.). *Estudios Sociales*, 21 (41).

Jiménez Bayón, M. (2009). Los Monocultivos industriales de Palma Africana e sus impactos territoriales sociales e ambientales. 1–15.

Kirejtshuk, G. A., Couturier, G., (2009). Species of *Mystropini* (Coleoptera, Nitidulidae) Associated with Inflorescence of Palm *Ceroxylon quindiuense* (KARST.) H. WENDL. (Arecaceae) from Peru. *Japan Journal Systematic Entomology*, 15(1), 57–77

Kirejtshuk A, e Couturier G (2010). Sap beetles of tribe *Mystropini* (Coleoptera: Nitidulidae) associated with south American palm inflorescences. *Annales de la Société entomologique de France*, 46 (3-4): 367 -421. <https://doi.org/10.1080/00379271.2010.10697676>

Listabarth, C. (1992). A survey of polinitation strategies in the bactridinaide (Palmae). In *Bulletin de l'Institut Français d'études Andines*, 21(2), 669–714.

- Listabarth, C. (1996). Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the Palm Breeding Beetles on Pollination at the Community Level. *Biotropica*, 28(1), 69. <https://doi.org/10.2307/2388772>
- Lorenzi, G. M. A. (2006). *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd ex Mart– Arecaceae: bases para o extrativismo sustentável. (Tese de Doutorado em Produção Vegetal), Curitiba, UFPR, 156 p.
- Lorenzi, H., Noblick, L. R., Kahn, F., Ferreira, E. (2010). Flora brasileira: Arecaceae (Palmeiras). Nova Odessa: Instituto Plantarum, 382 p.
- Magurrán, A. E. (1989). Diversidad Ecológica y su Medición. Ediciones Vedra, Barcelona
- Marvaldi, A. E., Lanteri, A. A. (2005). Key to higher taxa of South American weevils based on adult characters (Coleoptera, Curculionoidea). *Revista Chilena de Historia Natural*, 78(1), 65–87. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2005000100006>
- Meléndez, M. R., Ponce, W. P. (2016). Pollination in the oil palms *Elaeis guineensis*, *E. oleifera* and their hybrids (OxG), in tropical America. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 46 (1), 102 -110. <https://doi.org/10.1590/1983-40632016v4638196>
- Mobot (2021). Disponível em: www.tropicos.org
- Mora-Urpí, J. e Solis, E.M. (1980) Polinización en *Bactris gasipaes* H. B. K. (Palmae). *Revista de Biología Tropical*, 28, 153– 174.
- Mora-Urpí, J., Weber, J. C., Clement, C. R. (1997) Peach palm. *Bactris gasipaes* Kunth. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops. 20. *Institute of Plant Genetics and Crop Plant*, <http://dx.doi.org/10.4067/s0716-078x2005000100006>
- Moura, J. I. L., Cividanes, F. J., Dos Santos Filho, L. P., Valle, R. R. (2008). Polinização do dendezeiro por besouros no Sul da Bahia. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 43(3), 289–294. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2008000300001>
- Morrone, J. J. (2000). Mexican weevils (Coleoptera: Curculionoidea): a preliminary key to families and subfamilies. *Acta Zoológica Mexicana*, 80, 131–141.
- Núñez, L. A., Rojas, R. (2008). Biología Reproductiva y Ecología de la Polinización de las palmas Milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes Colombianos. *Caldasia*, 30(1), 101-125.
- Núñez, L. A., Carreño, J. (2013). Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. Capítulo 9. Pp. 121-152. En: Lasso, C. A., A. Rial e V. González-Boscán. (Editores). 2013. VII. Morichales y Canaguachales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia -Venezuela. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.

- Núñez, L. A. (2014). Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. 348 f. Tese. Universidad Nacional de Colombia Facultad de Ciencias Bogotá DC.
- Núñez, L. A., Isaza, I., Galeano, G. (2015). Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. *Revista Biología Tropical*, 63(1), 35-55. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i1.13030>
- Núñez, L. A., Carreño, J. (2016). Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del Moriche (*Mauritia flexuosa*: Aracea) en Colombia, in: Lasso CA, Colonnello G, Moraes M. (Eds) XIV. Morichales, Canaguachales y otros Palmares inundables de Suramerica, Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay, y Argentina, Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, pp. 131-155.
- Núñez-Avellaneda, L. A., Carreño, J. I. (2017) Polinización por abejas en *Syagrus orinocensis* (Arecaceae) en la Orinoquia colombiana. *Acta Biológica Colombiana*, 22, 221–233. <https://doi.org/10.15446/abc.v22n2.58925>
- Oliveira Padilha de, M. do S., Couturier, G., Beserra, P. (2003). Biologia da polinização da palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 17(3), 343–353. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062003000300002>
- Pascual, M., Cano, J. M. (1988). Estimación de la carga polínica em escarabaeidos antófilos (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Elitrón* 2: 25–29.
- Prena, J. (2005). The Middle American species of *Embates* Chevrolat (Coleoptera: Curculionidae: Baridinae). *Zootaxa*, 1100: 1-151. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1100.1.1>
- Rolim, G. S., Camargo, M. B. P., Lima, D. G., Moraes, J. F. L. (2007). Classificação climática de Köppen e de Thornthwaite e sua aplicabilidade na determinação de zonas agroclimáticas para o estado de São Paulo. *Bragantia*, 66(4), 711-720. <http://doi.org/10.1590/S0006-87052007000400022>
- Scariot, A. O., Lleras, E., Hay, J. D. (1991). Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*, 23(1), 12. <https://doi.org/10.2307/2388683>
- Wolowski, M., Agostini, K., Rech, A. R., Varassin, I. G., Maués, M., Freitas, L., Carneiro, L. T., de Oliveira Bueno, R., Consolaro, H., Carvalheiro, L. (2019). *BPBES*. www.bpb.es.net.br
- Wiens, D., Calvin, C. L., Wilson, C. A., Davern, C. I., Frank, D., Seavey, S. R. (1987). Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia*, 71, 501 -509.