

**UNIVERSIDAD DE PANAMÁ  
VICERRECTORIA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO  
PROGRAMA CENTROAMERICANO DE MAESTRIA EN ENTOMOLOGÍA**



**“ESPECIFICIDAD DE ESCARABAJOS LONGICORNIOS (COLEOPTERA  
CERAMBYCIDAE) DE ACUERDO A LA FILOGENIA DEL HOSPEDERO Y LA  
LUMINOSIDAD EN UN BOSQUE TROPICAL”**

**POR**

**ALFREDO ENRIQUE LANUZA GARAY**

**3-711-2395**

**TRABAJO DE GRADUACIÓN  
PRESENTADO PARA OPTAR POR EL  
TÍTULO DE MAGISTER EN CIENCIAS  
CON ESPECIALIZACIÓN EN  
ENTOMOLOGÍA**

**2015**

ST

**"ESPECIFICIDAD DE ESCARABAJOS LONGICORNIOS (COLEOPTERA:  
CERAMBYCIDAE) DE ACUERDO A LA FILOGENIA DEL HOSPEDERO Y LA  
LUMINOSIDAD EN UN BOSQUE TROPICAL"**

**TESIS**

**Sometida para optar por el título de Magister en Ciencias con Especialización en  
Entomología**

22 SEP 2015

**VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO**

**APROBADO:**

Asesor: Rector E.B.  
Jurado: Roberto Cambra T.  
Jurado: [Signature]

Obsequio

## **DEDICATORIA**

Dedico esta tesis primeramente a Dios quien ha sido mi fortaleza en los momentos de prueba. A mi esposa Ursula Vargas Cusatti quien siempre estuvo dándome ánimos y alentándome a culminar esta etapa, a mis padres Carmen Cecilia Garay y Alfredo Enrique Lanuza Ibarra quienes siempre han estado junto a mí apoyándome en todo momento. A una de las personas más importantes de mi vida mi hijo Diego a quien le dedico este trabajo y por quien he hecho este esfuerzo, a mis compañeros y amigos de la maestría, especialmente a Jorge, Xavier, Mauricio, Altagracia, Susana y Janeth, quienes siempre estuvieron listos para brindarme toda su ayuda. Finalmente, a todos los profesores que durante la maestría influyeron de una u otra forma en mi formación a todos y cada uno de ellos les dedico cada una de las páginas de esta tesis.

Alfredo E. Lanuza Garay

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco primeramente a mi asesor de tesis, Profesor Hector Barrios por su dedicacion quien con sus conocimientos experiencia paciencia y motivación me ayudo a culminar este trabajo de igual forma al profesor Enrique Medianero por sus recomendaciones a este estudio y su vision critica en muchos aspectos relevantes en el desarrollo del mismo

De igual forma agradecemos al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales en especial Dr Stanley Heckadon-Moreno, así como Illia Grenald, Jorge Morales, Gabriel Thomas, en especial a Gilberto Chambers y a todo el personal del Laboratorio Marino de Punta Galeta quienes cumplieron un papel fundamental en aspectos logísticos de la investigación

A la Autoridad Nacional de Ambiente, por brindar el apoyo con los permisos necesarios, a los guardaparques de la estación de ANAM-Galeta por su apoyo en la logística de campo durante este proyecto, a las estudiantes Diosveira Gonzalez, Lorena Gonzalez, Yosmery Loredon, Nelva Luna de Pérez y Claribeth Gonzalez del Centro Regional Universitario de Colon por su invaluable ayuda en la colecta de especímenes y toma de datos

Por último, le agradezco al Dr Duane Mckenna, (University of Memphis), por la ayuda con la filogenia de Cerambycidae, así como al personal de la Biblioteca del Smithsonian por facilitar el material bibliográfico necesario para este estudio. Igualmente a Colon Container Terminal por otorgarme la beca CCT, conjuntamente con el Laboratorio Marino de Punta Galeta, sin cuyo apoyo esta investigación no hubiera sido posible

## RESUMEN

En este trabajo se estudia el nivel de especificidad de los escarabajos de la familia Cerambycidae de acuerdo a la historia evolutiva de las plantas hospederas y el efecto de la luminosidad sobre el sustrato en el bosque tropical presente en el Paisaje Protegido de Isla Gaieta, Provincia de Colon. Los escarabajos fueron colectados de cortes frescos estandarizados de madera de diferentes especies de plantas con algun grado de relacion filogenetica en diferentes situaciones en el bosque (expuestas en campo, bajo luz directa, bajo sombra). De los cortes de 6 especies de árboles pertenecientes a 5 familias con un peso total de 212 kg (468.6 lb) de madera, emergieron 109 individuos representando 9 generos y 11 especies. Al extrapolar los resultados obtenidos así como la historia evolutiva de las plantas hospederas y de las diferentes familias de Cerambycidae se demostró que la especificidad al hospedero fue baja con la mayoría de las especies de Cerambycidae colectadas de madera de más de una familia de planta, solo *Cosmotoma fasciata* presentó algun grado de especificidad a plantas del genero *Inga*, de igual manera se registran nuevos hospederos para las diferentes especies de Cerambycidae tratadas. El efecto del gradiente de luminosidad sobre el sustrato aunque bajo, refleja la predilección de los Cerambycidae por ambientes expuestos a intensidad mínima de luz, en detrimento de ambientes iluminados intensamente, que son muy escasos en condiciones naturales del bosque tropical.

## ABSTRACT

We studied the host specificity according evolutionary history of their host plant and insolation of larval feeding substrate on Cerambycidae diversity in a tropical rainforest in Punta Gaieta Protected Landscape, Province of Colon. Beetles were reared from standardized timber baits of freshly cut wood exposed to ovipositing females in different situations in the forest (exposed wood, insolated wood and shaded wood). Baits from 6 species of woody plants including 5 families (212 kg (468.6 lb) of wood) yielded 109 longicorns representing 9 genera and 11 species. We compare our results with the evolutionary history of host plants and longicorns families, we prove who the host specificity was low, with the majority of longicorn species reared from wood of more than one plant family, only genus *Inga* hosted unique and specialized specie (*Cosmotoma fasciata*), in the same way, we recorded new host plants associations for different species of Cerambycidae treated. The effect of insolation even though low, reflects a preference for shady breeding sites in contrast with sunny sites due low incidence and short existence of these habitats in the tropical forest.

# INDICE GENERAL

Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Resumen	iv
Summary	iv
Capitulo I	
Introducción	1
Capitulo II	
Antecedentes	3
2 1 Proceso Co-Evolutivo y especificidad del Hospedero	3
2 1 1 Co-Evolución	3
2 1 2 Especificidad del Hospedero	6
2 2 Estrategias Defensivas del Hospedero	13
2 3 Filogenia del Hospedero Perspectiva Actual de la Evolución Vegetal	15
2 4 Efecto de la Luminosidad sobre la Diversidad de Cerambycidae	16
Capitulo III	
3 1 Objetivos de la Investigación	19
3 2 Hipótesis de trabajo	19
3 3 Justificación	20
Capitulo IV	
Materiales y Métodos	
4 1 Descripción del Área de Estudio	21
4 2 Técnicas de Muestreo	
4 2 1 Ubicación de Plantas Hospederas	21
4 2 2 Medición de la especificidad del Hospedero	23
4 2 3 Medición de la Tolerancia a la Exposición Lumínica	25
4 2 4 Medición de la Densidad de la Madera y Biomasa del hospedero	25
4 2 5 Procesamiento del Material Entomológico	28
4 2 6 Establecimiento de la Especificidad de Cerambycidae al Hospedero	28
4 2 7 Analisis Estadístico	29
Capitulo V	
Resultados	31
Capitulo VI	
Discusión	44

<b>Capítulo VII</b>	
<b>Conclusión</b>	<b>58</b>
<b>Recomendaciones</b>	<b>60</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>61</b>

## INDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1</b> Especies de plantas hospederas utilizadas durante la investigación Se indica el numero de individuos utilizados de cada especie	<b>24</b>
<b>Cuadro 2</b> Riqueza de escarabajos longicornios (Cerambycidae) emergidos en seis diferentes especies de plantas hospederas en el Paisaje Protegido de Isla Galeta, Colon <i>Inga cocleensis</i> (Ic), <i>Inga thibaudiana</i> (It), <i>Anacardium excelsum</i> (Ae), <i>Gustavia superba</i> (Gs), <i>Luehea seemannii</i> (Ls), <i>Ficus insipida</i> (Fi)	<b>31</b>
<b>Cuadro 3</b> Parámetros forestales medidos durante el muestreo <i>Inga cocleensis</i> (Ic), <i>Inga thibaudiana</i> (It), <i>Anacardium excelsum</i> (Ae), <i>Gustavia superba</i> (Gs), <i>Luehea seemannii</i> (Ls), <i>Ficus insipida</i> (Fi), <b>Dap</b> = diámetro a la altura del pecho	<b>35</b>
<b>Cuadro 4</b> Especies de Cerambycidae asociados a diferentes plantas hospederas en el Paisaje Protegido de Isla Galeta, Colon	<b>38</b>
<b>Cuadro 5</b> Composición química de las diferentes taxa de plantas estudiadas en el Paisaje Protegido de Isla Galeta, Colon	<b>55</b>

## INDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> Ubicación geográfica del sitio de estudio Los puntos azules y rojos indican la ubicación de las especies de plantas hospederas utilizadas	<b>22</b>
<b>Figura 2</b> Colocacion de muestras de madera de <i>Gustavia superba</i> (Kunt) O Berg (1856) a exposición para la colecta de Cerambycidae	<b>23</b>
<b>Figura 3</b> Colecta de adultos de Cerambycidae emergidos de las muestras de madera por medio de mallas de tul	<b>24</b>
<b>Figura 4</b> Estacionalidad en la emergencia de adultos de Cerambycidae de las plantas seleccionadas	<b>33</b>
<b>Figura 5</b> Numero de individuos emergidos de las diferentes especies de plantas hospederas	<b>34</b>

<b>Figura 6</b> Numero de individuos emergidos de los diferentes ordenes de plantas utilizados durante este estudio	<b>34</b>
<b>Figura 7</b> Numero de individuos emergidos de los diferentes ordenes de plantas utilizadas	<b>35</b>
<b>Figura 8</b> Asociacion de los diferentes órdenes de plantas, de acuerdo a la composicion de especies Cerambycidae emergidos y caracteres de la planta	<b>40</b>
<b>Figura 9</b> Comparación de los árboles filogenéticos para Cerambycidae, Curculionidae y Chrysomelidae S I (Phytophaga) y de las Angiospermas como plantas hospederas	<b>42</b>
<b>Figura 10</b> Numero de individuos emergidos bajo diferentes condiciones de luminosidad	<b>43</b>

## I. INTRODUCCIÓN

Los insectos fitófagos por regla general tienen la capacidad de explotar diversas partes de las plantas, sin embargo las plantas a su vez ejercen un efecto enigmático en la diversidad de estos por medio de la bioquímica de la planta, su afinidad a un grupo taxonómico y la abundancia local de la planta (Fowler y Lawton, 1982, Pérez-Contreras 1999) Estos aspectos ecológicos y evolutivos han generado gran interés en la relación planta-insecto siendo estos últimos una influencia importante en el proceso evolutivo de las plantas especialmente la co-evolución, la cual se define como un proceso de selección natural recíproco y dependiente de la frecuencia entre dos o más especies, sin que exista un intercambio genético entre ellas (Fonturbel y Molina, 2010), siendo un proceso de acción-reacción donde organismos como los insectos son los agresores y las plantas se defienden de ellos Jolivet (1992) menciona que se han identificado al menos más de un millón de insectos de los cuales unas tres cuartas partes afectan a las plantas, lo que nos indica el valor nutritivo que representa este recurso para su explotación y aprovechamiento

La especificidad del hospedero y las preferencias de micro-hábitat son clave para estimar la composición ecológica de las comunidades de insectos (Novotny y Basset 2005, Lanuzagaray y Vargas-Cusatti 2011), definiendo así el recurso base a utilizar, considerando que la preferencia de microhábitat está sujeta a condiciones ideales para la explotación de dicho recurso. Ambos aspectos representan factores importantes para entender los patrones de distribución local y regional de los insectos fitófagos y así crear estrategias de conservación (Basset 2005)

Los insectos que se alimentan de la madera muerta o viva, incluidos escarabajos pueden modificar la composición vegetal y la estructura del bosque y jugar un papel crucial en la descomposición de la madera, contribuyendo al ciclaje de nutrientes (Dajoz 2001, Ødegaard 2004, Lachat *et al* 2006, Lachat *et al* , 2006a Lanuza-Garay y Vargas- Cusatti 2011). La familia Cerambycidae comprende uno de los mas grandes grupos de insectos xilófagos, estos presentan rangos de comportamiento desde el ataque a madera viva hasta el forrajear sobre madera muerta o el suelo (Coulson y Witter 1984, Novomy *et al* 2004), donde varias de las especies del grupo son considerados plagas importantes, pero a la vez potenciales indicadores de cambios ambientales (Dajoz 2001), si bien es cierto el rol de los Cerambycidae en el ámbito económico es conocido, solo los trabajos de Berkov y Tavakilian (1999), Berkov (2002) y Ødegaard (2004) proveen la mayor parte de la información existente de los Cerambycidae tropicales, mientras que las asociaciones con las plantas hospedantes siguen siendo desconocidas en más del 85% de las especies descritas de Cerambycidae neotropicales (Monné, 2001a, 2001b, 2002), por lo que es un componente importante de las investigaciones ecologicas en la actualidad, principalmente aspectos de selección y aceptación del hospedero por parte del insecto (Pérez-Contreras, 1999) Como la co-evolución implica adaptaciones tanto de agresores como de quien se defiende, este panorama ofrece la oportunidad de establecer relaciones filogeneticas y su efecto en la co-evolución hospedante-huésped en el bosque secundario del Paisaje Protegido de Isla Galeta (PPIG)

## **II. ANTECEDENTES**

### **2.1. Procesos co-evolutivos y especificidad del hospedero**

#### **2.1.1. Co-evolución**

Podemos definir co-evolución como el proceso de selección natural recíproca entre dos o más grupos de organismos, con estrechas relaciones ecológicas, pero sin intercambio de información genética entre ellos (Fonturbel y Molina, 2010). Autores como Ehrlich y Raven (1965), Roughgarden (1983), Thompson (1994) y Smith y Smith (2001), sostienen que la co-evolución, desde un punto de vista ampliado, se define como la evolución conjunta de dos especies que no se cruzan entre sí pero tienen una estrecha relación ecológica, a través de presiones de selección recíproca, donde la evolución de una de las especies es parcialmente dependiente de la evolución de la otra.

En la actualidad, este tema levanta enorme discusión y controversia, desde el punto de vista de aplicabilidad en la naturaleza (Fonturbel y Mondaca, 2000), sin embargo la co-evolución entre las plantas e insectos (la capacidad de respuesta de la planta ante un evento de herbivoría por parte del insecto) es uno de los casos más ampliamente estudiados a partir de las defensas químicas (Paré y Tumlinson, 1999) desde el punto de vista ecológico, Jolivet (1992), argumentó que la relación planta-insecto es tal, que la presión generada por la interacción de algunos grupos de insectos sobre estructuras foliares dispuestas a modo de flores, pudo ser la responsable de la aparición de las angiospermas, otros como Feinsinger (1983) y Roughgarden (1983), visualizaron el fenómeno desde un ángulo más ecológico-

fenotípico tratando de establecer consideraciones importantes para esclarecer el mecanismo genético de la co-evolución planta-insecto, tomando como principal eje motor de este proceso al mutualismo. Al respecto, Feisinger (1983) argumenta que ambos procesos están en conflicto ya que si la co-evolución implica una respuesta bilateral, en la que las partes ejercen presión una sobre la otra durante la selección, entonces, ¿Dónde era aplicable en concepto mutualista en dicho proceso? Por su lado Roughgarden (1983), plantea la idea de una estrategia evolutivamente estable, la cual se da entre especies fuertemente relacionadas pero que necesariamente no están sujetas a ningún tipo de relación intra o interespecífica.

Los insectos que se alimentan en la madera de árboles vivos o muertos pueden acondicionarse a la composición de la vegetación y su estructura (Clarke *et al* 2000, Feller 2002) y jugar un rol crucial en la descomposición de la madera, ya que contribuyen al ciclo de nutrientes (Edmonds 1989, Muller *et al*, 2002). Sin embargo, nuestro conocimiento actual de la ecología de los insectos xilófagos es pobre, especialmente en comparación con otros gremios de insectos fitófagos (Saint-Germain *et al* 2007). Las recientes inquietudes sobre el mantenimiento de la biodiversidad de los bosques templados ha dado como resultado una explosión de estudios relacionados a la ecología de los insectos xilófagos en estos bosques (Lindhe y Lindelöw 2004, Bouget 2005, Gibb *et al* 2006, Hjalten *et al* 2007, Wermelinger *et al* 2007). Por esa razón, información cuantitativa similar, resulta invaluable para los bosques tropicales (Basset *et al* 2003).

Los bosques en los trópicos son conocidos por su alta diversidad de especies, donde la parte sur de Centroamérica presenta una riqueza incomparable de especies, Costa Rica, Panama junto con el oeste colombiano, Ecuador, y Peru, tienen la más alta diversidad de plantas (Barthlott *et al.*, 1996, Condit *et al.*, 2011), la cual es afectada directamente por elementos topográficos y ambientales (Condit *et al.*, 2004) Los contrastes entre la diversidad de plantas en Norteamérica, Centroamérica y Suramérica es tal que ha generado debate entre los científicos por muchos años, a partir de las observaciones que Alexander Von Humbolt realizara doscientos años atrás (Condit *et al.*, 2011)

La madera, tanto en los bosques tropicales como templados, representa una reserva importante de materia orgánica y de elementos minerales (Dajoz, 2001) Los organismos que interactúan con ella, generalmente juegan un papel importante, específicamente en la aceleración de la descomposición del recurso y su mineralización, permitiendo así su acumulación y procesamiento durante el ciclaje de nutrientes (Dajoz, 2001) Por otra parte, la madera es un material particularmente duro y con una composición química compleja repercutiendo no solo en la morfología, sino también en la fisiología de los organismos que la aprovechan (Dajoz, 2001)

Numerosas especies de Cerambycidae pueden aprovechar la celulosa que compone la madera por medio de adaptaciones enzimáticas del tracto digestivo (Dajoz, 2001 Bozic *et al.* 2008, Loncar *et al.* 2010), de esta forma, la madera representa un conjunto de tejidos relativamente pobres en elementos minerales como calcio potasio, fósforo y componentes

nitrogenados, aun así, la biomasa elevada de la madera representa una fuente importante de elementos que deben ser mineralizados por medio de los descomponedores para ser reincorporados a través de los ciclos biogeoquímicos (Speight, 1989, Dajoz, 2001, Delgado y Pedraza-Perez, 2002, Torres y Gonzalez, 2005 Lanuza-Garay y Vargas-Cusatti, 2011)

En los bosques tropicales, la biomasa puede incluso sobrepasar las 500 toneladas por hectarea, siendo necesario su aprovechamiento máximo para asegurar el mantenimiento del bosque (Dajoz, 2001), lo que permite el establecimiento de redes tróficas de alta complejidad (Lanuza-Garay y Vargas-Cusatti, 2011) El número de especies de árboles existente en los trópicos es un parámetro esencial en la estimación de la riqueza de especies de artrópodos, aceptándose alrededor de 50000 especies como una estimación factible (Ødegaard, 2000)

## **2.1.2 Especificidad del Hospedero**

La especificidad del hospedero y las preferencias de microhabitat representan la clave a las características ecológicas de las comunidades de insectos (Godfray *et al.*, 1999, Novotny y Basset 2005) Este concepto fue planteado por primera vez por Andrew Delmar Hopkins, definiendo a groso modo a partir de la observación, que muchos insectos fitófagos y parasíticos tenían una preferencia por la especies hospederas en la cuales ellos se han instalado y subsecuentemente desarrollado (Hopkins, 1916, Graighead, 1921 Barron

2001), aunque este principio ha estimulado investigaciones sobre la relación insecto-planta, su validez ha sido a menudo cuestionada (Barron, 2001)

El mecanismo de funcionamiento de este principio es complejo, ya que implica que las preferencias de alimentación y oviposición van a estar sujetas a aspectos heredables de su planta hospedera natal, así, vemos que Barron (2001), considera que la base de esta preferencia heredable podría ser tanto la genética como un efecto ambiental heredado como por ejemplo, pistas transmitidas a partir de la dieta parental, así mismo, la tendencia de comportamiento de encontrar un hospedero pudiera ser resultado de la experiencia del insecto durante su vida, estos tres mecanismos pueden funcionar de forma independiente o sinérgica, siendo muy difícil desenmarañar si este principio funciona a partir de preferencias genéticas o condicionadas con consecuencias ecológicas (Barron 2001)

Desde el punto de vista ecológico, varios investigadores (Feisinger, 1983, Jolivet, 1992 y Thompson, 1994) plantean que la especificidad alimenticia o de hospedante es un requisito fundamental para los insectos que intervienen en un proceso de evolución, de esta manera la especificidad del hospedero define el recurso en términos de hospederos disponibles mientras que las preferencias de microhabitat en términos de las condiciones adecuadas que permitan su explotación, de esta manera ambos factores representan un factor clave para entender los patrones de distribución local y regional de los insectos fitófagos y xilófagos, y de esta forma desarrollar estrategias efectivas de conservación de estos grupos (Basset 1992, Willig *et al* 2003, Lewinsohn *et al* 2005) En los bosques tropicales, las

preferencias de microhabitat de los insectos xilófagos están relacionadas a situaciones como la humedad y el viento, al igual que el nivel de insolación del sustrato larval y su localización a lo largo de gradientes verticales (estratificación) en el bosque

Percy (2000) plantea que el fenómeno co-evolutivo hace que la planta, en base a una presión de selección, cambie su morfología y metabolismo produciendo especialización en el insecto, el mismo autor agrega que además de las dos partes intervinientes, para que un proceso de estas características se lleve a cabo, se debe tener una especificidad de hospedero (dentro de las barreras de “Islas químicamente defendidas” y los “intereses” ecológicos de las especies) y sobre todo se debe contar con un número mínimo de individuos de ambas poblaciones que permitan que se lleven a cabo los procesos ya descritos

Ødegaard (2004) establece que el número de especies asociadas a árboles tropicales es una de las claves para establecer la diversidad de especies en los trópicos, el número de especies asociadas a una sola especie de planta varía considerablemente y, esta es influenciada por otros factores como la distribución geográfica, la abundancia local y la reciente historia geológica (Southwood, 1960, 1961, Lawton y Schoeder 1977 Fowler y Lawton, 1982, Strong *et al.* 1984, Ødegaard, 2004), la composición bioquímica de la planta (Bernays y Chapman, 1994, Ødegaard, 2004), la diversidad de hábitat y la complejidad estructural de la planta hospedera (MacArthur, 1958, Anderson, 1978 Lawton, 1983, Ødegaard, 2004)

Por otra parte Ødegaard (2004), hace mención de estudios previos realizados por Basset (1992), Berkov y Tavakilian (1997) Tavakilian *et al* (1997) y Ødegaard (2000) que indican que las especies generalistas son más dominantes que las especialistas, lo que implica desde el punto de vista ecológico que para un alto número de especies que utiliza un amplio espectro de plantas hospederas la madera es un recurso importante (Ødegaard 2004) Por otra parte Basset y Novotny (1999) demuestran que la riqueza de especies de insectos herbívoros está influenciada por el tamaño de la muestra, como lo comprobaron al realizar 6800 observaciones de 15 árboles de *Ficus* en los bosques tropicales de Papua-Nueva Guinea, incrementando la riqueza de artrópodos muestreados considerablemente

Las asociaciones con el hospedero pueden variar desde especies monófagas estrictas hasta especies ampliamente polífagas (Janzen, 1973, Strong *et al* 1984, Novotny y Basset, 2005) Muchas de las asociaciones son fuertes, por ejemplo si todos los estados de desarrollo de dicha especie están ligadas a una sola planta o puede ser débil como es el caso de un adulto que usa la planta solo para consumo de néctar (Ødegaard, 2004), aunque no existe un consenso universal para definir una especie generalista y una especialista (Novotny y Basset, 2005)

El término especialista, aplicable para los grupos de herbívoros especializados en un solo grupo, ya sea especie, género o familia de plantas. Las matrices de plantas-herbívoros para los bosques tropicales se caracterizan por un amplio número de interacciones raras planta-herbívoros. Por ejemplo, más del 40-50% de las interacciones tróficas pueden ser

establecidas en un solo individuo (Novotny y Basset, 2005), así, estimar el número de especies hospedante que utilizan los herbívoros dependerá del tamaño de la muestra y del esfuerzo de muestreo. Sin embargo una definición más robusta de un organismo monófago o especialista es aquel que al menos el 90% de los individuos se alimentan de una sola planta hospedera (Tavakilian *et al.* 1997, Novotny y Basset, 2005)

La especificidad de Cerambycidae en los trópicos, en particular presenta enormes lagunas de conocimiento. Una notable excepción a este patrón es el estudio realizado por Tavakilian *et al.* (1997), quienes colectaron especímenes de Cerambycidae de unas 690 especies de árboles diferentes en la cuenca del río Sinnamary en la Guyana Francesa, encontrando que solo unas pocas especies parecen ser ampliamente polífagas.

Por otra parte, Noguera (2013), indica que la especificidad hacia las plantas hospederas por parte de este grupo es sumamente variable, utilizando tanto gimnospermas como angiospermas, aunque particularmente las especies polífagas se limitan a utilizar uno de los dos grupos de plantas, por lo que individuos de las subfamilias Spondylinae y Aseminae están asociados a Gimnospermas, mientras que Laminae y Cerambycinae parecen tener una relación más estrecha con Angiospermas (Linsley, 1959, Noguera, 2013)

De hecho existen pocos estudios de especialización efectiva en artrópodos del trópico (Ødegaard, 2000), como los realizados en los bosques de Borneo a través del nebulizado

del dosel de 10 especies de árboles (Mawdsley y Stork 1997), al igual que estudios similares en los bosques de Papua Nueva Guinea (Basset *et al* 1996), así como en Panamá se han realizado estudios al respecto, encontrando en cada caso valores de especificidad efectiva diferentes (Ødegaard, 2000 2004)

Cisek *et al* (En preparación), proponen una ecuación que indica que el número de acontecimientos independientes (NAI), definida como el número de cortes o de diferentes réplicas donde la especie ha emergido. Por otro lado, los insectos xilófagos a menudo explotan hospederos marginales (hospederos accidentales o raros (Linsley, 1959). De esta manera, ellos clasificaron las especies de Cerambycidae en tres categorías (E) especialistas en un taxa de planta específica (especie, género o familia) si al menos un 90% de los individuos fueron colectados en una planta en particular y su NAI está por encima del mínimo de T calculada (número de eventos independientes), (G) generalistas, con menos del 90% de los individuos colectados en una sola taxa de planta o más del 90% de los individuos colectados, pero con un NAI por debajo del mínimo de T calculada y (R) especímenes raros, especies colectadas en una sola taxa de planta, pero con un NAI por debajo del mínimo de T calculada lo que no permite ubicarlos en las dos categorías anteriores. Esta T calculada de acuerdo a Novotny *et al* (2002), implica que una especie particular de insecto A es un generalista sin preferencias, en este caso tenemos

$$P_A = ((B_p - 1) / (B_{tot} - 1)) * ((B_p - 2) / (B_{tot} - 2)) * \dots * (((B_p - (NIO - 1)) / (B_{tot} - (NIO - 1)))$$

o adecuadamente expresado

$$P_A = \prod_{k=1} (B_p - k) / (B_{tot} - k)$$

k=1

donde  $P_A$  es la probabilidad de que un insecto A sea un generalista sin algún tipo de preferencias,  $B_p$  es el número de cortes de un taxa en particular de planta and  $B_{tot}$  es el número total de cortes en la muestra

De esta manera, los insectos fitófagos presentan un grado de desplazamiento en su especificidad hospedante desde los que son estrictamente monófagos a los ampliamente polifagos (Ødegaard *et al*, 2000), por lo que el cálculo de esta especificidad es en cierto aspecto problemática debido a que teóricamente para estimar su magnitud se debe dar a cada especie un peso inverso de acuerdo al número de hospedantes en los cuales dichos insectos son encontrados (May, 1990, Mawdsley y Stork, 1997, Ødegaard, 2000, Ødegaard *et al*, 2000), en consecuencia los insectos monofagos tienen mayor importancia en la composición faunística sobre las especies polifagas concepto conocido como especificidad efectiva (May, 1990, Ødegaard *et al* 2000) Erwin (1982) estimó la especificidad tomando en cuenta el número de individuos colectados en los diferentes árboles muestreados, así un escarabajo con una frecuencia relativa baja será especialista y uno con frecuencia relativa alta en varios tipos de árboles será generalista Este método no es del todo correcto para establecer la especificidad del hospedero, Ødegaard *et al* (2000) estima esta diversidad a través de la siguiente ecuación matemática

$$I_T = S_T (\bar{S}_T \times T)$$

Donde T representa el número de especies de plantas,  $S_T$  es número total de especies diferentes de insectos asociados con T especies de plantas, y  $\bar{S}_T$  es el número promedio de especies de insectos asociados a cada especie de planta, donde  $\bar{S}_T$  siempre estará asociada a T (Ødegaard *et al* 2000)

## 2.2 Estrategias Defensivas del Hospedero

Dentro de los organismos que dependen directamente de las plantas en algún punto de su ciclo de vida, los insectos ocupan un sitio primordial. Gómez (2001), establece que tres cuartas partes de los insectos conocidos aprovechan alguna estructura de la planta, ya sean hojas, tallos, flores, troncos o raíces, siendo muchos de ellos indispensables en los procesos de polinización de las plantas (Dressler, 1982, Leigh Jr, 2007. Coley *et al* 2007)

Generalmente, los herbívoros han afectado las plantas de forma dramática en tiempos ecológicos y evolutivos, por lo que estos siempre han ejercido una gran influencia selectiva sobre las plantas, aumentando la mortalidad y eliminando biomasa, que de otra forma, sería asignada al crecimiento o a la reproducción (Coley *et al.* 2007). Sin embargo, la herbivoría no es igual en todas las especies de plantas, las variaciones de magnitud en los daños causados por herbívoros en las especies dentro de una sola comunidad reflejan las diferencias entre las especies, aunque la calidad nutricional del recurso ofrecido por la planta puede influir de alguna manera en la selección, las defensas químicas y físicas son,

en general los mayores determinantes de dicha selección (Coley *et al* 2007) Entre estas defensas podemos mencionar modificaciones en la estructura superficial de las hojas ramas, tallos, tronco, corteza y raíces, la presencia de cutícula cerosa o vellosidades en las hojas, la presencia de espinas, entre otras (Gómez, 2001)

Las defensas químicas de las plantas son sin duda sofisticadas y fascinantes, estas han desarrollado a lo largo de procesos evolutivos mecanismos sumamente complejos para producir sustancias que las protegen de diferentes amenazas, siendo esta única para cada especie, incluso plantas diferentes pueden producir componentes defensivos similares en diferentes cantidades y combinaciones (Gomez, 2001) Uno de los aspectos mas interesantes dentro del argumento defensivo de las plantas es la capacidad de defenderse ante el ataque de un insecto o patógeno mandando señales a la membrana celular por medio de sustancias para la producción de elementos químicos defensivos Este proceso se conoce como defensa inducida, por otro lado Coley *et al* (2007) argumentan que no solo esta capacidad defensiva de las plantas permite el desarrollo de hábitos herbivoros sino también fuerzas evolutivas como la selección natural, ejercen un papel favorable en condiciones de mayor o menor disponibilidad de recursos

Desde el punto de vista de la co-relación planta-insecto, Sager y Coley (2007), indican que las plantas deben pagar un precio metabólico al invertir en la defensa, ya que debe destinar nutrientes exclusivamente a la defensa y no al crecimiento o a la reproducción, por lo cual si existe una base genética para invertir en la defensa, entonces, los herbivoros deben ser

capaces de eliminar, de forma selectiva los genotipos en los cuales la relación costo beneficio sea desfavorable, se ha observado este patron en la producción de alcaloides en *Psychotria correae* (Rubiaceae) (Achenbach *et al* 2007) y en *Psychotria horizontalis* (Sagers y Colley, 2007)

## 2.3 Filogenia del Hospedero· Perspectivas Recientes de la Evolución

### Vegetal

La similitud de la fauna de insectos en los árboles tropicales refleja no solo la especiación co-evolutiva de los insectos fitófagos y los niveles tróficos superiores asociados a ellos sino también el grado de relación entre las diferentes especies de árboles (Kitching *et al* 2003) Los estudios filogenéticos indican que las angiospermas son un grupo monofilético, donde a nivel taxonómico estas se incluyen en la división Magnoliophyta, donde encontramos las Magnoliopsida (Dicotiledoneas) y las Liliopsida (Monocotiledoneas), separables entre si por elementos morfológicos (tipo de venación, numero de cotiledones presentes en la semilla, numero de piezas en los verticilos florales, tipo de polen, entre otras) (APG, 2003)

A partir de evidencia fósil, Martínez-Delclós (1996), establece que el periodo Cretacico Inferior corresponde a un evento importante dentro de la historia evolutiva de los insectos la aparición de las angiospermas Para algunos autores su aparición afecto la diversidad de insectos así como las relaciones hospedero-huésped, sin embargo están de acuerdo basado

en la evidencia fósil actual, que la co-evolución tal cual presenta muchas ambigüedades, fundamentalmente basados en comparaciones de los tiempos de aparición e innovación en los sistemas alimentarios de los insectos con los de la radiación de las angiospermas estos no coinciden (Martinez-Delclós, 1996)

Los análisis de especificidad del hospedero necesitan considerar aspectos de las relaciones filogenéticas entre las plantas hospederas. El rango de hospedantes se describe como el número de especies de plantas hospederas y varios taxa supra-específicos (Novotny y Basset, 2005). Por ello, los contrastes filogenéticos en la selección de las plantas hospederas pueden ser examinados como una relación de recambio de especies entre las comunidades de especies herbívoras y la distancia filogenética de sus plantas hospederas (Novotny *et al.*, 2002, Novotny y Basset, 2005, Weiblen *et al.* 2006)

Los patrones de especificidad del hospedero en comunidades de herbívoros ha recibido tan poca atención, que incluso, una pregunta simple, pero fundamental como el grado de especificidad a un hospedero por parte de los insectos en los trópicos aun no ha podido ser respondida (Novotny *et al.*, 2004)

#### **2.4 Efecto de la Luminosidad sobre la Diversidad de Cerambycidae**

Los escarabajos longicornios (Coleoptera: Cerambycidae) comprenden uno de los grupos de xilófagos más grandes entre los artrópodos (Lawrence y Newton 1995), sin embargo los

factores ecológicos que organizan el ensamblaje de los Cerambycidae en los trópicos raramente han sido estudiados, por ejemplo, los efectos de la temperatura sobre la fisiología y comportamiento de los organismos (Dajoz, 2001), la precipitación pluvial y la humedad relativa (Dajoz, 2001), las preferencias de microhábitat de las especies de Cerambycidae en los bosques tropicales ha sido estudiado por Berkov y Tavakilian (1999), Berkov (2002) Ødegaard (2004) y Goldsmith (2007)

En los sistemas forestales, uno de los factores ambientales más interesantes, y que limita de forma dramática a los organismos es la iluminación. Aun cuando la mayor parte de los escarabajos saproxílicos tienen preferencias por ambientes soleados (Dajoz, 2001), también es cierto que la sobreexposición a una fuente lumínica puede causar efectos importantes en la biota saproxílica. La insolación permanente del sustrato larval representa un importante factor que afecta a los insectos xilófagos en los bosques templados (Bouged, 2005, Jonsell *et al* 1998, Vodka *et al* 2009), mientras que la estratificación de las comunidades de insectos representa uno de los aspectos más estudiados de las preferencias de microhábitat en los bosques tropicales (Basset *et al* 2003, Charles y Basset, 2005, Stork y Grimbacher 2006)

La mayoría de los estudios centrados en la estratificación vertical en los trópicos típicamente fallan al filtrar el efecto de las condiciones de sol y sombra que prevalecen en el dosel del bosque y sotobosque, respectivamente. A menudo, las comparaciones de recambio de especies entre los estratos del bosque contrastan con datos del dosel soleado al

sotobosque sombreado (Basset *et al* 2001, Ødegaard 2004) lo que hace imposible de distinguir la proporción de especies especialistas de las especies generalistas sol o sombra que prefieren (Hammond *et al* , 1997) Además, las preferencias de hábitat de los insectos a menudo siguen a su hospedante (Jonsson *et al* 2005) Así las preferencias de luz o sombra o de estrato del bosque quizás crearán tendencias en la especificidad de los insectos xilófagos

### **III OBJETIVOS**

#### **3.1 General**

Demostrar el efecto de la distancia filogenética de las plantas hospederas y el nivel de tolerancia a la exposición a la luz sobre la especificidad hospedera de escarabajos longicornios (Coleoptera Cerambycidae)

#### **Específicos**

- 1 Determinar la especificidad de las especies de escarabajos longicornios (Coleoptera Cerambycidae) sobre diferentes especies de árboles de las familias (Órdenes) Lecythidaceae (Ericales), Fabaceae (Fabales) Moraceae (Moraceae), Tiliaceae (Malvales) y Anacardiaceae (Sapindales)
- 2 Estimar la abundancia y riqueza de especies de escarabajos longicornios presentes en la madera en los diferentes órdenes y familias de plantas de acuerdo al nivel de exposición a la luz

#### **3.2 Hipótesis de trabajo**

- 1 Se espera que la distancia filogenética entre los diferentes órdenes, familias y especies de plantas tenga un efecto sobre la diversidad de escarabajos longicornios (Coleoptera Cerambycidae), siendo mayor la asociación a nivel de órdenes familias y géneros que a las especies de plantas presentes

- 2 Los niveles de luminosidad a los que estarán expuestos los Cerambycidae tendrán efecto sobre la abundancia y la diversidad independiente del sustrato

### 3.3 JUSTIFICACIÓN

De acuerdo a lo expuesto previamente por diversos autores podemos sintetizar que el desarrollo de estrategias de defensa contra la herbivoría ha llevado a que grupos de plantas presenten diferentes mecanismos para evitarla. La necesidad de conocer las relaciones co-evolutivas planta-animal existentes entre plantas de diferentes familias con escarabajos xilófagos así como la especificidad del hospedero y las preferencias de micro-hábitat son claves para estimar la composición ecológica de las comunidades de insectos de acuerdo al recurso a utilizar. Por ejemplo, los escarabajos que se alimentan de la madera muerta no tendrán un contacto íntimo con las toxinas de las plantas, lo que promueve la especificidad evolutiva hospedero-huésped, se esperaría que el número de especialistas supere a la de generalistas (Tavakilian *et al* 1997).

Tomando en cuenta que la preferencia de micro-hábitat está sujeta a condiciones ideales para la explotación del recurso (preferencia de sustrato, huésped, aspectos climáticos entre otros), los cuales representan factores importantes para entender los patrones de distribución local y regional de insectos fitófagos en general.

## IV MATERIALES Y METODOS

### 4.1 Descripción del área de estudio

El Paisaje Protegido Isla Galeta (PPIG), creado en 1997, posee una extensión de 605 ha, cubierta de bosques tropicales, manglares, arrecifes en una extensa plataforma coralina contigua a la costa. Es una reserva natural que sirve para proteger y conservar los ecosistemas naturales marinos, marino-costero y terrestres, localizado en la Ciudad de Colón, entrando por los Cuatro Altos hasta Coco Solo, pasando los Puertos de Manzanillo International Terminal y Colón Container Terminal, entre las coordenadas 9° 26' 10" y 9° 29' 42" de latitud norte y 79° 16' 15" y 79° 06' 56" de latitud oeste, presenta un clima húmedo tropical caracterizado por una precipitación pluvial promedio anual mayor a los 2500 mm, una temperatura promedio anual de 26°C y humedad relativa promedio anual de 76.2%. El PPIG corresponde a la zona de vida de bosque tropical y humedales donde la vegetación predominante es Mangle rojo (*Rhizophora mangle*) y Mangle Blanco (*Laguncularia racemosa*). Igualmente podemos encontrar árboles de Espavé (*Anacardium excelsum*), Guácimo Colorado (*Luehea seemannii*), Balso (*Ochroma pyramidale*), Guarumo (*Cecropia* sp.), Higuera (*Ficus insipida*) entre otros.

### 4.2 Técnicas de muestreo

#### 4.2.1. Ubicación de las plantas hospedadas

Se ubicaron individuos de cada una de las siguientes especies: *Luehea seemannii* Triana y Planch, 1862 (Malvaceae-Grewioideae), *Ficus insipida* Willd, 1806 (Moraceae), *Gustavia superba* (Kunt) O. Berg (1856) (Lecythidaceae), *Inga thibaudiana* DC., *Inga cocleensis*

Pittier, 1916 (Fabaceae) y *Anacardium excelsum* (Bert y Balb. ex Kunth) Skeels (Anacardiaceae) de acuerdo al ordenamiento taxonómico sugerido por Condit *et al.* (2011) (Cuadro 1); con algún tipo de relación filogenética entre ellos (Angiosperme Phylogeny Group, 1998; 2003); algunas especies como *Inga thibaudiana* o *Anacardium excelsum*, presentan estatus taxonómico a momento incierto, sin embargo, esto no afecta las relaciones filogenéticas establecidas (Angiosperme Phylogeny Group, 1998; Condit *et al.* 2011). Una vez ubicados los árboles fueron etiquetados y georeferenciada su posición dentro del área de estudio.



**Figura 1.** Ubicación geográfica del sitio de estudio. Los puntos azules y rojos indican la ubicación de las especies de plantas hospederas utilizadas.

#### 4.2.2. Medición de la Especificidad del Hospedero

Para el muestreo de Cerambycidae a comienzos del mes de enero del 2013, se colocaron en cada una de las bolsas de tul, de 100 cm de largo y 80 cm de diámetro en la apertura entre 28-60 lb (14-30 kg) (media  $\pm$  e.s. =  $17.75 \pm 7.63$  kg) de madera fresca cortada de diferentes especies de árboles. Para cada caso se prepararon dos conjuntos de 5 ramas cada uno con ramas de diferentes tamaños distribuidas entre las dos réplicas para cada árbol y cada situación. Esta metodología ya ha sido utilizada previamente por Tavakilian *et al.* (1997); Cizek *et al.* (en preparación) y Berkov (en preparación).



**Figura 2.** Colocación de muestras de madera de *Gustavia superba* (Kunt) O. Berg (1856) a exposición para la colecta de Cerambycidae. Foto cortesía: Diosveira Gonzalez, CRU Colón.

Los cortes fueron expuestos en el bosque por 35 días para atraer a las hembras de insectos xilófagos como Cerambycidae a ovipositar en ellas. Se seleccionó madera de árboles sanos, con un diámetro de entre 5 y 25 cm y 80 cm de longitud, provenientes de árboles con diámetro basal a la altura del pecho (DAP) superior a los 10 cm. Normalmente, árboles con diámetro por debajo de 10 cm dificultan la colonización de los escarabajos, ya que son poco

leñosos y madera de aspecto pulposo, por lo que se trató en lo posible de evitar la selección de ramas por debajo de las medidas previamente indicadas ya que esto reduce las probabilidades de ataque por parte de los Cerambycidae (Figura 2).



**Figura 3.** Colecta de adultos de Cerambycidae emergidos de las muestras de madera por medio de mallas de tul. Foto cortesía: Diosveira González, CRU Colón

**Cuadro 1.** Especies de plantas hospederas utilizadas durante la investigación. Se indica el número de individuos utilizados de cada especie.

Subdivisión	Orden	Familia	Género	Especie	Acrónimo	Número de individuos muestreados
Magnoliophyta	Fabales	Fabaceae	<i>Inga</i>	<i>ecoleensis</i>	Ic	2
	Fabales	Fabaceae	<i>Inga</i>	<i>hibaudiana</i>	It	1
	Sapindales	Anacardiaceae	<i>Anacardium</i>	<i>excelsum</i>	Ae	1
	Ericales	Lecythidaceae	<i>Gustavia</i>	<i>Superva</i>	Gs	1
	Malvales	Malvaceae-Grewioideae	<i>Leuhea</i>	<i>seemannii</i>	Ls	1
	Rosales	Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>insipida</i>	Fi	2

#### **4.2.3 Medición de la tolerancia a la exposición lumínica**

Para medir el nivel de tolerancia de los Cerambycidae a la exposición de luz, se realizó un podado selectivo de ramas de los árboles entre 22-30 lb (9-14 kg) ( $\text{media} \pm \text{e s} = 14.29 \pm 7.48 \text{ kg}$ ) las cuales fueron expuestas a condiciones foto-periódicas (luz y sombra) para cada caso se prepararon dos conjuntos de 5 cortes de madera de cada especie seleccionada en un claro del bosque donde haya un nivel de exposición a la luz y 5 cortes colocados bajo sombra. Los cortes expuestos bajo condiciones de sombra fueron colocados en una choza (Figura 3), mientras que los cortes expuestos fueron colocados al sol, por un periodo de 35 días y almacenados de igual forma que en el paso anterior. Para mantener el gradiente de humedad relativa se procedió a mojarlas una vez por semana. La luminosidad se midió manualmente para cada situación, por medio de un luxómetro, permitiendo categorizar la exposición de las muestras a la luz o sombra respectivamente.

#### **4.2.4 Densidad de la Madera y Biomasa del Hospedero**

Se tomaron muestras de madera de cada una de las especies de árboles seleccionadas para estimar la densidad de la madera siguiendo la metodología sugerida por Nuñez y Ely (1988) y Nuñez (2007), estas muestras se cortaron a modo de rodajas de 10 cm de grosor, las cuales fueron secadas en un horno a 110°C hasta lograr un peso constante. Para realizar los cálculos se llenaron vasos químicos con agua, para determinar el volumen de cada muestra por desplazamiento, pesando cada rodaja en seco antes de sumergirlo en el agua y cuantificando la diferencia de peso obtenido de la muestra escurrida. Este método es bastante preciso para indicar cuán densa es la madera de los árboles seleccionados.

asumiendo que la densidad de la madera tendrá un efecto significativo en el peso de la misma (Barrios, com per )

A partir de estos datos de peso mínimo (seco) y peso máximo o saturado (húmedo) y tomando como constantes la densidad de la pared celular (1.53 g/cm<sup>3</sup>) y la humedad de saturación de las fibras (0.31%) se calculó la densidad relativa de la madera mediante la siguiente fórmula

$$D_{B} = \frac{P_m \cdot D_p}{D_p \cdot \Delta p + P_m}$$

$$D_s = \frac{P_m \cdot D_p}{\Delta P \cdot D_p + P_m (1 - H_{sf} \cdot D_p)}$$

Donde

DB= densidad básica

Ds=Densidad Sêca

Pm= Peso Mìnimo (seco)

PM=Peso Mximo (saturado)

Dp= Densidad de la pared celular

Hsf= Humedad de saturaci3n de fibras

Δp= PM-*P*m

Durante las giras de campo se realizaron mediciones de variables de importancia como la longitud de la copa (N-S), la altura total y el DAP (Dimetro a la altura del pecho) La biomasa forestal normalmente es representada bajo la formula presentada por Pizzurno-Maidana (2010)

$$G = \pi * DAP / 4$$

Donde

G= área basal (m<sup>2</sup>)

π= 3 1416

DAP= diámetro a la altura del pecho (1 30cm)

Para el cálculo de volumen de los árboles seleccionados se utilizo la siguiente formula

$$V = G * f * h$$

Donde

V= volumen en m<sup>3</sup>

G=area basal m<sup>2</sup>

f= factor de forma

h= altura (m), asumiendo que el coeficiente de forma natural de los árboles muestreados es estándar (0 65) (Cancino, 2006)

Con estos resultados, entonces se procedio a calcular la biomasa por medio de la formula

$$BF = (V + Pe) / 1000$$

Donde

BF= Biomasa del árbol en toneladas

V= volumen en m<sup>3</sup>

Pe= Densidad específica de la madera en kg/m<sup>3</sup>

Por último estimamos la biomasa total de los árboles seleccionados a partir del resultado de la biomasa del tronco y el factor de expansión de biomasa De acuerdo a Pizzurno-Maidana

(2010), se utilizó el valor de FEB de 3.4, debido a la escasez de datos acerca del mismo. Condensada, la fórmula queda expresada así:

$$B_t = BF * FEB$$

#### 4.2.5 Procesamiento del Material Entomológico

Los insectos colectados fueron colocados en alcohol 70%, montados y etiquetados con la información de colecta, además de la especie de árbol del cual emergieron y las condiciones en las cuales se dio la emergencia (expuestos, bajo luz, bajo sombra), para su posterior determinación. El material colectado se cotejó con colecciones locales (UP-PCMENT, STRI-Insect Collection, UP-MI-G B Fairchild), y fuentes literarias como Chemsak (1969), Zayas (1975), Chemsak y Linsley (1982), Monne *et al* (2007), Maes *et al* (2010), entre otra literatura disponible. Todo el material entomológico obtenido de este trabajo fue depositado en la colección del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología, Universidad de Panamá.

#### 4.2.6 Establecimiento de la Especificidad de Cerambycidae al Hospedero

Para establecer el grado de especificidad de los Cerambycidae hacia uno u otro potencial hospedero, se siguió la metodología sugerida por Tavakilian *et al* (1997), clasificando a los insectos fitófagos en **Generalistas** o **Especialistas**, asumiendo que los primeros son capaces de atacar numerosas especies de plantas no relacionadas o especialistas capaces de

atacar un limitado número de plantas de taxa relacionadas o en el caso de no serlo plantas no relacionadas pero con similar arsenal químico de defensa

El carácter generalista o especialista fueron categorizadas a través de observaciones realizadas durante el experimento y revisión de literatura especializada como Rice (1985), Tavakilian *et al* (1997), Berkov y Tavakilian (1999), Magrúgal Cardaño (2003), Maes *et al* (2010) y Machado *et al* (2012) De esta forma pudimos establecer diferentes categorías

- 1 **Generalistas:** especies de Cerambycidae asociados a más de un orden, familia, género o especie de planta
- 2 **Especialistas a nivel taxonómico.** especies de Cerambycidae asociados a plantas que pertenecen a un orden, familia, género o especie de planta en particular
- 3 **Especialista a nivel químico\*** especies de Cerambycidae asociados a plantas que no están asociadas taxonómicamente pero que pertenecen a familias que producen latex

Es importante considerar esta clasificación completamente hipotética, debido a que en todos los casos no siempre esta va a estar soportada por suficiente información, sin embargo nos permite observar probables tendencias de la relación hospedero-huésped

#### 4.2.7. Análisis estadístico

Las observaciones realizadas en cada una de las muestras de plantas seleccionadas se organizaron en matrices de presencia-ausencia, generando un listado de individuos a nivel específico, especificando el hospedero de donde emergió, la fecha de colecta además de

información sobre los diferentes parámetros ambientales medidos durante el periodo de muestreo y que consideramos pudieran tener un efecto importante sobre la muestra. La normalidad de los datos se estimó por medio de la prueba de Shapiro ( $\alpha < 0.05$ ). Para determinar diferencias en la abundancia de individuos emergidos en las diferentes muestras de plantas seleccionadas, se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis.

Para determinar el grado de significancia del factor luminosidad en la emergencia de adultos de Cerambycidae, se utilizó la prueba de Wilcoxon para variables dependientes, asumiendo la premisa de que el factor luminosidad tiene un efecto sobre la selección de sustrato y emergencia de adultos.

De igual forma se procedió a establecer las probables relaciones de los taxa de Cerambycidae emergidos de cada una de las muestras de plantas seleccionadas, para ello se utilizó el estimador de similitud-disimilitud de Bray-Curtis por medio del paquete estadístico Biodiversity Pro (McAleese, 1997). Los resultados de la prueba se relacionaron con la filogenia de las plantas vasculares presentadas por Condit *et al.* (2011), así como The Angiosperms Phylogeny Group (1998).

## V Resultados

De un total de 12 réplicas correspondientes a 60 cortes con un peso total de 212 kg (468 6 lb) emergieron 109 individuos de Cerambycidae, pertenecientes a 9 géneros y 11 especies, con un 40 3% de especímenes asociados a una especie de planta con una baja densidad (dureza) calculada como *Gustavia superba*. Las tres especies de Cerambycidae más abundantes fueron *Neoclytus columbianus* (57 especímenes = 52%), *Lagocheirus plantaris* (20 especímenes = 18%) y *Colobothea distincta* (18 especímenes = 16%), para un total de 86%. La menor riqueza de especies se registró en *Ficus insipida* (2 especies, 4 6% especímenes), *Anacardium excelsum* (2, 5 5%) y *Luehea seemannii* (2, 7 33%), mientras que las más altas se registraron en *G. superba* e *I. cocleensis* (7 y 5 especies, 40 3% y 30 2% respectivamente) (Cuadro 2), además, se evidenció que especies como *Colobothea distincta* (Pascoe, 1866), *Lagocheirus plantaris* (Dillon, 1957) (Lamiinae) y *Neoclytus columbianus* (Fuchs, 1963) (Cerambycinae) estuvieron presentes en diferentes plantas hospederas. *Cosmotoma fasciata* (Harold, 1880), *Mecometopus jansonii* (Bates, 1870), *Chlorida festiva* (Linnaeus, 1758), *Lagocheirus araneiformis* (Voet, 1778), *Oreodera costaricensis* (Thomson, 1865) y *Psapharocrus circumflexus* (Jacquelin Duval, 1857) se capturaron en una sola planta hospedera.

**Cuadro 2** Riqueza de escarabajos longicornios (Cerambycidae) emergidos en seis especies de plantas hospederas en el Paisaje Protegido de Isla Galeta, Colón. *Inga cocleensis* (Ic), *Inga thibaudiana* (It), *Anacardium excelsum* (Ae), *Gustavia superba* (Gs), *Luehea seemannii* (Ls), *Ficus insipida* (Fi)

<b>Cerambycidae/planta</b>	<b>Ic</b>	<b>It</b>	<b>Ae</b>	<b>Gs</b>	<b>Ls</b>	<b>Fi</b>
<i>Nyssodrysin corticalis</i> Bates, 1864				1		
<i>Nyssodrysin haldemani</i> LeConte, 1852	3		2	2		
<i>Lagocheirus plantaris</i> Dillon, 1957				11	5	4
<i>Lagocheirus araneiformis</i> Voet, 1778	1					
<i>Psapharochrus circumflexus</i> Jacquelin Duval, 1857				1		
<i>Neoclytus columbianus</i> Fuchs, 1963	6	30	4	17		
<i>Mecometopus jansonii</i> Bates, 1870		1				
<i>Colobothea distincta</i> Pascoe, 1866	2	2		11	3	
<i>Oreodera costaricensis</i> Thomson, 1865				1		
<i>Cosmotoma fasciata</i> Harold, 1880	1					
<i>Chlorida festiva</i> Linnaeus, 1758						1
<b>Numero de especies</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>2</b>
<b>Numero de individuos</b>	<b>13</b>	<b>33</b>	<b>6</b>	<b>44</b>	<b>8</b>	<b>5</b>

Los arboles seleccionados presentaron alturas entre los 9 y 38 m, y diámetro a la altura del pecho por encima de los 50 cm. La densidad de la madera seleccionada estuvo entre los 46 y 76 g/cm<sup>3</sup>, siendo *Inga cocleensis* e *Inga thibaudiana* las más densas, concordando con la literatura revisada (Leon H, 2008a). El cuadro 3 muestra que el número de especies y de individuos colectados es muy variable a medida que parámetros como el DAP, la biomasa o la densidad van aumentando.

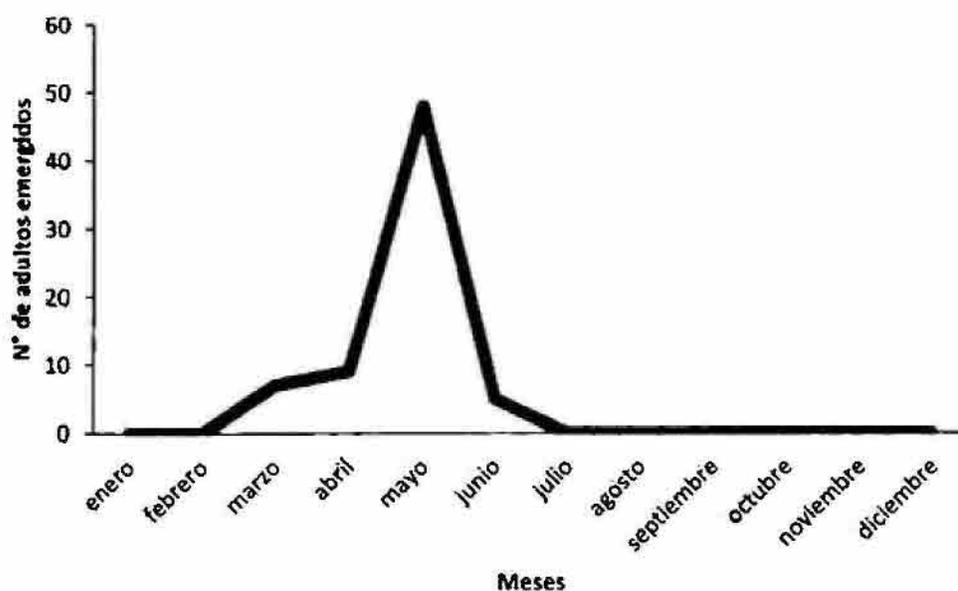


Figura 4. Patrón de emergencia de adultos de Cerambycidae de las plantas seleccionadas a lo largo del periodo de muestreo.

Durante 12 meses se hicieron observaciones y recolecciones pero que en los meses de agosto a diciembre no hubo emergencia como lo indica la figura 4. Los datos de abundancia de individuos emergidos, muestra que el proceso de emergencia se dio durante los meses de febrero a julio, alcanzando su mayor pico de emergencia en el mes de mayo.

Al analizar las muestras colectadas de la madera expuesta en campo, vemos que no existen diferencias significativas en la abundancia de escarabajos longicornios si las asociamos con sus plantas hospederas a nivel específico ( $W= 0.687208$ ;  $p=< 0.05$ ) ( $H=4.0773$ ;  $p=> 0.05$ ) o a nivel de orden ( $H=4.035$ ;  $p=>0.05$ ) (Figuras 6, 7 y 8); aun así, observamos que el orden Ericales (*Gustavia superba*) presenta una mayor abundancia de individuos (23), seguido de Fabales (*Inga cocleensis e Inga thibaudiana*) (14) respectivamente.

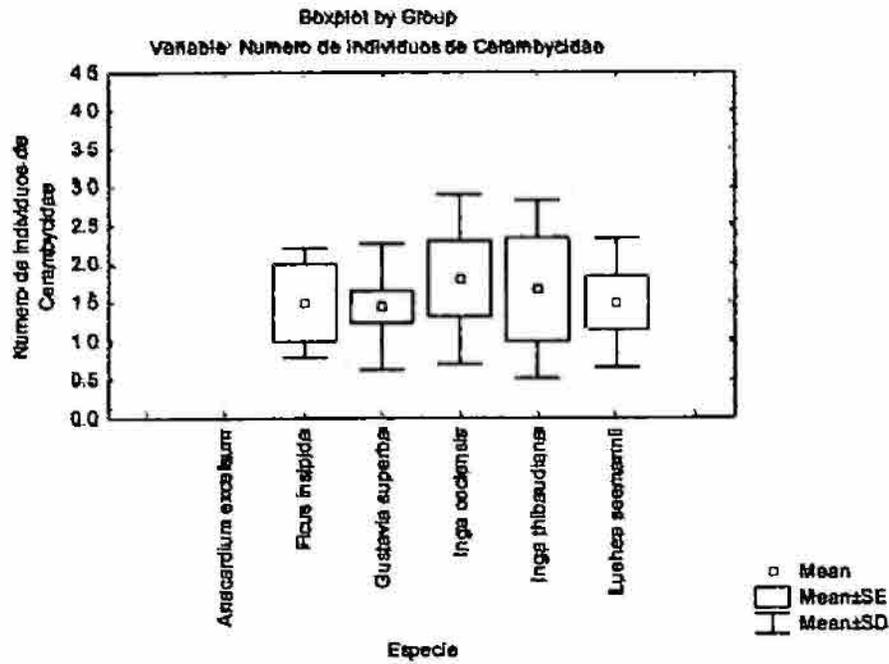


Figura 5. Número de individuos emergidos de las diferentes especies de plantas hospederas.

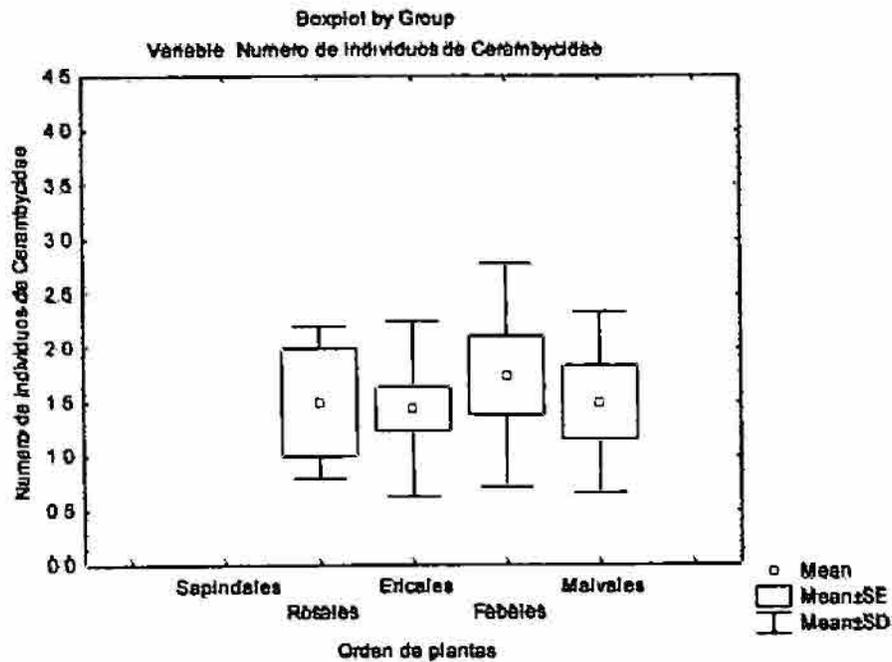
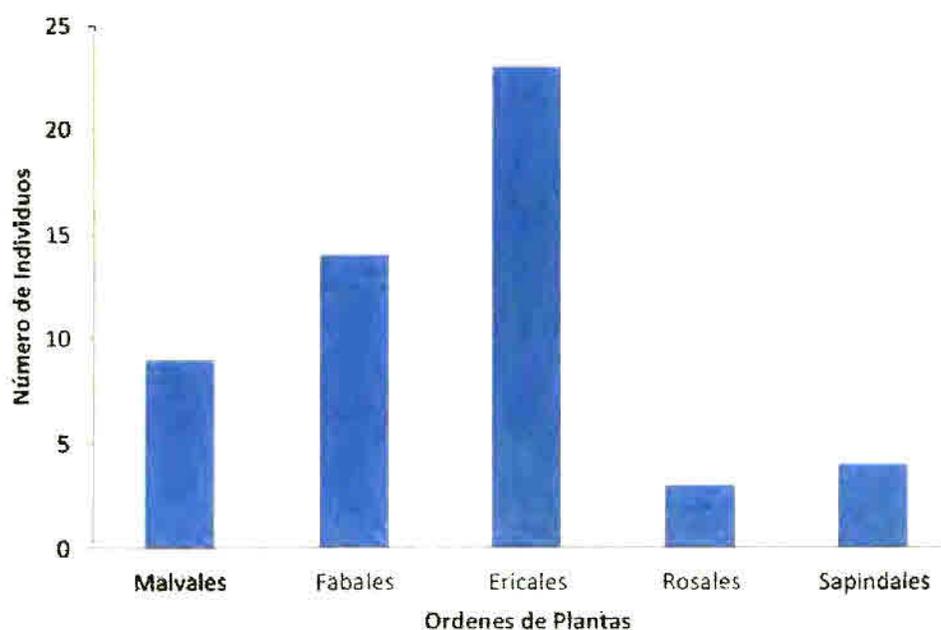


Figura 6. Número de individuos emergidos de los diferentes órdenes de plantas utilizados durante este estudio



**Figura 7.** Número de individuos emergidos de los diferentes órdenes de plantas utilizadas durante este estudio. Nótese que el orden Ericales muestra el mayor número de emergencias de adultos, seguido por Fabales y Malvales respectivamente.

**Cuadro 3.** Parámetros forestales medidos durante el muestreo; *Inga cocleensis* (Ic); *Inga thibaudiana* (It); *Anacardium excelsum* (Ae); *Gustavia superba* (Gs); *Luehea seemanii* (Ls); *Ficus insipida* (Fi); Dap= diámetro a la altura del pecho.

Orden	Familia	Especie	Altura (m)	DAP	Biomasa	Densidad (g/cm <sup>3</sup> )	Característica de la madera	Número de individuos/especies emergidas
Fabales	Fabaceae	Ic	15.5	44.0	1.108	0.76	albura de color amarillo, duramen marrón, textura mediana, moderadamente dura y pesada (León H., 2008a)	13(5)
	Fabaceae	It	9.0	80.0	1.087	0.72	similares a otras especies de <i>Inga</i> .	33(3)

							incluida <i>cocleensis</i> (León H 2008a)	
Sapindales	Anacardiaceae	<i>Ae</i>	200	910	1389	0.46	albura amarilla pálida duramen castaño amarillento textura media, liviana y blanda (León H 2003)	6(2)
Encales	Lecythidaceae	<i>Gs</i>	175	380	0799	0.46	Madera color amarillo pálido sin transición entre albura y duramen evidente de textura mediana madera dura y pesada (León H 2008b)	44(7)
Malvales	Malvaceae e- Grewioidae	<i>Ls</i>	198	1000	1410	0.40	Madera blanquizca a grisácea sin diferenciación entre la albura y el duramen madera liviana y blanda (Valverde y Rincon 2008)	8(2)

### Especificidad del Hospedero

De las 11 especies de Cerambycidae registradas en este estudio, la mayor parte son generalistas (91%) en detrimento de los especialistas (9%), lo que supone un nivel mínimo de especificidad en las especies estudiadas. Las especies que mostraron especificidad taxonómica (*Neoclytus columbianus* y *Cosmotoma fasciata*) presentaron afinidad de

reconocimiento a un solo nivel ordinal Fabales, lo que podría deberse primordialmente a divergencias químicas entre las especies que componen el orden (Meurer-Grimes y Tavakilian, 1997), muchos de los Cerambycidae colocados en la categoría de generalistas presentan, de acuerdo a Tavakilian *et al* (1997) y Tavakilian (2014), reproducción exitosa confirmada en plantas hospederas no relacionadas entre sí. Especies de Cerambycidae como *Lagocheirus plantaris*, *Chlorida festiva* y *Psapharochrus circumflexus* son presentados por Tavakilian *et al* (1997), como especialistas químicos, debido a su capacidad de desarrollar su ciclo de vida en plantas que sintetizan componentes como el látex, sin embargo, los adultos colectados en Galeta, demuestran que no solamente están asociadas a familias de plantas productoras de latex, sino también a aquellas libres de este tipo de compuesto, lo que denota un comportamiento generalista, dada su capacidad de aprovechar sustratos tanto libres de látex como en presencia de latex. Dos casos particularmente interesantes son el de *Neoclytus columbianus*, el cual se clasificó inicialmente como un especialista taxonómico dada su interacción con las especies de *Inga* utilizadas en el estudio, siendo esta especialización a nivel familiar (Cuadro 5). Tavakilian *et al* (1997), en un estudio de la especificidad del hospedero de los Cerambycidae en la Guyana Francesa, clasificaron a aquellos individuos que emergen primordialmente de un grupo de plantas de la misma familia o género, pero también de una familia o género no asociado, como especialistas taxonómicos, independientemente de su asociación con la otra plantas hospedante, siempre y cuando el número de individuos fuera similar entre las diferentes plantas, sin embargo, Berkov (en preparación) utilizando una metodología similar a la aplicada tanto en el trabajo de Tavakilian *et al* (1997) y en este estudio registra al menos 6 hospederos diferentes para *N. columbianus*: *Inga laurina* (Fabaceae), *Leuhea seemannii* (Malvaceae), *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) *Terminalia oblonga*

(Combretaceae), *Gustavia superba* (Lecythidaceae) y *Dipteryx oleifera* (Fabaceae) Aunque tomando en cuenta estos resultados y los obtenidos en este estudio, se observa una mayor afinidad a las especies del género *Inga*, se considera prudente clasificarlo como una especie generalista Por otra parte, *Cosmotoma fasciata* muestra afinidad al genero *Inga*, obteniendose los mismos resultados de Tavakilian *et al* (1997) y Berkov (en preparacion) lo que lleva a clasificarlo como especialista taxonómico

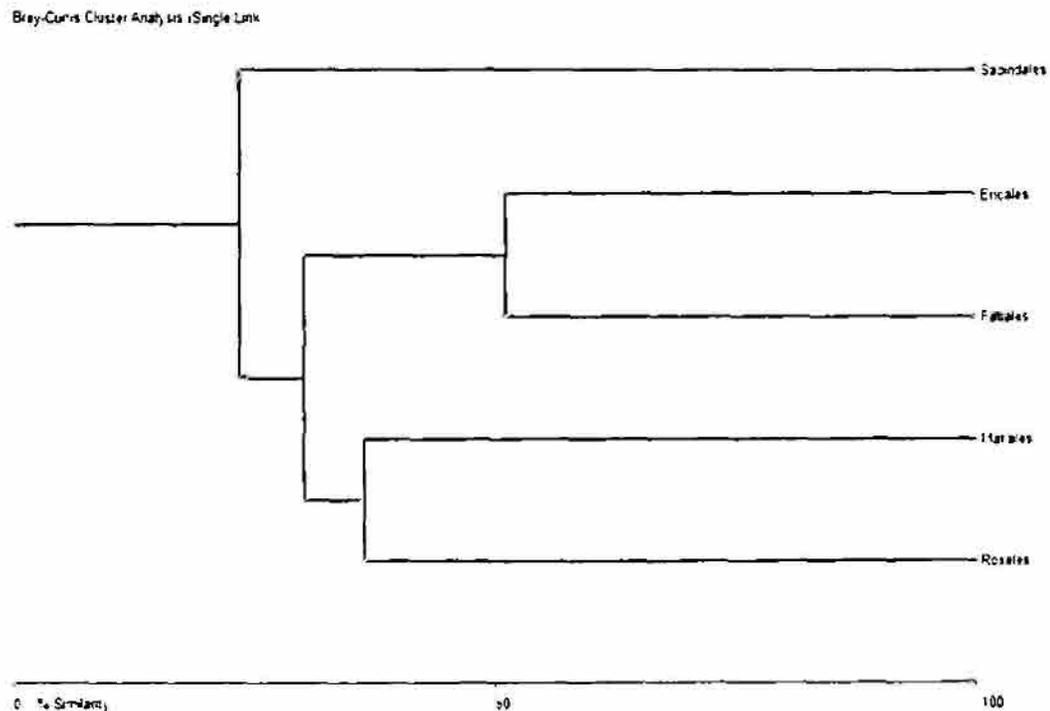
**Cuadro 4** Especies de Cerambycidae asociados a diferentes plantas hospederas en el Paisaje Protegido de Isla Galeta, Colón

Taxón/Autor	Especies de Cerambycidae emergidas	Relación con el hospedero	Tribu de Cerambydae	Referencia
<b>ANACARDIACEAE</b>				
<i>Anacardium excelsum</i> Linnaeus, 1758	<i>Neoclytus columbianus</i> *	Generalista	Clytini	Berkov (en preparación)
	<i>Nyssodrysinia haldemani</i>	Generalista	Acanthocini	Tavakilian <i>et al</i> , 1997
<b>MALVACEAE</b>				
<i>Luehea seemanni</i> Triana y Planch	<i>Lagocheirus plantaris</i>	Generalista (Látex)	Acanthocini	Este estudio
	<i>Colobothea distincta</i>	Generalista	Colobotheini	Tavakilian <i>et al</i> , 1997, Maes <i>et al</i> , 2010
<b>FABACEAE</b>				
<i>Inga concleensis</i>	<i>Lagocheirus araneiformis</i>	Generalista (Látex)	Acanthocini	Tavakilian 2014
	<i>Colobothea</i>			Este estudio

	<i>distincta</i> <i>Cosmotoma fasciata</i> <i>Neoclytus columbianus</i>	Generalista  Especialista taxonómico  Especialista taxonómico	Colobotheini    Clytini	Tavakilian <i>et al</i> 1997, Berkov (en preparacion)    Berkov (En preparaci3n)
<i>Inga thibaudiana</i>	<i>Neoclytus columbianus</i>  <i>Mecometopus jansonii</i> <i>Colobothea distincta</i>	Especialista taxonómico   Generalista   Generalista	Clytini    Clytini   Colobotheini	Este estudio  Tavakilian <i>et al</i> , 1997      Este estudio
<b>MORACEAE</b>				
<i>Ficus insipida</i> Willd	<i>Lagocheirus plantaris</i>    <i>Chlorida festiva</i>	Generalista (Látex)    Generalista	Acanthocini    Bothriospilini	Este estudio     Tavakilian <i>et al</i> , 1997
<b>LECYTHIDACEAE</b>				
<i>Gustavia superba</i> Berg, 1856	<i>Lagocheirus plantaris</i>  <i>Nyssodryssina corticollis</i>  <i>Psapharochrus circumflexus</i>  <i>Oreodera costaricensis</i>	Generalista (Látex)   Generalista   GeneralistaGeneralista	Acanthocini      Acanthoderini	Este estudio   Tavakilian <i>et al</i> 1997  Este estudio   Este estudio

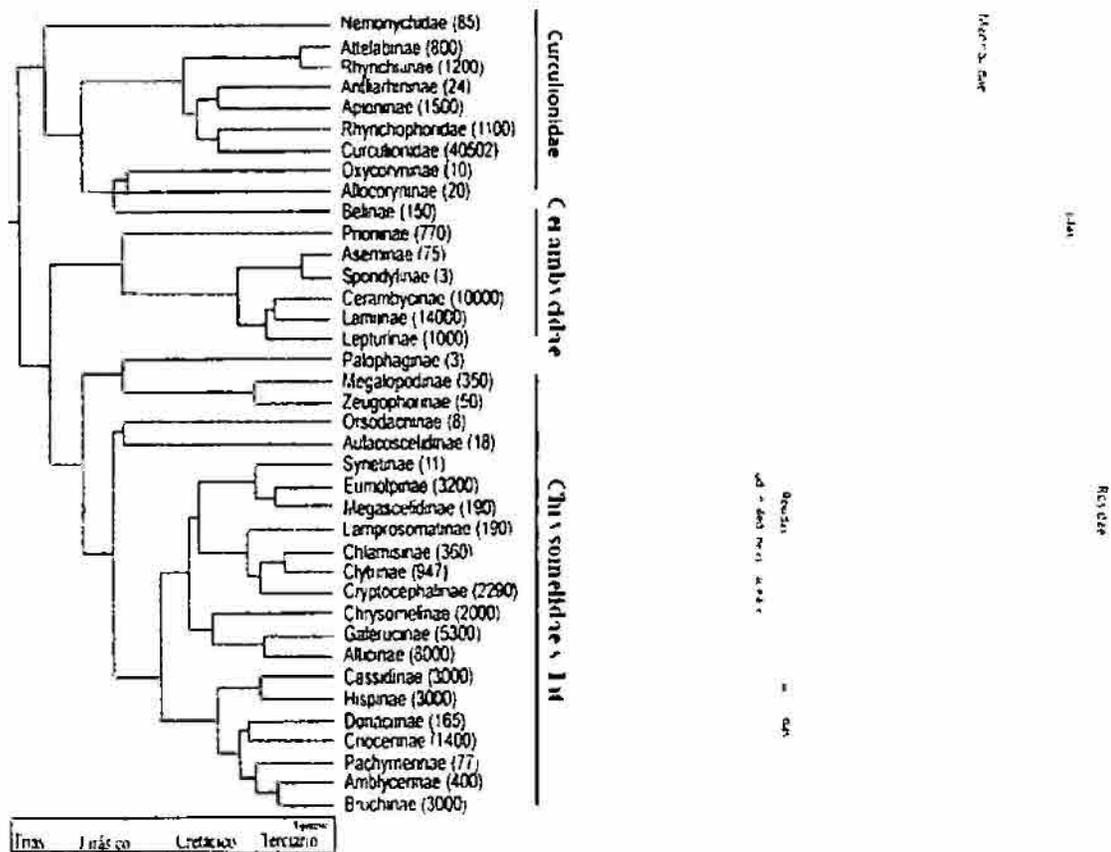
## Relaciones taxonómicas y Filogenéticas con Agrupaciones de Cerambycidae

Al analizar la composición de taxa de Cerambycidae emergidas a través del cluster de asociación, se pudo establecer que el orden Ericales (Lecythidaceae) muestra cierta relación con el orden Fabales (Fabaceae), estos dos órdenes muestran una asociación menos estrecha con los órdenes Malvales (Malvaceae) y Rosales (Moraceae). Por último el análisis separó al orden Sapindales de los restantes órdenes respectivamente (Figura 8)



**Figura 8** Asociación de los diferentes órdenes de plantas, de acuerdo a la composición de especies Cerambycidae emergidos y caracteres de la planta. El análisis de similitud de Bray-Curtis muestra que los órdenes Ericales y Fabales están relacionados, así como Malvales y Rosales, mientras que Sapindales muestra un grado de disimilitud amplio respecto a los demás órdenes.

Cuando comparamos el cluster de asociación con información reciente sobre las relaciones filogenéticas de los diferentes órdenes y familias de plantas existentes, vemos que plantas como *Gustavia superba* (Lecythidaceae) presentan una línea evolutiva diferente, el resto de las especies de plantas hospedadas muestreadas, pertenecen al grupo de las Rosidas (Malvales, Sapindales, Rosales y Fabales), las Rosidas presentan una evolución divergente a lo largo de la historia evolutiva que las separa en dos grupos característicos Rosidas I y Rosidas II (Figura 9) El cluster relaciona órdenes que pertenecen a grupos de rosidos diferentes, lo que indica que los gremios de Cerambycidae en las diferentes taxa de plantas seleccionadas siguen un patrón independiente de su ubicación filogenética, por lo que la propuesta de la distancia filogenética del hospedero y su efecto sobre la diversidad de escarabajos longicornios (Coleoptera Cerambycidae), no es sustentada, tomando en cuenta que el patrón de asociación al hospedero parece no corresponder a un patrón filogenético, sino más bien responden a aspectos ecológicos como la co-evolución planta-insecto en los cuales resalta la herbivoría, la capacidad de defensa de la planta y la preferencia del huésped, esto nos llevaría a preguntarnos ¿Qué mecanismos influyen en la preferencia de los Cerambycidae para la selección de un hospedero adecuado?



**Figura 9** Comparación de los árboles filogenéticos para Cerambycidae, Curculionidae y Chrysomelidae s.l. (Phytophaga) y de las Angiospermas como plantas hospederas. Fuentes: Angiosperm Phylogeny Group, 1998 y Ribera, 1999

### Efecto de la Luminosidad en la emergencia de Cerambycidae

De un total de 12 replicas, correspondientes a 60 cortes con un peso total de 157 kg (347.9 lb), emergieron 56 individuos, pertenecientes a 5 especies (Figura 10). La prueba de Wilcoxon muestra que existen diferencias significativas en cuanto al número de individuos adultos emergidos y al porcentaje de exposición a la luz del sustrato ( $Z = 4.006938$ ,  $p < 0.05$ ), ( $W = 0.374536$ ,  $P < 0.05$ ), dándose el mayor porcentaje de emergencia, en

condiciones de sombra, siendo el grupo que mayor emergencia tuvo fue *Neoclytus columbianus* (27)



Figura 10 Numero de individuos emergidos bajo diferentes condiciones de luminosidad El mayor porcentaje de emergencia se dio bajo condiciones de sombra, preferentemente de 0 6%

## VI DISCUSIÓN

Al analizar las muestras colectadas de la madera expuesta en campo, vemos que no existen diferencias significativas en la abundancia de escarabajos longicornios si las asociamos con sus plantas hospederas a nivel específico o a nivel de orden, inicialmente se considero la densidad de la madera como un probable factor limitante para las especies de Cerambycidae en el proceso de selección de un hospedero, sin embargo este factor al parecer no limita su presencia en diferentes plantas hospederas, ya que la preferencia puede estar sujeta tanto a especies de baja densidad como a especies de mayor densidad como lo es el genero *Inga*. Por otro lado a pesar de que algunas especies (*Ficus insipida*) presentan una alta biomasa, capaz de soportar las comunidades de fitófagos entre los cuales están los Cerambycidae, estos presentaron predilección por hospederos con tasas menores de biomasa (Cuadro 3)

Por otro lado, especies como *Neoclytus columbianus* o *Lagocheirus plantaris*, tuvieron una buena representatividad en los muestreos, mientras que otras como *L. araneiformis*, solo fueron encontradas una sola vez. Aun cuando pudieran ser catalogadas como especies raras por su baja representatividad, es posible también determinar su grado de especificidad a través de la metodología utilizada, sin embargo la revisión de la literatura nos sugiere que solo *Cosmotoma fasciata* presenta hábitos específicos hacia plantas del genero *Inga* (Fabaceae), lo que plantea la siguiente interrogante ¿Que factores influyen en la presencia o ausencia de Cerambycidae en las potenciales plantas hospederas?

## Especies de Cerambycidae asociadas a las diferentes plantas hospedadas estudiadas.

### Ericales

#### Lecythidaceae

*Gustavia superba* (Kunt) O Berg (1856)

Laminae *Nyssodrysinia corticolis* un espécimen emergió de este hospedante, no se tiene información previo de emergencia en la literatura, lo que supone un nuevo registro

*Nyssodrysinia haldemani*, dos especímenes emergieron de este hospedante, no se tiene información previa de emergencia en la literatura, lo que supone un nuevo registro

*Lagocheirus plantaris*, once especímenes emergieron de este hospedante no se tiene información previa de emergencia en la literatura, lo que supone un nuevo registro

observaciones de campo hechas en el 2012, indican una asociación con *Mangifera indica* (Lanuza-Garay y Vargas-Cusatti, com per) *Psapharochrus circumflexus*, un espécimen emergió de este hospedante, no se tiene información previa de emergencia en la literatura, lo que supone un nuevo registro, se ha reportado la emergencia de esta especie en Mango (*Mangifera indica* Sapindales Anacardiaceae)(Maes *et al.*, 2010), *Colobothea distincta*, once especímenes emergieron de este hospedante, no se tiene información previa de emergencia en la literatura, lo que supone un nuevo registro a nivel específico se ha reportado asociación del género con *Gustavia* (Lecythidaceae)(Berkov y Tavakilian, 1999, Machado *et al.*, 2012), *Oreodera costaricensis*, un solo espécimen emergido de este hospedante, no se tienen reportes de plantas hospedadas para esta especie Tavakilian *et al.* (1997) y Machado *et al.*, (2012) asocia al género *Oreodera* a plantas de las familias Sapotaceae, Euphorbiaceae, Sterculiaceae Tiliaceae, Clusiaceae, Fabaceae, Moraceae Burseraceae, Caryocaraceae y Combretaceae

Cerambycinae. *Neoclytus columbianus* no

se tiene información previa de emergencia asociada en la literatura para este hospedante lo que supone un nuevo registro

## **Fabales**

### **Fabaceae**

*Inga cocleensis* Pittier, 1916

**Laminae** *Nyssodrysinia haldemani*, tres especímenes emergieron de este hospedante, no se tiene información previa de emergencia en la literatura, lo que supone un nuevo registro sin embargo Tavakilian *et al* (1997) reportan la emergencia de individuos del genero *Nyssodrysinia* en *Inga* sp , aunque con información insuficiente para establecer dicha relación *Lagocheirus araneiformis*, un espécimen emergió de este hospedante, no se tiene informacion previa de emergencia en la literatura, lo que supone un nuevo registro, Tavakilian *et al* (1997) indican que la especie está asociada a plantas de la familia Anacardiaceae, específicamente *Spondias mombim*, *Spondias purpurea* (Maes *et al* , 2010), igualmente Tavakilian *et al* (1997) y Maes *et al* (2010) asocian esta especie con plantas de las familias Burseraceae (*Bursera simaruba*), Euphorbiaceae (*Manihot esculenta*, *Hura crepitans*, *Sapium aucuparium*), Moraceae (*Ficus* sp), Vochysiaceae (*Vochysia guatemalensis*), Poaceae (*Saccharum officinarum*, *Zea mays*) Simaroubaceae (*Simarouba amara*) y Araliaceae (*Schefflera morototoni*), Madridal Cardeño (2003) ha hecho observaciones en la Costa Atlántica colombiana en *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae) y *Sterculia apetala* (Malvaceae) *Colobothea distincta*, dos especímenes emergieron de este hospedante, no se tiene informacion previa de emergencia en la literatura de esta especie sobre *I cocleensis*, lo que supone un nuevo registro de planta hospedera a nivel intra-específico Tavakilian *et al* (1997) reportan que el genero *Colobothea* tiene numerosos

órdenes de plantas hospedantes, incluida Fabales, *Cosmotoma fasciata* un espécimen emergió de este hospedante, a nivel genérico se conoce su asociación con plantas exclusivamente del género *Inga* (Tavakilian *et al* , 1997), aun así es un nuevo registro de hospedante **Cerambycinae** *Neoclytus columbianus*, no se tiene información previa de emergencia asociada en la literatura para este hospedante, lo que supone un nuevo registro Rice (1985), Tavakilian *et al* (1997), Madridal Cardeño (2003) así como Machado *et al* (2012) refieren su asociación a plantas del grupo de las Fabaceae, así como a otras familias y órdenes de plantas

## **Fabales**

### **Fabaceae**

*Inga thibaudiana* DC

**Laminae** *Colobothea distincta*, dos especímenes emergieron de este hospedante, no se tiene información previa de emergencia en la literatura **Cerambycinae** *Neoclytus columbianus*, treinta especímenes emergieron de este hospedante, no se tiene información previa de emergencia asociada en la literatura para este hospedante, lo que supone un nuevo registro *Mecometopus jansoni*, un espécimen emergió de este hospedante, no se tiene información previa de emergencia en la literatura, Tavakilian *et al* (1997), refiere varios hospedantes para el género *Mecometopus* de las familias Anacardiaceae, Vochysiaceae Euphorbiaceae, Olaceae, Fabaceae, sin referir relación alguna con especies del género *Inga*

## **Malvales**

### **Malvaceae- Grewioideae**

*Luehea seemannii* Triana y Planch, 1862

*Lagocheirus plantaris* cinco especímenes emergieron de este hospedante no se tiene información previa de emergencia en la literatura, lo que supone un nuevo registro para a nivel específico y genérico, *Colobothea distincta* tres especímenes emergieron de este hospedante, Tavakilian *et al* (1997), refieren al género con algún tipo de asociación con plantas del grupo Malvales (específicamente Malvaceae- Grewioideae), observaciones hechas por Stockwell y Windsor en los bosques del área del Canal de Panamá indican una probable asociación de esta especie con *Luehea seemanni* (Cita de internet)

## Rosales

### Moraceae

*Ficus insipida* Willd, 1806

**Laminae:** *Lagocheirus plantaris* cuatro especímenes emergieron de este hospedante, Maes *et al* (2010) mencionan a nivel genérico asociaciones con plantas de la familia Euphorbiaceae y Moraceae, Stockwell y Windsor, a través de observaciones de campo indican la emergencia de dos especímenes de *L. plantaris* de ramas caídas de 4 cm de diámetro en los bosques de Fuerte Espinar (Ft Gulick)(Cita de Internet), **Cerambycinae** *Chlorida festiva* no se tiene información previo de emergencia asociada en la literatura para este hospedante, lo que supone un nuevo registro a nivel específico Maes *et al* (2010) relacionan esta especie con el género *Hevea* (Moraceae) y a otros grupos de plantas

## Sapindales

### Anacardiaceae

*Anacardium excelsum* (Bert y Balb ex Kunth) Skeels

**Laminae** *Nyssodrysinia haldemani* dos especímenes emergieron de este hospedante Stockwell y Windsor reportan tres especímenes emergidos de ramas muertas de 4cm de diámetro en los bosques de Fuerte Espinar (Ft Gulick) (Cita de Internet), **Cerambycinae** *Neoclytus columbianus* cuatro especímenes emergieron de este hospedante, no se tiene información previa de emergencia asociada en la literatura para este hospedante, lo que supone un nuevo registro Machado *et al* (2012) refieren a este género asociado a plantas del grupo Anacardiaceae (*Schinus molle*)

### **Relación Filogenética del Hospedero y los Cerambycidae**

Se ha sugerido que el grado de especificidad en insectos fitófagos es mayor a nivel genérico o de familia del hospedante que a nivel específico (Kitching *et al*, 2003), De esta manera han intentado explicar las similitudes en el ensamblaje de las comunidades de insectos fitófagos en los trópicos basados en las relaciones taxonómicas de las plantas hospedadoras, tomando en cuenta que la co-radiación entre los grupos de insectos fitófagos principalmente escarabajos y las plantas superiores

La evidencia filogenética y temporal sugiere que las angiospermas así como los Cerambycidae y otros fitófagos (Curculionidae y Chrysomelidae) han estado asociadas durante gran parte de su respectiva historia natural a partir del periodo Cretácico (Ribera, 1999, Wilkstrom *et al*, 2001, 2004) y diversificación durante el Terciario, lo que supondría un proceso evolutivo en respuesta a la interacción existente Sin embargo, cuando

comparamos la línea evolutiva de las diferentes subfamilias de Cerambycidae estas no coinciden con los órdenes de plantas tratadas, lo que supondría un proceso evolutivo independiente

Las asociaciones entre plantas e insectos pueden suelen ser muy cercanas, (Erwin, 1982, Jolivet, 1992, Tavakilian et al 1997, Meuer-Grimes y Tavakilian, 1998, Ødegaard, 2000), la diversificación de las angiospermas aparentemente está estrechamente relacionada con la masiva diversificación de insectos que dependen de una u otra forma de ellas. El hecho de establecer una relación filogenética entre el grupo Phytophaga y las angiospermas es realmente difícil, tomando en cuenta que la evidencia molecular, fósil y tectónica para establecer la línea evolutiva de este grupo de plantas es realmente conflictiva (Magallon & Sanderson, 2001, Magallón & Sanderson, 2005, Rutschmann *et al.* 2007, Sanderson *et al.*, 2004, Smith *et al.*, 2010 Magallón, 2009, Sauquet *et al.*, 2012, Magallón *et al.*, 2013 Magallón, 2014, Sytsma *et al.*, 2014)

Si se asume este supuesto, mientras mayor distancia filogenética presente dos taxa de plantas, menor número de taxa de fitófagos compartirán entre sí (Pérez-Contreras, 1999) Los resultados obtenidos del análisis de similitud no apoyan satisfactoriamente esta premisa, ya que muchos de los grupos que estuvieron presentes en este estudio no solo se relacionaban a taxa de plantas cercanos entre sí, sino también a taxa distantes filogenéticamente, este fenómeno lo podemos observar tanto en la subfamilia Laminae como Cerambycinae, especialmente con el género *Lagocheirus* presente en Fabales y Rosales, pero también está presente en órdenes distantes como Malvales y Ericales,

evidenciando la inexistencia de una relación de especificidad evidente entre los taxa de Cerambycidae y las plantas hospederas seleccionadas

Una explicación razonable a este comportamiento podría encontrarse es el proceso de selección de la planta hospedera. Diferentes estudios han demostrado que algunos individuos pueden rechazar un grupo de plantas aunque estas formen parte de su rango normal de selección, siendo esto variable, por lo que afirmar que los insectos tienen preferencias fijas de hospedero es un concepto erróneo (Schoonhoven *et al*, 1998, Pérez-Contreras, 1999), siendo estas determinadas por la genética o ser resultado de la experiencia previa (aprendizaje asociativo) tanto por habituación o aversión al alimento (Thompson y Spencer, 1966, Dethier y Yost, 1979, Dethier, 1980, Jermy, 1983, 1987, Huang y Renwick, 1995), llevando al insecto a explotar plantas inicialmente no aceptables en situaciones donde las mejores plantas no estén disponibles. Sin embargo, esta explicación tiene el problema de que solo ha sido probada en condiciones de laboratorio y se desconoce a ciencia cierta hasta que punto los resultados obtenidos sean extrapolables en la naturaleza.

Por otro lado, las interacciones entre especies de insectos fitófagos tienen relación con la amplitud del rango de hospederos proporcionando en algunos casos presiones selectivas hacia un comportamiento especializado. Una de las teorías asociadas con este concepto es la competencia intraespecífica, siendo esta una forma de presión para el uso de hospederos alternativos favoreciendo así el aumento del rango de especies de plantas (Shapiro, 1981, Courtney, 1984, Pérez-Contreras, 1999)

Por último, uno de los aspectos clave para la comprensión de la relación planta – insecto es determinar si los insectos ejercen una presión selectiva sobre las plantas, de forma que estas puedan responder de forma eficiente al daño causado por el fitófago. Otra posible explicación está en el concepto de co-evolución difusa, donde las defensas de las plantas han evolucionado para hacer frente de forma eficaz a los ataques de diferentes grupos de insectos, no a uno específico, de esta manera, las adaptaciones que presentan los insectos no solo estarán diseñadas para contrarrestar a un solo tipo de planta. En un sentido más amplio, esta teoría permite explicar el fenómeno de expansión de las angiospermas y la diversificación de los fitófagos, esta explicación suena muy razonable si asumimos que el mecanismo permitirá la colonización de otras especies de plantas, aunque estos sean incapaces de co-evolucionar de manera estrecha con sus nuevos hospederos (Perez-Contreras, 1999). La solución a este problema puede estar en los mecanismos de defensa del hospedante y las preferencias del huésped.

### **Metabolitos Secundarios y Preferencia de Huésped**

A lo largo del prolongado proceso co-evolutivo planta-insecto, las plantas han ido desarrollando progresivamente mecanismos de defensa contra los insectos y de igual manera, los insectos desarrollaron mecanismos para vulnerar estas defensas y aprovechar los recursos nutritivos que estas ofrecen (Madrigal Cardeño, 2003, Brenes-Arguedas *et al* 2008, Graham, 2010). Ehrlich y Raven (1964) y Berenbaum (1983) postulan un modelo del proceso co-evolutivo planta-fitófago, el cual pasa por una serie de etapas. 1) Muchas especies de plantas fabrican sustancias fitoquímicas que son ligeramente nocivas para los insectos y que pueden tener funciones autoecológicas o fisiológicas en la planta, 2) algunas

especies de fitófagos se alimentan de ellas, reduciendo su eficacia biológica, 3) una serie de mutaciones en la planta estimula la producción de nuevas sustancias más nocivas, que pueden aparecer independientemente en distintos grupos de plantas relacionadas, 4) esta nueva sustancia reduce la capacidad alimenticia del insecto, por lo que las plantas con esta sustancia serán seleccionadas debido a la presión ejercida por el fitófago, 5) Esto causa un proceso de radiación evolutiva de la planta, 6) en el proceso el insecto presentará tolerancia, atracción o uso del nuevo compuesto, dándose así la especialización y 7) el proceso es cíclico, produciéndose nuevas sustancias por parte de la planta y una posterior especialización por parte del insecto. Con la metodología planteada en este trabajo no es posible concluir sobre los metabolitos presentes en las diferentes especies, familias y órdenes de plantas utilizadas, sin embargo si nos apoyamos en la literatura (Meuer-Grimes y Tavakilian, 1997, Pell, 2004, Akio Tanaka y Conceicao da Silva, 2005, Flores *et al.*, 2009, Oliveira Almeida *et al.*, 2011, Oliveira *et al.*, 2012) y en el modelo presentado, sería explicable entonces que el orden Ericales (Lecythidaceae) este estrechamente relacionado a Fabales (Fabaceae) luego las Rosales (Moraceae) y las Malvales (Tiliaceae) están relacionadas también, aunque no de forma tan cercana y las Sapindales (Anacardiaceae) totalmente separadas de las otras.

Las relaciones co-evolutivas que existen entre ambos están gobernadas por la producción permanente de nuevas defensas o alomonas y el desarrollo de un proceso de neutralización de esta defensa química por parte del insecto. Estas contra-adaptaciones deben incluir capacidades etológicas y metabólicas por parte del insecto que son desfavorables para la planta, por lo cual la planta debe crear nuevas alomonas para su efectiva defensa y el

insecto nuevas contra-adaptaciones para evadirlas siendo este proceso extremadamente dinamico (Madrigal Cardeno 2003 Brenes-Arguedas *et al* , 2008, Graham 2010)

Aun cuando las diferentes especies de Cerambycidae generalmente ovipositan y emergen tanto de plantas sanas como moribundas o solo son atraidas por una condicion fitologica especifica, Meurer-Grimes y Tavakilian (1997) asi como Allison *et al* (2004) hacen mencion de la capacidad de estos de seleccionar hospedantes que muestran similitudes fitoquimicas sugiriendo entonces que el reconocimiento del hospedero mas que sujeto a la relacion entre taxa esta más influenciada por pistas quimicas producidas por la misma planta

Los procesos co-evolutivos, principalmente los mecanismos de defensa de la planta quizas puedan responder esa interrogante Por un lado, los metabolitos secundarios y por el otro la capacidad fisiologica de tolerancia de los escarabajos, jugarian un papel fundamental en la preferencia de los insectos por uno u otro hospedero, apoyando el modelo de Ehrlich y Raven (1964) Por ejemplo las Ericales y Fabales comparten componentes como el Lupeol y la Lupimina (Triterpenoides), las Rosales y Malvales numerosos alcaloides como Funebrina Latex (que contiene componentes alcaloides) ademas de lupeol lo que los acerca a las Fabales y Ericales Los individuos del género *Lagocheirus* al parecer son tolerantes a estos componentes con latex (*Ficus* sp y en *Manihot sculenta*) y en cuanto a las Sapindales estas tienen gran cantidad de resinas y componentes como el acido anacárdico (Anacardiaceae)

Componentes como los monoterpenos y los alcoholes como el etanol son utilizados como kairomonas atrayentes para muchos barrenadores, incluidos los Cerambycidae, siendo los terpenos compuestos defensivos comunes en los tejidos del tronco y hojas de plantas maderables, muchas veces liberado en grandes cantidades de tejido dañado o estresado (Allison *et al.*, 2004, Brenes-Arguedas *et al.*, 2008)

Sin embargo este modelo, aunque bastante razonable, es deficiente ya que este supuesto es más probable en plantas de vida corta que en plantas cuyo ciclo de vida es mayor al de su insecto fitofago y el soporte de fauna abundante, por otra parte, inferir que las plantas han creado defensas exclusivamente para defenderse de los insectos sería completamente erróneo, además de que muchas de las relaciones insecto-planta son variables e impredecibles en el espacio y en el tiempo (Pérez-Contreras, 1999)

**Cuadro 5** Composición química de las diferentes taxa de plantas estudiadas en el Paisaje Protegido de Isla Galleta, Colón

Orden	Familia	Especie	Componentes químicos	Fuente
Ericales	Lecythidaceae	<i>Gustavia superba</i>	Terpenos (Friedelina), Ácidos Grasos, Norisoprenoides, Epimeros, Blumenol,	Oliveira Almeida <i>et al.</i> (2011), Oliveira <i>et al.</i> (2012)
Fabales	Fabaceae	<i>Inga coelestis</i>	Ácido Betulinico Lupeol (triterpenoide Lupano), Saponinas, Vanillina y ácidos Pípecolicos	Meuer- Grimes y Tavakilian (1997)
	Fabaceae	<i>Inga thibaudiana</i>	Ácido Betulinico	Meuer-

			Lupeol (triterpenoide Lupano), Saponinas, Vanilina y ácidos Pipecolicos	Grimes y Tavakilian (1997)
Malvales	Malvaceae	<i>Luehea seemanni</i>	Vitexina Flavona C-glicosilada Glicopiranosilsterol Epicatequina	Akio Tanaka y Conceicao da Silva (2005)
Rosales	Moraceae	<i>Ficus insipida</i>	Resinas, aceites, ácidos grasos, flavonoides, fenoles, taninos, estilbenos, ácido glucorómico, látex, alcaloides,	Flores <i>et al</i> 2009
Sapindales	Anacardiaceae	<i>Anacardium excelsum</i>	Funebrina, Urushiol, resinas fenólicas, ácido anacárdico	Pell, 2004

### Efecto de la luminosidad en la emergencia de Cerambycidae

La luminosidad es un factor importante capaz de limitar la preferencias de microhabitats por parte de los insectos xilófagos (Cizek *et al*, en preparación), es evidente que los Cerambycidae muestran preferencia por condiciones de sombra, emergiendo la mayor parte de los individuos colectados bajo esta condición, siendo independiente la emergencia de adultos del sustrato

Vodka *et al* (2009) en un estudio para determinar las preferencias de los insectos xilofagos asociados a arboles de roble en los bosques templados de Europa reportan que los Cerambycidae, así como los Buprestidae entre otros xilofagos presentan preferencias por los habitat expuestos a la luz solar en el sotobosque en detrimento de los que no presentan ningun tipo de exposicion a la luz, siendo esta tendencia avalada por diferentes autores (Ranius y Jansson, 2000, Morreti *et al*, 2004, Lindhe *et al*, 2005), sin embargo, en los bosques tropicales el comportamiento de las especies de Cerambycidae respecto a la influencia de la luminosidad es bastante interesante y a la vez impredecible. Este comportamiento ante potenciales hospederos para ovipositar bajo estas condiciones puede deberse a que en la naturaleza las condiciones de alta luminosidad son escasas en el bosque disponibles unicamente en el dosel de forma dosificada, aun así no se puede llegar a conclusiones definitivas al respecto debido al poco numero de datos disponibles para establecer tendencias sobre su efecto en la capacidad de selección del hospedero por parte de los Cerambycidae.

## VII. CONCLUSIÓN

Este estudio ha tratado de demostrar la existencia de una relación entre la distancia filogenética de las plantas hospederas y factores ambientales como la luminosidad sobre la especificidad de los Cerambycidae. Si bien es cierto, la línea evolutiva entre las plantas y las familias de Cerambycidae tienen momentos comunes en el tiempo, los resultados obtenidos y la evidencia filogenética apunta a que no hay especificidad entre las especies estudiadas, a ningún nivel taxonómico respecto a las plantas hospederas, pudiendo ser explicado a partir de 1) la competencia intraespecífica, empujando a algunos individuos a colonizar otras fuentes de alimento, 2) la variación en los procesos de selección de la planta hospedera por medio de eventos previos (experiencia), y 3) la co-evolución difusa donde las defensas de las plantas han evolucionado para hacer frente a los ataques de diferentes grupos de insectos, no a uno específico y que las adaptaciones de los insectos no solo están diseñadas para un solo tipo de planta, esto abre el campo a la presencia de los metabolitos secundarios como una explicación razonable para dar un rol importante al aspecto químico para determinar el rango de selección del hospedero a partir de las divergencias químicas presentadas por las plantas hospederas a nivel genérico, familiar o de órdenes. Sin embargo, ninguna de estas explicaciones cumple satisfactoriamente con el supuesto de la especificidad coevolutiva, aunque ilustra evidentes procesos evolutivos entre plantas e insectos.

Los factores ambientales son elementos importantes que pueden limitar o propiciar la diversidad en diferentes organismos, especialmente los insectos. A través de las pruebas

realizadas, se pudo constatar que el número de especies emergidas en los cortes de madera expuestos a la luz y sombra, aunque bajo, refleja la predilección de las especies por ambientes con intensidad mínima de luz, en detrimento de ambientes iluminados intensamente, que son muy escasos en condiciones naturales del bosque tropical

Para concluir, este trabajo presenta resultados que ponen en duda el concepto de especialización y la ventaja selectiva de una relación con un hospedero o serie de hospederos específicos, así como otros aspectos de las relaciones insecto-planta que necesitan ser estudiados a mayor profundidad en los bosques tropicales

## RECOMENDACIONES

- Aumentar el número de especies de plantas muestreadas, lo que permitiría tener resultados más robustos sobre el grado de especificidad y co-evolución entre los Cerambycidae y las diferentes taxa de plantas
- Estudiar el rol de otros factores ecológicos como la estratificación vertical y ambientales como la humedad la calidad del sustrato y la química del hospedero en el factor de selección del hospedero y sus efectos en la fisiología morfología y anatomía de los insectos

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- Achenbach, H , M Lottes, R Waiber, G A Karikas, M Correa y M P Gupta, 2007 Alcaloides y Otros Compuestos de *Psychotria correae* En Leigh Jr , E G , E A Herre, J B C Jackson y F Santos-Granero (eds ) 2007 Ecología y Evolución en los Trópicos Smithsonian Tropical Research Institute, Ciudad de Panamá 653 pp (39-48)
- Allison, J D , J H Borden y S J Seybold, 2004 A Review of the Chemical Ecology of the Cerambycidae *Chemoecology 14*: 123-150
- Anderson, J M , (1978) Inter- and intra-habitat relationship between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats *Oecologia, 32*, 341-348
- APG , 1998 An Ordinal Classification for the Families of Flowering Plants *Annals of the Missouri Botanical Garden 85*. 531-553
- APG , 2003 An Update of the Angiosperm Phylogeny Groups Classification for the Orders and Families of Flowering Plants APG II *Botanical Journal of the Linnean Society 141*: 399-436
- Barron, A B , 2001 The Life and Death of Hopkins' Host Selection Principle *Journal of Insect Behavior, 14*(6) 725-737
- Barthlott, W , W Lauer y A Plancke, 1996 Global distribution of species Diversity in Vascular Plants Towards a World Map of Phytodiversity *Erdkunde 50* 317-327
- Basset, Y , 1992 Host specificity of arboreal and free-living herbivores in rain-forests *Biological Journal of the Linnean Society, 47* (2). 115-133

- Basset, Y y Novotny, V , 1999 Species Richness of Insect Herbivore Communities on *Ficus* in Papua New Guinea *Biological Journal of the Linnean Society*, 67 477-499
- Basset Y 1992 Host specificity of arboreal and free-living herbivores in rain-forests *Biological Journal of the Linnean Society*, 47 (2). 115-133
- Berembaum, M , 1983 Coumarins and Caterpillars A case for Coevolution *Evolution*, 37 163-179.
- Berkov A , (2002) The impact of redefined species limits in Palame (Coleoptera Cerambycidae Laminae Acanthocinini) on assessments of host, seasonal, and stratum specificity *Biological Journal of the Linnean Society* 76 (2): 195-209
- Berkov, A , Meurer-Grimes, B , & L Purzycki, K , 2000 Do Lecythidaceae Specialists (Coleoptera, Cerambycidae) Shun Fetid Tree Species? *Biotropica*, 32 (3) 440-451
- Berkov, A y G Tavakilian, 1999 Host utilization of the Brazil nut family (Lecythidaceae) by sympatric wood-boring species of Palame (Coleoptera, Cerambycidae, Laminae, Acanthocinini) *Biological Journal of the Linnean Society* 67 (2). 181-198
- Bernays, E A y R F Chapman , 1994 Host-plant Selection by Phytophagous Insects Chapman & Hall, New York
- Bouget, C , 2005 Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests - Part II Effects of gap size and gap isolation *Forest Ecology and Management*, 216 (1-3): 15-27
- Božić, N , B Dojnov, A Milovanovic V Nenadovic J Ivanovic y Z Vujčić 2008 Characterization of endopeptidases from the midgut of *Morimus funereus* (Coleoptera Cerambycidae) larvae *Arch Biol Sci* 60(3)· 403-409

- Brenes-Arguedas, T , P D Colley y T A Kursar, 2008 Divergence and Diversity in the Defensive Ecology of *Inga* at Two Neotropical Sites *Journal of Ecology* 96 127-135
- Calderon, O y A Berkov, 2012 Midgut and Fat Body Bacteriocytes in Neotropical Cerambycid Beetles (Coleoptera Cerambycidae) *Environmental Entomology* 41(1) 108-117
- Cancino, J 2006, Dendrometria Basica Universidad de Concepción, Facultad de Ciencias Forestales, Departamento de Manejo de Bosques y Medioambiente 171 pp (62)
- Charles, E , e Y Basset, 2005 Vertical stratification of leaf-beetle assemblages (Coleoptera Chrysomelidae) in two forest types in Panama *Journal of Tropical Ecology*, 2005 Vol 21(3) 329-336
- Clarke S R , R E Evans y R F Billings, 2000 Influence of pine bark beetles on the West Gulf Coastal Plain *Texas Journal of Science* 52(4) 105-126
- Chemsak J A y E G Linsley, 1982 Checklist of the Cerambycidae and Disteniidae of North America, and the West Indies (Coleoptera) Plexus Publ , USA, 138 pp
- Coley, P D , J P Bryant y F Stewart Chapin III, 2007 Disponibilidad de Recursos y Defensa de las Plantas Frente al Herbivorismo En Herre, E A , J B C Jackson, E G Leigh Jr y F Santos-Granero (eds ), 2007 Ecología y Evolucion en los Tropicos Smithsonian Tropical Research Institute, Ciudad de Panama 653 pp (49-57)
- Condit, R , R Pérez y N Daguerre, 2011 Trees of Panama and Costa Rica Princeton University Press, Reino Unido 494 pp

- Coulson, R N y J A Witter, 1984 Forest Entomology, Ecology and Management Wiley Interscience Publications 670 pp
- Courtney, S P , 1984 The Evolution of Egg Clustering by Butterflies and Other Insects *Am. Nat.* 123: 276-281
- Dajoz, R , 2001 Entomologia Forestal Los Insectos y el Bosque Papel y Diversidad de los Insectos Ed Mundi Prensa 550 pp
- Dressler, R L , 1982 Polinización por Especies de Abejas Euglosinas en De Alba, G A y Rubínoff, R W (eds ), 1982 Evolución en los Tropicos Smithsonian Tropical Research Institute, Ciudad de Panamá 292 pp (27-34)
- Dethier, V G , 1980 Food-Aversion Learning in Two Polyphagous Caterpillars, *Diacrisia virginica* and *Estigmene congrua* *Physiol Entomol* 5. 321-325
- Dethier, V G y M T Yost, 1979 Oligophagy and Absence of Food-Aversion Learning in Tobacco Hornworms *Manduca sexta* *Physiol Entomol.* 4 125-130
- Edmonds, R L , 1989 The role of the Douglas-fir Beetle and wood borers in the decomposition of and nutrient release from Douglas-fir logs *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestiere* 19 853-859
- Ehrlich, P y P Raven, 1964 Butterflies and plants A study of Coevolution *Evolution*, 18 586-608
- Erwin T , 1982 Tropical forests their richness in Coleoptera and other arthropod species *Coleopterist's Bulletin* 36. 74-75
- Feisinger, P , 1983 Coevolution and pollination En Futuyma & Slatkin (eds ) Coevolution, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 282-292

- Fonturbel, F y D Mondaca, 2000 Coevolucion insecto-planta en la Polinización *Revista Estudiantil de Biología, 1 (1)* 18-27
- Fonturbel, F y C Molina A , 2010 Mecanismos y Estrategias de Co-evolución en plantas Disponible en el sitio web [http //www bio-nica.info/biblioteca/Fonturbel%20Coevolucion%20planta%20insectos.pdf](http://www.bionica.info/biblioteca/Fonturbel%20Coevolucion%20planta%20insectos.pdf) (ultimo acceso 04704/2014)
- Fowler, S V y J H Lawton, 1982 The Effect of Host Plant Distribution and Local Abundance on the Species Richness of Agromyzid Flies Attacking British Umbellifers *Ecol Entomol.*, 7, 257-265
- Graham, E E , 2010 Host Plant Relationships and Chemical Communication in the Cerambycidae Tesis Doctoral, Director Professor Lawrence Hanks, University of Illinois 112 pp (54-73)
- Graighead, F C , 1921 Hopkins Host Selection Principle as Related to Certain Cerambycid Beetles *Journal of Agricultural Research, Vol 22(4)*: 189-207
- Gibb H , R B Pettersson, J Hjalten, J Hilszczanski, J P Ball, T Johansson, O Atlegrim y K Danell, 2006 Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles responses of functional groups to manipulated dead wood substrates *Biological Conservation* 129 437-450
- Godfray, H C J , O T Lewis y J Memmott, 1999 Studying Insect Diversity in the Tropics *Philosophical Transactions. Biological Sciences, 354 (1391)*.1811-1824
- Goldsmith, S , 2007 Density of longhorned beetles (Coleoptera Cerambycidae) differs at different elevations in Hawaiian montane forest *The Southwestern Naturalist, 52*, 364-370

- Gomez, N , 2001 ¿Cómo se Defienden las Plantas de sus Enemigos? En Heckadon-Moreno, S (ed ) 2001 Panamá Puente Biológico Smithsonian Tropical Research Institute, Ciudad de Panamá 233 pp (98-103)
- Hammond P M , N E Stork y M J D Brendell, 1997 Tree-crown beetles in context a comparison of canopy and other ecotone assemblages in a lowland tropical forest in Sulawesi En Canopy Arthropods N E Stork, J Adis & R K Didham (eds ), pp 184-123 London Chapman & Hall
- Hjalten J, T Johansson, O Alinvi, K Danel, J P Ball, R P Pettersson, H Gibb y J Hilszczanski, 2007 The importance of substrate type, shading and scorching for the attractiveness of dead wood to saproxylic beetles *Basic and Applied Ecology* 8 364–376
- Huang, X P y J A A Renwick, 1995 Cross Habituation to Feeding Deterents and Acceptance of a Marginal Host Plant by *Pieris rapae* larvae *Entomol Ex. Appl.*, 76: 295-302
- Janzen, D H, 1973 Comments on host-specificity of tropical herbivores and its relevance to species richness *Taxonomy and Ecology* (ed by V H Heywood), pp 201-211 Academic Press, London
- Jermý, T 1983 Multiplicity of Insect Antifeedants in Plants En D L Whitehead y W S Bowers (eds ) *Natural Products for Innovative Pest Management* Pergamon Press, Oxford 223-236
- Jermý, T 1987 The Role of Experience in the Host Selection of Phytophagous Insects En R F Chapman, E A Bernays y J G Stoffolano (eds ) *Perspective in Chemoreception and Behavior* Springer- Verlag, Nueva York 142-157

- Jonsell M, J Weslien y B Ehnstrom 1998 Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden *Biodiversity and Conservation*, 7 (6): 749-764
- Jonsson, B G , N Kruys y T Ranius 2005 Ecology of species living on dead wood – Lessons for dead wood management *Silva Fennica* 39(2): 289–309
- Jolivet, P 1992 Insects and plants parallel evolution and adaptations 2° edición, Sandhill Crane Press, Florida, pp 157–163
- Lachat, T , P Nagel, Y Kakpo, S Attignon, G Goergen, B Sinsin y R Peveling 2006a Dead wood and saproxylic beetle assemblages in a semi-deciduous forest in Southern Benin *Forest Ecology and Management*, 225 27–38
- Lachat, T , Attignon, S , Djego, J , Goergen, G , Nagel, P , Sinsin, B , Peveling, R 2006b Arthropod diversity in Lama Forest reserve (South Benin), a mosaic of natural degraded and plantation forests *Biodiversity and Conservation*, 15 3–23
- Lanuza-Garay, A y U Vargas-Cusatti 2011 Escarabajos Saproxilicos (Hexapoda Coleoptera) en un Bosque Humedo Tropical de Panama Diversidad y Abundancia *Boletín del Museo de Entomología, Universidad del Valle, Vol. 12(2)*. 19-25
- Lawrence J F y A F Newton 1995 Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names) En Pakaluk J and Slipinski S A (eds ) *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera Papers Celebrating the 80<sup>th</sup> Birthday of Roy A. Crowson* Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa pp 779-1006

- Lawton, J H 1983 Plant architecture and diversity of phytophagous insects *Annual Review of Entomology*, 28, 23-39
- Lawton, J H y Schroder, D (1977) Effects of plant type, size of geographical range, and taxonomic isolation on the number of insect species associated with British plants *Nature*, 265, 137-140
- Leigh Jr, E G 2007 ¿Para qué y cómo las plantas y los animales se prestan ayuda mutua? En Leigh Jr, E G, E A Herre, J B C Jackson y F Santos-Granero (eds) 2007 Ecología y Evolución en los Tropicos Smithsonian Tropical Research Institute, Ciudad de Panama 653 pp (193-198)
- León H, W J 2003 Estudio Anatómico del Xilema Secundario de 17 Especies de la Familia Anacardiaceae en Venezuela *Acta Botánica Venezuelica*, 26(1): 1-30
- León H, W J 2008a Anatomía de la Madera en 31 Especies de la Subfamilia Mimosoideae (Leguminosae) en Venezuela *Revista Colombia Forestal*, 11 113-135
- Leon H, W J 2008b Estudio Anatómico de la Madera en 17 especies de la Familia Lecythidaceae de Venezuela *Revista Forestal Venezolana*, 52(2) 113-135
- Lewinsohn T M, V Novotny e Y Basset 2005 Insects on plants Diversity of herbivore assemblages revisited *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36 597-620
- Lindhe A y Å Lindelow 2004 Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles *Forest Ecology and Management* 203 120

- Lindhe, A , Å Lindelow, y N Åsenblad 2005 Saproxyllic Beetles in Standing Dead Wood Density in Relation of Substrate Sun-Exposure and Diameter *Biodiversity Conservation*,**14**. 3033-3057
- Linsley, E G 1959 Ecology of Cerambycidae *Annual Review of Entomology*, **4**, 99-138
- Loncar, N , Z Vujčić N Božić J Ivanović y V Nenadovic 2010 Purification and Properties of Trypsin-like enzyme from the midgut of *Morimus funereus* (Coleoptera Cerambycidae) Larvae *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* **74(4)** 232-246
- MacArthur, R H 1958 Population ecology of some warblers of Northeastern coniferous forests *Ecology*, **39** 599-619
- Madridal Cardeño, A 2003 Insectos Forestales en Colombia Biología, Hábitos, Ecología y Manejo Editorial Marin Vieco Ltda Colombia 848 pp
- Maes, J M , E Van der Berghe, D Dauber, A Audureau, E Nears, F Skilman, D Heffern y M Monne 2010 Catálogo ilustrado de los Cerambycidae de Nicaragua-Parte II- Cerambycidae Rev Nica Ent 70 Suplemento I parte II 1-640
- Maes, J M , Van der Berghe, E , Dauber, D Audureau, A , Nears, E , Skilman, F , Heffern, D y Monne, M 2010 Catálogo ilustrado de los Cerambycidae de Nicaragua-Parte IV-Lamiinae Rev Nica Ent 70 Suplemento I parte IV 1-879
- Magallon, S A y M J Sanderson, 2001 Absolute diversification rates in angiosperm clades *Evolution* **55** 1762-1780

- Magallón, S A y M J Sanderson 2005 Angiosperm divergence times The effect of genes, codon positions, and time constraints *Evolution* **59**: 1653-1670
- Magallón, S A 2009 Flowering plants (Magnoliophyta) Pp 161-165, in Hedges, S B , & Kumar, S (eds), *The Timetree of Life* Oxford University Press, New York
- Magallón, S , K W Hilu y D Quandt 2013 Land plant evolutionary timeline Gene effects are secondary to fossil constraints in relaxed clock estimation of age and substitution rates *American J. Bot.* **100**: 556-573
- Magallon, S 2014 A review of the effect of the relaxed clock method, long branches, genes, and calibrations in the estimation of angiosperm age *Bot. Sci.* **92** 1-22
- Martinez-Delclos, X 1996 Origen y Diversificación de los Insectos Su Registro Fósil *Bol SEA.* **16** 125-138
- May, R M 1990 How Many Species? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B* **330** 293-304
- Mawdsley N A y N E Stork 1997 Host-Specificity and Effective Specialization of Tropical Canopy Beetles In Stork, N E Adis J, Didham, R K , eds Canopy Arthropods London Chapman and Hall, 104-130
- Monne, M M 2001a Catalogue of the Neotropical Cerambycidae (Coleoptera) with known host plant—Part I Subfamily Cerambycinae, tribes Achrysonini to Elaphidini Publicações Avulsas do Museu Nacional **88** 1-108
- Monné, M M 2001b Catalogue of the Neotropical Cerambycidae (Coleoptera) with known host plant—Part III Subfamily Laminae, tribes Acanthocinini to Apomecynini

- Monné, M M 2002 Catalogue of the Neotropical Cerambycidae (Coleoptera) with known host plant—Part V Subfamilies Prioninae, Parandrinae, Oxypeltinae, Anoplodermatinae, Aseminae and Lepturinae Publicações Avulsas do Museu Nacional 96 3–70
- Monne M A , L G Bezark y F T Hovore 2007 Checklist of the Cerambycidae, or longhorned beetles (Coleoptera) of the Western Hemisphere Electronic Version, 417 pp
- Morreti, M , M K Obrist y P Duelli 2004 Arthropods Diversity after Forest Fires Winners and Losers in the Winter Fire Regime of the Southern Alps *Ecography* 27 173-186
- Noguera F A 2014 Biodiversidad de Cerambycidae (Coleoptera) en México *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85 290-297
- Novotny, V , S E Miller, J Leps, D Bito, M Janda, J Hulcr, Y Basset, K Damas y G D Weiblen 2004 No tree an island the plant–caterpillar food web of secondary rainforest in New Guinea *Ecol Lett* 7, 1090–1100
- Novotny, V e Y Basset 2000 Rare species in communities of tropical insect herbivores pondering the mystery of singletons *Oikos* 89, 564-572
- Novotny V , Y Basset, S E Miller, R , Kitching, M Laidlaw, P Drozd y L Cizek 2004 Local species richness of leaf-chewing insects feeding on woody plants from one hectare of A lowland rainforest *Conservation Biology* 18, 227-237

- Novotny V e Y Basset 2005 Host specificity of insect herbivores in tropical forests  
*Proceedings of the Royal Society, London, Biological Sciences* 272 1083-1090
- Novotny, V , Miller, S E , Baje, L , Balagawi, S , Basset, Y , Cizek, L , Craft, K J , Dem F ,  
Drew, R A I , Hulcr, J , Leps, J , Lewis, O T , Pokon, R , Stewart, A J A y Weiblen,  
G D 2010 Guild-specific patterns of species richness and host specialization in  
plant-herbivore food webs from a tropical forest *Journal of Animal Ecology*, 79,  
1193-1203
- Núñez, C E y R Ely 1988 Medicion de Densidades de Madera de *Eucalyptus* utilizada  
para Pasta, Provenientes de Misiones y Norte de Corrientes I Metodos ATIPCA  
Año 27 N°3 28-34
- Núñez, C E 2007 Relaciones de Conversión Entre Densidad Básica y Densidad Seca de  
Madera *Revista Ciencias Tecnológicas*, año 9 (9) 44-50
- Ødegaard, F 2000a How Many Species of Arthropods? Erwin's estimate revised  
*Biological Journal of the Linnean Society* 71 583-597
- Ødegaard, F 2000b The relative importance of trees versus lianas as hosts for  
phytophagous beetles (Coleóptera) in tropical forests *Journal of Biogeography*, 27  
283-296
- Ødegaard, F , O H Diserund, S Engen y K Åagaard 2000 The Magnitude of the Local  
Host Specificity for Phytophagous Insects and Its Implications for Estimates of  
Global Species Richness *Conservation Biology* 14(4) 1182-1186
- Ødegaard, F 2004 Species richness of phytophagous beetles in the tropical tree *Brosimum  
utile* (Moraceae) The effects of sampling strategy and the problem of tourists  
*Ecological Entomology* 29 76-88

- Oliveira, J P C , E L F Ferreira, M H Chaves, G C G Militão, G M V Junior A M Acosta, C Ó Pessoa, M O de Moraes y L V Costa-Lotufo 2012 Chemical Constituents of *Lecythis pisonis* and Cytotoxic Activity Revista Brasileira de Farmacognosia, 22(5) 1140-1144
- Oliveira Almeida, M F , A C Rodrigues de Melo, M L Belém Pinheiro, J R de Andrade Silva y A D Leão de Souza 2011 Constituintes Químicos E Actividade Leishmanicida de *Gustavia elliptica* (Lecythidaceae) Quim Nova 34(7) 1182-1187
- Pare, P y J Tumlinson 1999 Plant Volatiles as a Defense against Insect Herbivores Plant Physiology, 121 325–331
- Pérez-Contreras, T 1999 La Especialización en los Insectos Fitófagos Una Regla más que una Excepción Bol Sociedad Entomológica Aragonesa, 26 759-776
- Pizzumo-Maidana, M C 2010 Estimación Preliminar del Stock de Carbono en Diferentes Tipos de Bosques en el Parque Nacional Caazapá, Departamento Caazapa Tesis de Grado, Universidad Nacional de Asuncion, Departamento de Silvicultura y Ordenamiento Forestal 74 pp (20-23)
- Ranius T y N Jansson 2000 The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks Biol Conserv 95 85–94
- Ribera, I 1999 Evolución, Filogenia y Clasificación de los Coleoptera (Arthropoda Hexapoda) Bol Sociedad Entomológica Aragonesa, 26 435-458
- Roughgarden, J 1983 The theory of Coevolution En Futuyma & Slatkin (eds ) Coevolution, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 33–64

- Rutschmann, F , Eriksson, T , Abu Salim, K , y Conti, E 2007 Assessing calibration uncertainty in molecular dating The assignment of fossils to alternative calibration points *Syst Biol* 56 591-608
- Sagers, C L y P Colley 2007 Beneficios y Costos de Defensa en un Arbusto del Neotrópico, en Leigh Jr , E G , E A Herre, J B C Jackson y F Santos-Granero (eds) 2007 *Ecología y Evolución en los Trópicos* Smithsonian Tropical Research Institute, Ciudad de Panamá 653 pp (28-38)
- Saint-Germain M, Drapeau P, Buddle CM (2007) Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen *Ecography* 30 (6) 737-748
- Sanderson, M J , Thorne, J L , Wikström, N , y Bremer, K 2004 Molecular evidence on plant divergence times *American J Bot* 91 1656-1665
- Sauquet H , Ho, S Y W , Gandolfo, M A , Jordan, G J , Wilf, P , Cantrill D J , Bayly M J , Bromham, L , Brown, G K , Carpenter, R J , Lee, D M , Murphy, D J , Sniderman, J M K y Udovicic, F 2012 Testing the impact of calibration on molecular divergence times using a fossil-rich group The case of *Nothofagus* (Fagales) *Syst Biol* 61 289-313
- Schoonhoven, L M , T Jermy y J J A Van Loon 1998 *Insect Plant Biology* Chapman and Hall, Londres, 408 pp
- Shapiro, A M 1981 The Pierid Red-Egg Syndrome *Am Nat* . 117 276-294
- Smith, R y T Smith 2001 *Ecología* 4ª edición, Addison Wesley, Madrid, p 609

- Smith, S A , J M Beaulieu y M J Donoghue 2010 An uncorrelated relaxed-clock analysis suggests an earlier origin for flowering plants *Proc National Acad Sci USA* 107 5897-5902
- Southwood, T R E 1960 The abundance of the Hawaiian trees and the number of their associated insect species *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 17 299-303
- Southwood, T R E 1961 The number of species of insect associated with various trees *Journal of Animal Ecology*, 30, 1-8
- Stork N E y P S Grimbacher 2006 Beetle assemblages from an Australian tropical rainforest show that the canopy and the ground strata contribute equally to biodiversity *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273 (1596) 1969-1975
- Strong, D R , J H Lawton y S R Southwood 1984 *Insects on Plants* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts
- Sytsma, K J , D Spalink y B Berger 2014 Calibrated chronograms, fossils, outgroup relationships, and root priors Re-examining the historical biogeography of Geraniales *Biol J Linnean Soc* 113 29-49
- Tavakilian, G , A Berkov, B Meurer-Grimes y S Mori 1997 Neotropical Tree Species and Their Fauna of Xylophagous Longicorn (Coleoptera Cerambycidae) in French Guiana *Botanical Review*, Vol 63 (4) 305-355
- Thompson, R F y W A Spencer 1966 Habituation, a model phenomenon for the study of Neural Substrate of Behavior *Psychol Rev* , 73 16-43

- Thompson, J 1994 *The coevolutionary process* University of Chicago Press, Chicago, pp 203–218
- Vodka Š, M Konvicka y L Cizek 2009 Habitat preferences of oak-feeding saproxylic beetles in a temperate woodland implications for forest history and management *Journal of Insect Conservation*, 13 553-562
- Wermelinger B , P F Flueckiger, M K Obrist y P Duelli 2007 Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col , Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges *Journal of Applied Entomology* 131 104–114
- Willig M R , D M Kaufman, y R D Stevens 2003 Latitudinal gradients of biodiversity Pattern, process, scale, and synthesis *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34 273-309
- Zayas, F 1975 *Revisión de la Familia Cerambycidae (Coleoptera Phytophagoidea)* Academia de Ciencias de Cuba, Instituto de Zoología Págs 16, 17, 45, 46,1