

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ  
VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO  
PROGRAMA CENTROAMERICANO DE MAESTRÍA EN ENTOMOLOGÍA



INFLUENCIA DEL TIPO DE BOSQUE EN LA DIVERSIDAD DE  
CURCULIONOIDEA EN PANAMÁ

POR:

SARA V. PINZÓN N.

PANAMÁ, 2004

TH

26 AGO 2004

abonado en el centro

**INFLUENCIA DEL TIPO DE BOSQUE EN LA DIVERSIDAD DE  
CURCULIONOIDEA EN PANAMÁ**

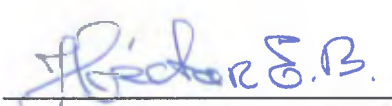
**TÉSIS**

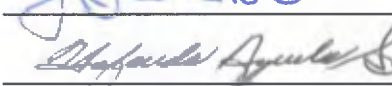
**Sometida para optar por el título de Magister en Ciencias  
con especialidad en Entomología General**

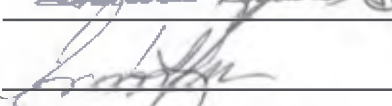
**VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO**

**El permiso para la publicación y reproducción parcial o total de este documento debe  
ser obtenido en la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado**

**APROBADO**

  
\_\_\_\_\_  
Asesor

  
\_\_\_\_\_  
Jurado

  
\_\_\_\_\_  
Jurado

11432

## AGRADECIMIENTO

Quiero agradecer a mis padres por todo el apoyo que me han brindado estos años de maestría y siempre. A mis hermanas que sin su ayuda no hubiera podido terminar este trabajo.

A mis queridos profesores, al Dr. Héctor Barrios por brindarme la oportunidad de trabajar con esta colección tan importante. Por haberme dado fuerzas, apoyo y todos los consejos que necesité. Igualmente le agradezco al Prof. Luna por su apoyo incondicional, por todos sus consejos y ayuda. A la Dra. Yolanda Aguila, que desde el primer día de clases me brindó todo su apoyo. Al Prof. Cheslavo Korythowski le agradezco enormemente por sus clases, fueron mi incentivo en la maestría.

A Enrique Medianero, mi guía, te agradezco toda tu ayuda, sugerencias, comentarios y críticas, hubiera sido aún más difícil todo este trabajo. Gracias!

A Jose Loaiza, gracias por tu ayuda, realmente no se como agradecer todo lo que me ayudaste tanto en la tesis como en toda la maestría.

A la Dra. Annette Aiello, muchísimas gracias por su gran cooperación en este trabajo.

Al Dr. Henry Stockwell, muchas gracias tanto por su ayuda en la identificación de especímenes como por todos sus consejos.

A la Dra. Catherine Potvin, le agradezco su cooperación en la elaboración de los análisis estadísticos.

Al personal de la biblioteca del STRI, en especial a Angel Aguirre, por haberme conseguido todos los libros y artículos que necesite.

A todos mis compañeros de maestría por haberme enseñado lo que realmente es la vida.

A Rogelio Moreno, sin tu ayuda, no hubiera podido terminar.

A toda mi familia, en especial Mirna P. de Mora, gracias por tu ayuda.

A todos los que de una y otra forma participaron en este trabajo, muchas gracias!

INDICE	
<b>Capítulo I</b>	<b>3</b>
Introducción	3
<b>Capítulo II</b>	<b>8</b>
Revisión bibliográfica	8
1. Diversidad	8
1.1. Tipos de diversidad	10
1.2. Medidas de diversidad	10
2. Superfamilia Curculionoidea	12
2.1. Taxonomía	13
2.2. Ecología	14
2.3. Trabajos realizados en el Neotrópico	16
3. Tipos de bosque	17
3.1. Factores climatológicos	20
3.2. Vegetación	23
4. Métodos de colecta	25
4.1. Trampa Malaise	25
<b>Capítulo III</b>	<b>27</b>
Materiales y Métodos	27
1. Generalidades	27
1.1. Área de estudio	27
1.2. Descripción de los sitios de estudio	29
1.2.1. Área Protegida de San Lorenzo (APSL)	29
1.2.2. Isla Barro Colorado (BCI)	30
1.2.3. Parque Natural Metropolitano (PNM)	31
1.2.4. Parque Nacional Altos de Campana (PNAC)	33
2. Muestreo	34
3. Manejo del material entomológico	37
4. Análisis de los datos	38
4.1. Medidas de diversidad	38
4.2. Medidas de comparación	41
4.3. Análisis multivariados	42
<b>Capítulo IV</b>	<b>45</b>
Resultados	45
1. Diversidad de Curculionoidea en los sitios de estudio	46
2. Comparación de la diversidad de Curculionoidea entre sitios	47
3. Relación especie – sitio	48
4. Factores que influyen la diversidad de Curculionoidea	55
<b>Capítulo V</b>	<b>59</b>
Discusión	59
<b>Capítulo VI</b>	<b>72</b>
Conclusiones	72
<b>Capítulo VII</b>	<b>74</b>
Recomendaciones	74
<b>Capítulo VIII</b>	<b>75</b>
Bibliografía	75
Apéndice I,	
Apéndice II	

## INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Resumen de la distribución de individuos, especies, singletons, doubletons y abundantes en los sitios de estudio	46
Cuadro 2. Índices de diversidad calculados por BiodiversityPro (McAleece, 1997)	46
Cuadro 3. Valores para el índice de cualitativo Jaccard en los sitios de estudio	47
Cuadro 4. Valores para el índice cuantitativo de Sorenson en los sitios de estudio	47
Cuadro 5. Total de individuos por hábito alimenticio en cada sitio de estudio	50
Cuadro 6. Morfoespecies abundantes en los cuatro sitios de estudio	53
Cuadro 7. Valores utilizados para relacionar los factores ambientales en cada sitio	56

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sitios de estudio: APSL, BCI, PNM y PNAC.	28
Figura 2. Área de APSL donde se encontraban las trampas Malaise	30
Figura 3. Vista del Parque Natural Metropolitano desde la grúa	32
Figura 4. Parque Nacional Altos de Campana	34
Figura 5. Trampa Malaise colocada en APSL	35
Figura 6. Trampa Malaise con frasco lleno	36
Figura 7. Número de especies compartidas entre los sitios estudiados	48
Figura 8. Correspondencia de Subfamilias con sitios de estudio	49
Figura 9. Correspondencia de sitios con hábitos alimenticios	50
Figura 10. Morfoespecies más abundantes	52
Figura 11. Análisis de correspondencia entre las especies de la subfamilia Curculioninae y los sitios de estudio	54
Figura 12. Análisis de correspondencia entre las especies de la subfamilia Cryptorhynchinae y los sitios de estudio	54
Figura 13. Análisis de componente principal utilizando la riqueza de morfoespecies y las variables ambientales (ejes F1 y F2: 79.04 %)	55
Figura 14. Análisis de correspondencia canónica entre variables ambientales y morfoespecies abundantes	57
Figura 15. Análisis de correspondencia canónica entre las subfamilias y los factores ambientales	58

### Abreviaturas utilizadas para las morfoespecies

<b>Familia</b>	<b>Subfamilia</b>	<b>Género</b>	<b>Especie</b>	<b>Morfoespecie</b>	<b>Abreviatura</b>
Anthribidae	Anthribinae	<i>Goniocloeus</i>	<i>umbrinus</i>	Anthribidae6	Antr6
		<i>Gymnognathus</i>	<i>femoralis</i>	Anthribidae2	Antr2
		<i>Neanthribus</i>	<i>pistor</i>	Anthribidae5	Antr5
		<i>Phaeniton</i>	<i>curvipes</i>	Anthribidae1	Antr1
		<i>Phaeniton</i>	<i>semigriseum</i>	Anthribidae7	Antr7
				Anthribidae10	Antr10
				Anthribidae11	Antr11
				Anthribidae12	Antr12
				Anthribidae13	Antr13
				Anthribidae15	Antr15
				Anthribidae21	Antr21
				Anthribidae22	Antr22
				Anthribidae23	Antr23
				Anthribidae24	Antr24
				Anthribidae25	Antr25
				Anthribidae4	Antr4
				Anthribidae9	Antr9
				Antri	Antri
				Anthrimin	Antrim
		Apionidae	Apioninae	<i>Apion</i>	<i>samson</i>
<i>Apion</i>	<i>costaricense</i>			Apion13	Apion13
<i>Apion (Coelocephalapion)</i>	<i>segnipes</i>			Apion8	Apion8
<i>Apion (Coelocephalapion)</i>	<i>nodicorne</i>			Apion12	Apion12
<i>Apion Neapion</i>	<i>americarum</i>			Apion5	Apion5
				Apidorado	Apido
				Apion1	Apion1
				Apion10	Apion10
				Apion11	Apion11
				Apion14	Apion14
				Apion15	Apion15
				Apion16	Apion16
				Apion3	Apion3
				Apion4	Apion4
				Apion7	Apion7
		Apiongg	Apiongg		
		Apipam	Apipam		
Attelabidae	Attelabinae	<i>Xestolabus</i>	<i>corvinus</i>	Baridinae36	Bari36
Brentidae				Bren	Bren
Curculionidae	Baridinae	<i>Centrinaspis</i>	<i>penicellus (penicilla)</i>	Baridinae2	Bari2
		<i>Coelonertus</i>	<i>nigrirostris</i>	Barblane	Barblane
		<i>Cyrionyx</i>	<i>sp.6</i>	Baridinae27	Bari27
		<i>Cyrionyx</i>		Barpuntos	Barpos
		<i>Cyrionyx</i>		Crychocuer	Crcuer
		<i>Cyrionyx</i>	<i>camelus</i>	Dietzella1	Dietz1
		<i>Drepanambates</i>	<i>leucopleura</i>	Cholusmsp3	Choms3
		<i>Eugeraeus</i>	<i>unifasciatus</i>	Baridinae53	Bari53
		<i>Eugeraeus</i>	<i>unifasciatus</i>	Baridinae55	Bari55
		<i>Geraeus</i>	<i>bipustulatus</i>	Baridinae1	Bari1
		<i>Geraeus</i>	<i>lincelus</i>	Baridinae3	Bari3
		<i>Lamprobaris</i>	<i>affcucullatus</i>	Baridinae15	Bari15
		<i>Peridinetus</i>	<i>sp</i>	Gyrotus1	Gyrot1
		<i>Plocamus</i>	<i>spl</i>	Desconocido1	Ploca1

<i>Plocamus</i>	<i>sp</i>	Desconocido2	<b>Ploca2</b>
<i>Pseudobaris</i>	<i>lucida</i>	Baridinae16	<b>Bari16</b>
<i>Pteracanthus</i>	<i>smidtii</i>	Euzurus1	<b>Euzur1</b>
<i>Xystus</i>	<i>bidentatus</i>	Baridinae35	<b>Bari35</b>
		Bar00	<b>Bar00</b>
		Bar1	<b>Bar1</b>
		Barbari	<b>Barbari</b>
		Barbola	<b>Barbola</b>
		Barchok	<b>Barchok</b>
		Barcurc	<b>Barcurc</b>
		Bardos	<b>Bardos</b>
		Baresc	<b>Baresc</b>
		Baridinae1*	<b>Bari1*</b>
		Baridinae10	<b>Bari10</b>
		Baridinae11	<b>Bari11</b>
		Baridinae12	<b>Bari12</b>
		Baridinae13	<b>Bari13</b>
		Baridinae14	<b>Bari14</b>
		Baridinae19	<b>Bari19</b>
		Baridinae20	<b>Bari20</b>
		Baridinae21	<b>Bari21</b>
		Baridinae23	<b>Bari23</b>
		Baridinae24	<b>Bari24</b>
		Baridinae25	<b>Bari25</b>
		Baridinae26	<b>Bari26</b>
		Baridinae28	<b>Bari28</b>
		Baridinae30	<b>Bari30</b>
		Baridinae32	<b>Bari32</b>
		Baridinae33	<b>Bari33</b>
		Baridinae34	<b>Bari34</b>
		Baridinae37	<b>Bari37</b>
		Baridinae4	<b>Bari4</b>
		Baridinae40	<b>Bari40</b>
		Baridinae42	<b>Bari42</b>
		Baridinae43	<b>Bari43</b>
		Baridinae44	<b>Bari44</b>
		Baridinae46	<b>Bari46</b>
		Baridinae47	<b>Bari47</b>
		Baridinae48	<b>Bari48</b>
		Baridinae49	<b>Bari49</b>
		Baridinae50	<b>Bari50</b>
		Baridinae51	<b>Bari51</b>
		Baridinae54	<b>Bari54</b>
		Baridinae6	<b>Bari6</b>
		Baridinae8	<b>Bari8</b>
		Barmanan	<b>Barman</b>
		Barayamari	<b>Barmar</b>
		Barmate	<b>Barmate</b>
		Barmany	<b>Barmy</b>
		Barnebol	<b>Barneb</b>
		Barneg	<b>Barneg</b>
		Barnemat	<b>Barnem</b>
		Barpelos	<b>Barpel</b>
		Barpunct	<b>Barpun</b>

			Barpunt	<b>Barpunt</b>
			Bartri	<b>Bartri</b>
			Barunic	<b>Barunic</b>
			Baryde	<b>Baryde</b>
			Barrayblan	<b>Baybl</b>
			Barrayblanc	<b>Bayblc</b>
			Cholusmsp1	<b>Choms1</b>
			Cholusmsp2	<b>Choms2</b>
			Cholusmsp4	<b>Choms4</b>
			Curculio3	<b>Curcu3</b>
Ceutorhynchinae			Ceutorhynchinae1	<b>Ceuto1</b>
			Ceutorhynchinae2	<b>Ceuto2</b>
			Ceutorhynchinae3	<b>Ceuto3</b>
			Ceutorhynchinae4	<b>Ceuto4</b>
			Ceutorhynchinae5	<b>Ceuto5</b>
			Ceutorhynchinae6	<b>Ceuto6</b>
			Ceutorhynchinae7	<b>Ceuto7</b>
			Ceutorhynchinae8	<b>Ceuto8</b>
Conoderinae	<i>Copturomimus</i>		Lecrio2	<b>Lecrio2</b>
	<i>Copturus</i>	<i>torquatus</i>	Eulechriops10	<b>Eulcr10</b>
	<i>Copturus</i>		Eulechriops3	<b>Eulcr3</b>
	<i>Copturus</i>		Macrocopturus2	<b>Macro2</b>
	<i>Copturus ?</i>		Lechriops14	<b>Lecr14</b>
	<i>Eulechriops</i>	<i>sexnotatus</i>	Eulechriops11	<b>Eulcr11</b>
	<i>Lechriops</i>	<i>parotica</i>	Lechriops7	<b>Lecr7</b>
	<i>Lechriops</i>	<i>alboguttata</i>	Lecri	<b>Lecri</b>
	<i>Microzygops</i>	<i>nigrofasciata</i>	Microzygops	<b>Miezy</b>
	<i>Philenis</i>	<i>sp</i>	Lechriops4	<b>Lecr4</b>
	<i>Philides</i>	<i>anthonomoides</i>	Pollito	<b>Polito</b>
	<i>Piazurus</i>	<i>caprimulgus</i>	Piacap	<b>Piacap</b>
	<i>Zurus (Neozurus)</i>	<i>coccinatus</i>	Lechriops1	<b>Lecr1</b>
	<i>Zygops (Eccoptus)</i>	<i>maculipes</i>	Zygmac	<b>Zygmac</b>
	<i>Zygops (Eccoptus)</i>	<i>tridentatus</i>	Zygtri	<b>Zygtri</b>
			Chiq1	<b>Chiq1</b>
			Euam-roj	<b>Euamoj</b>
			Euchoco	<b>Euchoco</b>
			Euebla	<b>Euebla</b>
			Eul1	<b>Eul1</b>
			Eulebla	<b>Eulb</b>
			Eulechriops1	<b>Eulcr1</b>
			Eulechriops12	<b>Eulcr12</b>
			Eulechriops13	<b>Eulcr13</b>
			Eulechriops14	<b>Eulcr14</b>
			Eulechriops15	<b>Eulcr15</b>
			Eulechriops16	<b>Eulcr16</b>
			Eulechriops17	<b>Eulcr17</b>
			Eulechriops4	<b>Eulcr4</b>
			Eulechriops5	<b>Eulcr5</b>
			Eulechriops6	<b>Eulcr6</b>
			Eulechriops7	<b>Eulcr7</b>
			Eule	<b>Eule</b>
			Eulg-ch	<b>Eulgch</b>
			Eulmana2	<b>Eulma2</b>
			Eulmana4	<b>Eulma4</b>



<i>Eubulomus</i>		<i>Eubulomus</i>	<b>Eumo</b>
<i>Eubulomus</i>	<i>sp.</i>	<i>Zascelisxxi</i>	<b>Zasxxi</b>
<i>Eubulopsis</i>	<i>edentata</i>	<i>Eubulus5</i>	<b>Eulu5</b>
<i>Eubulus</i>		<i>Crybla</i>	<b>Crybla</b>
<i>Eubulus</i>	<i>munitus</i>	<i>Crypuntos</i>	<b>Crypus</b>
<i>Eubulus</i>	<i>nimbatus</i>	<i>Crypx05</i>	<b>Crypx05</b>
<i>Eubulus</i>	<i>sp.</i>	<i>Crypx16</i>	<b>Crypx16</b>
<i>Eubulus</i>	<i>sp.</i>	<i>Crypx18</i>	<b>Crypx18</b>
<i>Eubulus</i>	<i>reticulatus</i>	<i>Cryptorhynchinae17</i>	<b>Cryt17</b>
<i>Eubulus</i>		<i>Cryptorhynchinae27</i>	<b>Cryt27</b>
<i>Eubulus</i>		<i>Cryptorhynchinae28</i>	<b>Cryt28</b>
<i>Hemiliopsis</i>	<i>nudicollis</i>	<i>Hemnud</i>	<b>Hemnud</b>
<i>Metrania</i>		<i>Metra</i>	<b>Metra</b>
<i>Metriophilus</i>	<i>horridulus</i>	<i>Crypx07</i>	<b>Crypx07</b>
<i>Metriophilus</i>	<i>horridulus</i>	<i>Crypx14</i>	<b>Crypx14</b>
<i>Metriophilus</i>		<i>Cryptorhynchinae29</i>	<b>Cryt29</b>
<i>n. Gen.</i>	<i>n. Sp.</i>	<i>Eubulpicos</i>	<b>Eucos</b>
<i>Paleopus</i>		<i>Cryptorhynchinae1</i>	<b>Cryt1</b>
<i>Paleopus</i>		<i>Cryptorhynchinae2</i>	<b>Cryt2</b>
<i>Paleopus</i>		<i>Cryptorhynchinae30</i>	<b>Cryt30</b>
<i>Phalias</i>	<i>latricus</i>	<i>Phalat</i>	<b>Phalat</b>
<i>Pisaeus</i>	<i>sp.</i>	<i>Crypx01</i>	<b>Crypx01</b>
<i>Pisaeus</i>	<i>sp.</i>	<i>Crypx06</i>	<b>Crypx06</b>
<i>Pisaeus</i>	<i>sp.</i>	<i>Crypx12</i>	<b>Crypx12</b>
<i>Pisaeus</i>		<i>Cryptorhynchinae18</i>	<b>Cryt18</b>
<i>Sternocaelus</i>	<i>venosus</i>	<i>Cryptorhynchinae22</i>	<b>Cryt22</b>
<i>Sternocaelus</i>	<i>sp.</i>	<i>Cryptorhynchinae5</i>	<b>Cryt5</b>
<i>Tylodina</i>		<i>Eubultne</i>	<b>Eutne</b>
<i>Tyrannion</i>	<i>sp.</i>	<i>Crypx22</i>	<b>Crypx22</b>
<i>Tyrannion</i>		<i>Cryptorhynchinae23</i>	<b>Cryt23</b>
<i>Tyrannion</i>		<i>Eubulus11</i>	<b>Eulu11</b>
<i>Zascelis</i>		<i>Zascelis</i>	<b>Zas</b>
		<i>Cryptorhynchus16</i>	<b>Chu16</b>
		<i>Cryptorhynchusfeg1</i>	<b>Chufeg1</b>
		<i>Cryptorhynchusrbl</i>	<b>Churbl</b>
		<i>Cryambla</i>	<b>Crabla</b>
		<i>Cryptala2</i>	<b>Crala2</b>
		<i>Cryptoala3</i>	<b>Crala3</b>
		<i>Cryblack</i>	<b>Crbk</b>
		<i>Cryblanpunt</i>	<b>Crblnt</b>
		<i>Crycachos2</i>	<b>Crcac2</b>
		<i>Crycachos3</i>	<b>Crcac3</b>
		<i>Crymanchbla</i>	<b>Crchbl</b>
		<i>Crychocolate</i>	<b>Crchoc</b>
		<i>Cryptogde</i>	<b>Crgde</b>
		<i>Crygorcre</i>	<b>Crgorc</b>
		<i>Cryhylob</i>	<b>Crhylo</b>
		<i>Cryeloshu</i>	<b>Crlosh</b>
		<i>Cryhojo</i>	<b>Crojo</b>
		<i>Cryhombrosbla</i>	<b>Crombr</b>
		<i>Cryptoconcuernos</i>	<b>Cros</b>
		<i>Cryptopataspel</i>	<b>Crpat</b>
		<i>Crypico</i>	<b>Crpic</b>
		<i>Crppx02</i>	<b>Crppx02</b>

Cryppunto	<b>Crpun</b>
Cry1	<b>Cry1</b>
Cry2	<b>Cry2</b>
Cry3	<b>Cry3</b>
Cry4	<b>Cry4</b>
Cry5	<b>Cry5</b>
Cry6	<b>Cry6</b>
Cry7	<b>Cry7</b>
Cry9	<b>Cry9</b>
Crypraybarr	<b>Crybar</b>
Crybla1	<b>Crybla1</b>
Crycana	<b>Crycan</b>
Crylargo	<b>Crylargo</b>
Crymter	<b>Crymter</b>
Cryp1	<b>Cryp1</b>
Crypty	<b>Crypty</b>
Crypuno	<b>Crypuno</b>
Crypx23	<b>Crypx23</b>
Cryrrot	<b>Cryrrot</b>
Crysucio	<b>Crysuc</b>
Cryptorhynchinae11	<b>Cryt11</b>
Cryptorhynchinae14	<b>Cryt14</b>
Cryptorhynchinae16	<b>Cryt16</b>
Cryptorhynchinae19	<b>Cryt19</b>
Cryptorhynchinae32	<b>Cryt32</b>
Cryptorhynchinae34	<b>Cryt34</b>
Cryptorhynchinae35	<b>Cryt35</b>
Cryptorhynchinae36	<b>Cryt36</b>
Cryptorhynchinae37	<b>Cryt37</b>
Cryptorhynchinae39	<b>Cryt39</b>
Cryptorhynchinae40	<b>Cryt40</b>
Cryptorhynchinae41	<b>Cryt41</b>
Cryptorhynchinae45	<b>Cryt45</b>
Cryptorhynchinae6	<b>Cryt6</b>
Cryptorhynchinae7	<b>Cryt7</b>
Cryptorhynchinae8	<b>Cryt8</b>
Cryptorhynchinae9	<b>Cryt9</b>
Crytrol	<b>Crytrol</b>
Crywte	<b>Crywte</b>
Cto	<b>Cto</b>
Eublack	<b>Eublk</b>
Eubpico	<b>Eubpic</b>
Eubulbr	<b>Eubr</b>
Eubulbp	<b>Eubu</b>
Eubulbl	<b>Eubulb</b>
Eucabne	<b>Euca bne</b>
Eubulcabne	<b>Eucne</b>
Eubulus3	<b>Eulu3</b>
Eubulus4	<b>Eulu4</b>
Eubulus6	<b>Eulu6</b>
Eubulus8	<b>Eulu8</b>
Eubulus9	<b>Eulu9</b>
Eubulusbl	<b>Eulubl</b>
Eubulusl	<b>Eulusl</b>

			Euwhite	<b>Euwhi</b>
			raro10	<b>raro10</b>
			rosado22	<b>rosa</b>
Curculioninae	<i>Anchylorhynchus</i>	<i>bicarinatus</i>	Ancbic	<b>Ancbic</b>
	<i>Camarotus</i>		Camarotus1	<b>Camar1</b>
	<i>Camarotus</i>		Camarotus2	<b>Camar2</b>
	<i>Chelotonyx</i>		Curculio1	<b>Curcu1</b>
	<i>Derelominus</i>	<i>piceus</i>	Ceratopus1	<b>Cerat1</b>
	<i>Neomastix</i>	<i>setulosus</i>	Anthonomus6	<b>Anto6</b>
	<i>Phyllotrox</i>		Phyllotrox	<b>Phyx</b>
	<i>Piazorhinus</i>	<i>inermis</i>	Prionomerinae3	<b>Prion3</b>
	<i>Plocetes</i>	<i>pusillus</i>	Anton	<b>Anton</b>
	<i>Prionomerus (Odontopus)</i>	<i>aesopus</i>	Priaes	<b>Priaes</b>
	<i>Udeus</i>		Anthonomus12	<b>Anto12</b>
	<i>Ursidius (Pedetinus)</i>	<i>halticoides</i>	Urshal	<b>Urshal</b>
			Anthonomus1	<b>Anto1</b>
			Anthonomus10	<b>Anto10</b>
			Anthonomus11	<b>Anto11</b>
			Anthonomus13	<b>Anto13</b>
			Anto16	<b>Anto16</b>
			Anthonomus8	<b>Anto8</b>
			Antox	<b>Antox</b>
			Erodiscus1	<b>Erod1</b>
			Myrmex	<b>Myx</b>
			Myrmex	<b>Myx</b>
			Myrmex1	<b>Myx1</b>
			Myrmex1	<b>Myx1</b>
			Prionomerus2	<b>Prio2</b>
			Prionomerinae2	<b>Prion2</b>
			Prionomerinae4	<b>Prion4</b>
			Tachygonus1	<b>Tacy1</b>
Entiminae	<i>Exophthalmus</i>	<i>sulcicrus</i>	Exophthalmus1	<b>Exop1</b>
	<i>Exophthalmus</i>	<i>impositus</i>	Exophthalmus3	<b>Exop3</b>
	<i>Mimographus (Macrostylus)</i>	<i>amandus</i>	Exophthalmus2	<b>Exop2</b>
	<i>Polydacrys</i>	<i>seriegranosus</i>	Polydrosinae1	<b>Polyd1</b>
	<i>Prepodellus</i>	<i>viridisquamis</i>	Pandeteius1	<b>Pandel1</b>
			Mimoblan	<b>Mimb</b>
			Pandeteius3	<b>Pande3</b>
Molytinae	<i>Aeatus</i>	<i>costulatus</i>	Conotrachelus20	<b>Contr20</b>
	<i>Aeatus</i>	<i>costulatus</i>	Conotrachelus4	<b>Contr4</b>
	<i>Aeatus</i>	<i>costulatus</i>	Cryptorhynchinae20	<b>Cryt20</b>
	<i>Anchonus</i>	<i>muicidus</i>	Cryancho	<b>Cranc</b>
	<i>Archarias</i>	<i>cinctus</i>	Cholus1	<b>Chol1</b>
	<i>Cholus</i>	<i>tessellatus</i>	Cholus3	<b>Chol3</b>
	<i>Cholus</i>	<i>scalaris</i>	Cholus7	<b>Chol7</b>
	<i>Conotrachelus</i>	<i>cristatus</i>	Concri	<b>Concri</b>
	<i>Conotrachelus</i>		Conopicosnegro	<b>Conpine</b>
	<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus1	<b>Contr1</b>
	<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus10	<b>Contr10</b>
	<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus11	<b>Contr11</b>
	<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus12	<b>Contr12</b>
	<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus13	<b>Contr13</b>
	<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus14	<b>Contr14</b>
	<i>Conotrachelus</i>	<i>tridens</i>	Conotrachelus15	<b>Contr15</b>

<i>Conotrachelus</i>	<i>excavatus</i>	Conotrachelus16	<b>Contr16</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus17	<b>Contr17</b>
<i>Conotrachelus</i>	<i>inexplicatus</i>	Conotrachelus18	<b>Contr18</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus19	<b>Contr19</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus2	<b>Contr2</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus22	<b>Contr22</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus23	<b>Contr23</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus25	<b>Contr25</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus26	<b>Contr26</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus27	<b>Contr27</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus28	<b>Contr28</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus29	<b>Contr29</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus3	<b>Contr3</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus30	<b>Contr30</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus31	<b>Contr31</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus32	<b>Contr32</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus33	<b>Contr33</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus34	<b>Contr34</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus35	<b>Contr35</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus36	<b>Contr36</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus37	<b>Contr37</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus5	<b>Contr5</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus6	<b>Contr6</b>
<i>Conotrachelus</i>	<i>arachnoides</i>	Conotrachelus7	<b>Contr7</b>
<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus9	<b>Contr9</b>
<i>Heilipodus</i>	<i>nigromaculatus</i>	Hylobinae4	<b>Hyl4</b>
<i>Hilipinus</i>	<i>sulcicrus</i>	Hilsul	<b>Hilsul</b>
<i>Marshallius</i>	<i>guttatus</i>	Hylobinae5	<b>Hyl5</b>
<i>Pantotilus</i>		Hylver	<b>Hylver</b>
<i>Parabyzes</i>	<i>angulosus</i>	Hylobinae10	<b>Hyl10</b>
<i>Rhineilipus</i>	<i>intensus</i>	Hylobinae12	<b>Hyl12</b>
<i>Rhysomatus</i>		Chalcodermus	<b>Chalco</b>
<i>Rhysomatus</i>	<i>sp</i>	Rhysomatus	<b>Rhys</b>
		Cholus2	<b>Chol2</b>
		Cholus4	<b>Chol4</b>
		Cholus5	<b>Chol5</b>
		Cholus6	<b>Chol6</b>
		Cholus8	<b>Chol8</b>
		Conochoc	<b>Concho</b>
		Conocbla1	<b>Conoc1</b>
		Contrpunc	<b>Cotrp</b>
		Geobyrsa	<b>Geoby</b>
		Heilipus 1	<b>Heilip1</b>
		Hylobinae2 = Hilipus	<b>Hili2</b>
		Hylobinae11	<b>Hyl11</b>
		Hylobinae13	<b>Hyl13</b>
		Hylobinae14	<b>Hyl14</b>
		Hylobinae16	<b>Hyl16</b>
		Hylobinae18	<b>Hyl18</b>
		Hylobinae19	<b>Hyl19</b>
		Hylobinae20	<b>Hyl20</b>
		Hylobinae21	<b>Hyl21</b>
		Hylobinae7	<b>Hyl7</b>
		Hylobinae8	<b>Hyl8</b>

				Hylobiusp	<b>Hylus</b>
				Hyloonda	<b>Hylnda</b>
				Hylonegro	<b>Hylnegr</b>
				Hylonero	<b>Hylnro</b>
				Hylobiinae	<b>Hyllo</b>
				Hylpuntos	<b>Hylpun</b>
				Hylomanchh	<b>Hymanc</b>
Dryophthoridae	Orthognathinae	<i>Rhinostomus</i>	<i>barbistrotris</i>	Rhibar	<b>Rhibar</b>
		<i>Rhinostomus</i>	<i>thomsonii</i>	Rhitho	<b>Rhitho</b>
	Rhynchophorinae	<i>Rhodobaenus</i>	<i>nawradii</i>	Metamasius4	<b>Metam4</b>
				Metamasius1	<b>Metam1</b>
				Metamasius3	<b>Metam3</b>
				Metamasius5	<b>Metam5</b>
Platypodidae				Platy	<b>Platy</b>
Rhynchitidae	Rhynchitinae	<i>Eugnamptus</i>		Eugnamptus1	<b>Eug1</b>
		<i>Eugnamptus</i>		Eugnamptus2	<b>Eug2</b>
		<i>Eugnamptus</i>		Eugnamptus3	<b>Eug3</b>
		<i>Eugnamptus</i>		Eugnamptus4	<b>Eug4</b>
		<i>Eugnamptus</i>		Eugnamptus5	<b>Eug5</b>
		<i>Eugnamptus</i>		Eug6	<b>Eug6</b>
		<i>Eugnamptus</i>		Eugnamptus7	<b>Eug7</b>
Scolytidae				Scoly	<b>Scoly</b>

## RESUMEN

Se estudió la diversidad de Curculionoidea en cuatro diferentes bosques de Panamá: Isla Barro Colorado, Parque Natural Metropolitano, Área Protegida San Lorenzo y Parque Nacional Altos de Campana, con la finalidad de comparar los sitios y de determinar qué factores influyen en la diferencia de diversidad en estos sitios. En total se identificaron 4,713 individuos de muestras colectadas con trampas Malaise durante dos años. Estos representaron nueve familias, 14 subfamilias, 73 géneros, 74 especies y 620 morfoespecies. Un 54 % de los individuos se trataban de especies con un solo representante “singletons”, mientras que sólo 6 % de las especies contaban con más de diez individuos. Se obtuvo una mayor diversidad en PNAC, siendo ésta muy similar estadísticamente a la de BCI. Los sitios estudiados mostraron igualmente similitud, según los índices de Jaccard y Sorensen, pero aun así solo tres especies se presentaron en los cuatro sitios: *Zygops maculipes*, *Apion1* y *Rhinostomus barbirostris*. La relación especie – sitio fue determinada por análisis de correspondencia, en los cuales obtuvimos que así como existen especies sin una particular relación al sitio, como el caso de Cryptorhynchinae, Molytinae y Conoderinae, otras especies de las subfamilias Anthribinae, Entiminae y Orthognathinae sí mostraron preferencia por un sitio. Los factores ambientales que más influencia mostraron con respecto a la diversidad y abundancia de Curculionoidea fueron la altitud del sitio, altura del dosel del bosque y temperatura. A pesar de ser estos factores los que mostraron mayor influencia, la importancia de los factores varió con el sitio, impidiéndonos predecir cuál factor afecta más o que conjunto de estos afecta más en general la diversidad de Curculionoidea.

## SUMMARY

The diversity of Curculionoidea was studied in four different forests at Panama: Isla Barro Colorado, Parque Natural Metropolitano, Área Protegida San Lorenzo and Parque Nacional Altos de Campana, for making a comparison between them and try to identify which factors influence the most their different diversity. A total of 4,713 individuals were identified from two year Malaise trap samples. Nine families, 14 subfamilies, 73 genera, 74 species and 620 morphospecies were represented. Singleton species dominated the samples with 54 % of the individuals, meanwhile just 6 % of the species had more than ten individuals. A higher diversity was observed for PNAC, being very similar statistically with that at BCI. The sites showed similarity according to the Jaccard and Sorenson indexes, but even so, only three species were present in the four sites: *Zygops maculipes*, *Apion1* and *Rhinostomus barbirostris*. The affinity species – site was determined by correspondence analysis, in which we obtained that as species with a particular relation for the site, as the species of the subfamilies Cryptorhynchinae, Molytinae and Conoderinae, there are other species like the ones in the subfamilies Anthribinae, Entiminae y Orthognathinae that do have a special affinity with the site. The environmental variables that influenced the diversity the most were the site altitude, canopy height and temperature. Even though, these factors showed more influence, the importance of the variables fluctuated with the place, preventing us from the possibility of predicting which variable affects the most the general diversity of Curculionoidea.

# Capítulo I

## Introducción

La biodiversidad es la totalidad de genes, especies y ecosistemas de una región. La riqueza actual de la vida en el planeta es el producto de millones de años de evolución biológica forjada por los continuos e innumerables cambios ocurridos en su entorno físico. La diversidad implica heterogeneidad desde variaciones en el sustrato hasta las condiciones climáticas que dan lugar a las diversas condiciones meteorológicas, edáficas y consecuentemente a la diversidad de hábitats (Solbrig, 1991).

Los esfuerzos por estimar el recurso biótico global han aumentado considerablemente en los últimos 20 años. Cada país trata de estimar su riqueza de especies y/o diversidad de taxa, de forma que les permita hacer un uso más racional y adecuado de dichos recursos (Wilson y Peter, 1988). Por otro lado, hoy día la pérdida de especies se usa como indicador que mide el grado de perturbación o impacto que ejercen los proyectos de desarrollo del hombre sobre los ecosistemas y los procesos biológicos *in situ* (Lugo, 1988). Por lo tanto, muchos grupos de animales han sido recientemente utilizados como indicadores ecológicos (FAO, 1993).

La diversidad de especies y su patrón de distribución temporal y espacial suponen una serie de asociaciones interespecíficas que explican la dinámica poblacional de los organismos en un bosque. Esto se complica cuando se conjuga la gran variedad de zonas

de vida, tipos de ecosistemas y vegetación característicos de la región tropical. Las regiones tropicales se caracterizan por poseer gran riqueza florística y faunística (Holdridge, 1967). Sólo en el cinturón neotropical se reconocen 12 zonas de vida y 5 tipos de clima que se traducen en una variedad de ecotonos y hábitats potenciales para el desarrollo de un gran número de especies de vida terrestre y acuática (Tosi, 1971).

Estos ecosistemas han merecido atención especial de científicos que han tratado de estimar su biodiversidad. Sin embargo, pese a la abundante información producida son escasos los estudios sobre el rol que desempeñan las características físicas de cada área en el número total de especies coexistentes (Vásquez, 1994).

El éxito de reproducción, su gran representatividad y la rápida respuesta de adaptación de los insectos a los cambios silenciosos que ocurren en las selvas tropicales, en comparación a otros grupos de animales, los hacen ideales para estudiar las características ecológicas de diversas áreas geográficas (Gaston, 1991). La coexistencia de muchas especies de insectos en un tipo de bosque supone un alto grado de especialidad y diversidad de nichos. Todo esto está igualmente condicionado por la variedad de recursos, hábitats y factores limitantes en el bosque, los cuales son determinados por el tipo de vegetación, grado de perturbación, luz, temperatura, humedad y la edad del mismo (Basset *et al.*, 2003).

Los rangos de distribución geográfica y el grado de coexistencia de las especies de animales en un bosque son simplemente un reflejo de la tolerancia de organismos individuales a los gradientes físicos de las condiciones geográficas. Los patrones globales de distribución reflejan gradientes latitudinales en temperatura y humedad, como también en barreras naturales de dispersión. Las cadenas montañosas y grandes ríos pueden fungir

como barreras limitando la distribución de muchas especies. La dispersión de las especies está influenciada en gran parte por la capacidad de vuelo. Así muchas especies que viajan largas distancias colonizan sitios distantes, pero otras con limitada capacidad de dispersión están confinadas a un área más reducida (Price, 1984). Es importante notar que las especies ampliamente distribuidas presentan frecuentemente variaciones genéticas en sus subpoblaciones, reflejando así adaptaciones a factores ambientales regionales.

La Superfamilia Curculionoidea dentro del Orden Coleoptera es uno de los taxa más diversos y abundantes del Reino Animal (Erwin, 1997). Ellos se encuentran en casi todos los nichos; como plagas de granos almacenados, polinizadores, controladores biológicos y algunas especies depredadoras.

Gran parte de las investigaciones sobre curculiónidos se han enfocado en las especies de importancia económica o plagas de cultivos, mismas que se han llevado a cabo en América del Norte, principalmente en Canadá y Estados Unidos (Bloem *et al.*, 2002; Umble y Fisher, 2002). De esta carencia de información surge nuestra inquietud por conocer más sobre la diversidad de Curculionoidea en diversas zonas boscosas de Panamá.

En el presente estudio se utiliza el concepto de morfoespecies, ya que a pesar de haber numerosos datos acerca del grupo en estudio, no existen suficientes herramientas taxonómicas para identificar a nivel de especie. Varios estudios han utilizado este criterio de disgregación, pero con muy poca relación hacia las especies hasta ahora descritas (Hammond, 1994; Odegaard, 2003). Producto de esto, una gran cantidad de trabajos de curculiónidos no informan realmente la ecología y mucho menos el ordenamiento natural del grupo, de aquí que no son sujetos a comparación. Es por esto que, a pesar de que en

nuestro trabajo se utiliza el concepto de morfoespecie se hace una posterior determinación de gran parte del material colectado cotejándolo con las especies previamente descritas.

Es conocido que la estructura de los bosques controla la distribución de las plantas, y éstas a su vez la de los animales que se alimentan de ellas. Al determinar el tipo de bosque dentro de la zona tropical que ostenta la mayor riqueza de especies de curculiónidos tratamos de inferir cuáles son los factores físicos que influyen en mayor grado a la diversidad del grupo. Algunos estudios señalan que una gran cantidad de especies de insectos están confinadas a un solo tipo de bosque (Erwin, 1983). De igual forma sabemos que las condiciones microclimáticas y del suelo cambian grandemente entre lugares a cortas distancias (Richards, 1983). Por esto decidimos trabajar en un transecto longitudinal (Atlántico – Pacífico) permitiéndonos entender, en base al gradiente de los factores físicos que muestran los diversos sitios de estudio, cuál es el o los factores locales que más impactan la diversidad de Curculionoidea.

Los estudios de variación espacial en los trópicos son escasos, no sólo en insectos, sino para animales en general. Esto es más drástico cuando se toma en cuenta la duración del estudio, ya que pocos abarcan largos períodos de tiempo (Wolda, 1983). Debido a esto, nuestro trabajo se propone identificar el material de dos años de colecta de manera que permita hacer algunas inferencias sobre la influencia de las condiciones climáticas y los estados de desarrollo del bosque en la diversidad de Curculionoidea.

Nuestra principal hipótesis de trabajo es que existen diferencias en la diversidad de Curculionoidea en los sitios estudiados. Nosotros consideramos que la diversidad de Curculionoidea es influenciada por el tipo de vegetación y por la precipitación pluvial, en

especial por ésta última cuyo componente es el más estacional de los trópicos (Price, 1984). En este sentido, Wolda (1983) señala que los animales, tanto en climas templados, como tropicales fluctúan estacionalmente. Nosotros suponemos que al aumentar la precipitación en la dirección del gradiente Pacífico – Atlántico encontraremos una marcada diferencia en la diversidad de curculiónidos. También basados en la teoría del tiempo consideramos que el bosque con mayor antigüedad debe ser el sitio con mayor diversidad de curculiónidos.

En base a todo lo expresado este estudio tiene como objetivos: Determinar la diversidad de Curculionoidea en cuatro áreas boscosas de Panamá: Área Protegida de San Lorenzo (APSL), Monumento Natural Isla Barro Colorado (BCI), Parque Natural Metropolitano (PNM) y Parque Nacional Altos de Campana (PNAC). Comparar la diversidad de Curculionoidea entre los sitios estudiados. Establecer cuáles son las especies más relacionadas con cada sitio. Determinar cuál de los siguientes factores: temperatura, humedad, tipo de bosque, precipitación, altura de dosel y altura sobre el nivel del mar influye más en la diversidad de especies de Curculionoidea.

## Capítulo II

### Revisión Bibliográfica

#### 1. Diversidad

La biodiversidad es la variedad de especies existentes en una región; sin embargo, algunos investigadores la separan en tres categorías: genes, especies y ecosistemas. Cada una de estas categorías describe aspectos diferentes de los sistemas biológicos. El número de especies de una región o "riqueza" es una medida que a menudo se utiliza como indicador de biodiversidad. Sin embargo, una medida más precisa, "la diversidad taxonómica", tiene en cuenta la estrecha relación entre unas especies y otras, además de los factores físicos que forjan estas asociaciones (Reid y Miller, 1989). Por otro lado, la diversidad es un concepto introducido en la ecología desde hace más de cincuenta años y ha sido desde entonces un tópico central en la ecología teórica. La biodiversidad a diferencia de la diversidad es una parte de la ecología aplicada, un atributo de la naturaleza sujeto de conservación (Pielou, 1975).

Existe muy poca diferencia entre el significado de biodiversidad y diversidad en el idioma ecológico. Sin embargo, es necesario señalar que el término biodiversidad se inclina fuertemente hacia el concepto de riqueza de especies más que a la diversidad genética y funcional (Wilson y Peter, 1988). Por otro lado, la diversidad incluye también la abundancia relativa de cada especie; es decir, la riqueza mas la abundancia relativa, lo

cual define el grado de coexistencia de las especies en un ecosistema. Para la diversidad de especies el interés es el número de grupos taxonómicos dentro de un hábitat, la riqueza de especies, la abundancia relativa, el grado de endemismo, el tamaño poblacional y los niveles tróficos (Pielou, 1975).

En años recientes se ha generado un fuerte debate sobre la diversidad global con las ideas de Erwin (1982) y su controversial estimación de 30 millones de especies de artrópodos tropicales. Esto supone una gran subestimación de la riqueza biótica real existente en el globo y en especial en áreas tropicales. Otros autores como Grassle y Maciolek (1992) y André *et al.* (1994) también señalan la existencia de una enorme cantidad de especies sin descubrir en ambientes acuáticos. Todo esto recalca la necesidad de realizar estudios de diversidad que permitan establecer por medio de pruebas estadísticas e índices los datos que más se aproximen a la cantidad de especies presentes en los diversos ecosistemas.

La simple suma de especies presentes en un área puede generar importante información. La medida más simple de diversidad es riqueza, definido por “S”, que no es más que el número de especies en una comunidad o ecosistema. Este valor se consigue al sumar el número total de especies encontradas. Sin embargo, es difícil medir este parámetro en comunidades muy grandes y la “S” debe ser estimada por extrapolación. Por otro lado, para tener una idea más clara de la diversidad de un área es necesario compararla con otros sitios y así determinar el grado de cambio o reemplazo de las especies en distintas comunidades. Por último, debido a que las biocenosis poseen límites físicos pobremente definidos, a veces creados por la perturbación exógena, es necesario definir el alcance y los propósitos de cada estudio de diversidad (Moreno, 2001).

## **1.1. Tipos de diversidad**

Los estudios sobre medición de diversidad se han centrado en la búsqueda de parámetros para caracterizarlas como una propiedad emergente de las comunidades ecológicas. Sin embargo, las comunidades no están aisladas en un entorno neutro, sino que en cada unidad geográfica se encuentra un número variable de comunidades. Por ello, para comprender los cambios de la diversidad en relación a la topografía y relieve, la separación de los componentes alfa, beta y gamma es de gran utilidad (Whittaker, 1972).

La diversidad alfa es la riqueza de especies de una comunidad particular a la cual consideramos homogénea (Moreno, 2001). La diversidad beta es una medida de similitud relacionada con la composición de especies de diferentes hábitats (Magurran, 1988). La diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un ecosistema (Whittaker, 1972). Estos tres componentes permiten hacer comparaciones de la diversidad biológica en diferentes áreas geográficas, así como los cambios que ocurren en el tiempo.

## **1.2. Medidas de diversidad**

Las medidas de diversidad son números que indican tamaño, distancia, alcance y otras cualidades de objetos. Los objetos son usualmente conocidos y sus cantidades describen importantes cualidades de ellos y su relación. La modelización es una rama de las matemáticas que trata de entender la teoría de las medidas, sus cualidades y

propiedades (Doob, 1994). Las medidas de diversidad son abstracciones del mundo físico y como tal, debemos tener el concepto de cualidad significativa y abstracta (Namkoong, 1995).

Las medidas de diversidad son índices que buscan caracterizar la diversidad de una muestra o comunidad por un solo número (Magurran, 1988). Existe una gran variedad de índices para determinar la diversidad. Estos se basan en diferentes principios, entre ellos, la equidad, la abundancia, la cantidad de especies únicas (singletons) y el esfuerzo de muestreo, etc. También se han desarrollado índices de similitud, ya que algunas comunidades no son homogéneas, siendo esto necesario para poder hacer comparaciones. Por otro lado, no existe un método óptimo para medir la diversidad de especies, ya que ésta tiene distintas facetas y para cada una hay que buscar la aproximación más adecuada. Es decir, es posible medir el nivel de diversidad dentro de comunidades (diversidad alfa), entre comunidades (beta), o para un conjunto de comunidades (gamma). Por otro lado, las restricciones matemáticas de algunos índices y los supuestos biológicos en los que se basan hacen difícil la interpretación biológica de sus resultados (Baev y Penev, 1995).

Es necesario saber el nivel al cual se quiere medir la diversidad para poder elegir entre los índices de cada tipo de diversidad, y así en base a los datos que se tengan, escoger el índice que más se aproxime a las necesidades del estudio. Moreno (2001) hace una revisión exhaustiva acerca de los parámetros y las medidas de diversidad necesarios para la elección de los índices de diversidad. Igualmente, algunas pruebas estadísticas, como los análisis multivariados estudian la relación entre dos o más variables. Por ejemplo, el análisis de correspondencia simple, el cual representa gráficamente la

relaciones entre variables cualitativas mediante mapas de posicionamiento (Vivanco, 1999). Esta prueba permite entender la distribución de las especies de insectos en los diferentes sitios de estudio, así como la relación hábitat – diversidad de especie. Otras pruebas como los análisis de correspondencia múltiple, tienen el mismo principio que la prueba anterior, pero permiten incluir más variables al análisis.

Por otro lado, la variación temporal y espacial en la abundancia de insectos, además de los patrones de distribución de cada una de las especies, hacen difícil la cuantificación de la riqueza de insectos, incluso después de extensivos períodos de muestreo. Tal vez por esto, las curvas de acumulación de especies de insectos en el bosque nunca alcanzan una asíntota, sino que siguen en permanente ascenso (Stork, 1993). Algunas de las nuevas especies que se acercan a esta asíntota pueden ser pasajeras y no representativas de las áreas que se están estudiando.

## **2. Superfamilia Curculionoidea**

Los curculiónidos o gorgojos son insectos con el rostrum alargado, en donde se insertan apicalmente las mandíbulas. Las antenas son geniculocapitatas y las larvas poseen patas rudimentarias o carecen de ellas. El grupo Curculionoidea se homóloga con el antiguo grupo Rhynchophora, el cual también contenía a la familia Bruchidae, misma que ha sido reubicada en la Superfamilia Chrysomeloidea (Crowson, 1981).

La identificación a nivel específico en Curculionoidea se dificulta debido a su gran diversidad y representatividad, situación que es mucho más difícil en áreas tropicales, donde las condiciones climáticas y la gran variedad de ecosistemas favorecen

el desarrollo de las mismas. Además, no existe consenso entre los taxónomos del grupo para unificar criterios adecuados de disgregación y ordenamiento. En la actualidad existen aproximadamente 60,000 especies descritas en más de 6,000 géneros (Thompson, 1992).

## **2.1. Taxonomía**

La taxonomía de Curculionoidea ha permanecido relativamente estable a través de los años; sin embargo, su clasificación y ordenamiento es objeto de constante revisión en la actualidad. Algunos autores incluyen dentro de la familia Curculionidae a las subfamilias Nemonychinae, Attelabinae y Apioninae; mientras que, Anthribidae, Scolytidae y Platypodidae son consideradas familias diferentes (Aslam, 1961; Kissinger, 1968). En contraste con esto, Kloet y Hincks (1977), Crowson (1967) y Morimoto (1976) consideran a Nemonychidae, Attelabidae, Urodontidae, Anthribidae y Apionidae como familias independientes. En la última revisión hecha al grupo Curculionoidea y la que utilizamos en el presente estudio, Alonso-Zarazaga y Lyal (1999) incluyen a las siguientes familias: Nemonychidae, Anthribidae, Eobelidae, Belidae, Eccoptarthridae, Oxycorynidae, Obrieniidae, Ulyanidae, Rhynchitidae, Attelabidae, Ithyceridae, Brentidae, Eurhynchidae, Apionidae, Nanophyidae, Brachyceridae, Dryophthoridae, Eirrhinidae, Raymondionymidae, Cryptolaryngidae y Curculionidae.

El concepto de morfoespecie ha sido utilizado para ordenar grupos muy abundantes y diversos cuya taxonomía es incipiente, por ejemplo Curculionoidea y Chrysomeloidea (Wolda *et al.*, 1998; Hughes *et al.*, 2000). La ventaja de utilizar el nivel

de morfoespecies es que se pueden trabajar aspectos ecológicos de taxa grandes como los Diptera, Coleoptera, Hymenoptera que están ampliamente distribuidos y representan gran parte de la diversidad de insectos, tratando de implementar rápidos y efectivos planes de conservación (Hughes *et al.*, 2000).

Oliver y Beattie (1996) encontraron muy pocas diferencias en los resultados obtenidos por trabajos cuyos individuos fueron identificados a nivel de especies y morfoespecies, respectivamente. Esto confirma la utilidad del concepto de morfoespecie en situaciones en las cuales no se tenga trabajos taxonómicos que permitan identificar a especie, siempre y cuando los criterios para su discriminación sean correctos. Las claves para especie de curculiónidos no logran cubrir ni siquiera todos los géneros y muchas son obsoletas (Morris, 1990). En el trópico es aún más difícil ya que existen muy pocos trabajos y claves para identificar este grupo. De aquí que la identificación a morfoespecie es de gran utilidad sobre todo cuando el propósito principal del trabajo es hacer comparaciones entre grupos ecológicos. Stork (1994) hace una revisión exhaustiva del concepto de morfoespecie, incluyendo sus ventajas y desventajas al ser utilizado para medir la diversidad de insectos.

## **2.2. Ecología**

Los escarabajos de la superfamilia Curculionoidea son extremadamente importantes como plagas de cultivos e igualmente en el control biológico de agentes nocivos como malezas. Actualmente, se reconocen 863 géneros y 7,000 especies en Norte América, (O'Brien y Wibmer, 1982). Stockwell\* (comunicación personal) señala que en

\*Sheile Museum, Gastonia, North Carolina

Panamá existen más del doble de las especies de Curculiónidos reportadas en los Estados Unidos, de las cuales según el catálogo de Wibmer y O'Brien (1986) hay 1,524 descritas.

Gran cantidad de especies de Curculionoidea son fitófagos; sin embargo, existen algunas excepciones en el género *Anthribus sp.* (Anthribidae) cuyas larvas se alimentan de Homoptera (Coccidae) y la especie *Ludovix fasciatus* Gyll. (Curculionidae) que, tanto los adultos como inmaduros se alimentan de huevos de Orthoptera. Las larvas de gorgojos se alimentan de diversos órganos en la planta, entre ellos los más atacados son: la raíz, el tallo, los primordios foliares y los frutos. Algunos curculiónidos presentan un alto grado de especialización, por ejemplo la familia Attelabidae, cuyos miembros son enrolladores de hojas (Morris, 1990).

Anderson (1998) separa el grupo Curculionoidea en Brachyderinae y Otiorhynchinae. Las especies del primer grupo son polífagas en los cuales las larvas se alimentan de follaje y los adultos de raíces. En tanto que las segundas son oligófagos con larvas que comen de todas las partes de la planta. Por otro lado, Kuschel (1995) señala que Curculionoidea está compuesto filogenéticamente por 6 familias, que también difieren en el tipo de alimentación: Nemonychidae (polen de coníferas), Anthribidae (polen, hongos y líquenes), Belidae (cícadas y coníferas), Attelabidae (dicotiledóneas), Brentidae (dicotiledonias) y Curculionidae que se alimentan de angiospermas, gimnospermas, helechos, musgo, etc.

Algunas especies de Curculionoidea ovipositan en semillas y frutos, otras en hojas que enrollan y muchas lo hacen en el suelo, donde usualmente pasan su estado de pupa. Por otro lado, algunas especies de Ceutorhynchinae son formadoras de agallas. Los adultos viven dos o más años y algunas especies presentan hábitos endógenos,

permaneciendo todo su ciclo de vida bajo tierra alimentándose de raíces (Raymodionymus). Otras habitan en dunas de arena siendo fosoralies tanto en el estado de larva como de adulto. Finalmente otras especies de Curculionoidea se han especializado a vivir en suelos salinos donde se adhieren a plantas holofíticas.

Los miembros de la familia Curculionoidea han sido utilizados en el control biológico de hierbas, malezas y pastos. Algunos ejemplos de ellos han sido mencionados por O'Brien (1995). Esto debido a su hábito oligoléctico y a la especificidad de algunas tribus y subfamilias por algunas especies de malezas acuáticas, entre ellas: *Pistia striatotes*, *Neohydronomus affinis* y *Salvinia molesta*. Estas asociaciones son reflejadas en los hábitos de algunos grupos. Por ejemplo, la subfamilia Ceutorhynchinae, cuyos miembros son expertos nadadores, se alimentan de plantas acuáticas (Morris, 1995). Las larvas de algunas especies en la familia Brentidae son formadores de agallas, comportamientos que les garantizan un microhábitat apropiado y suficiente alimento (Anderson y Kissinger, 2001).

### **2.3. Trabajos realizados en el Neotrópico**

En Panamá se han realizado algunos trabajos sobre diversidad del Orden Coleoptera. Entre estos los más importantes fueron hechos por Champion (1907), Erwin y Scott (1980) y Wolda *et al.* (1998), mismos que poseen a su vez información valiosa de Curculionoidea. Además, Morrone (2000, 2001, 2002) ha trabajado en la cladística y biogeografía de algunos géneros neotropicales como *Rhinostomus* y *Entimus* (Curculionidae), basándose en especies colectadas desde Norte América hasta Argentina.

O'Brien y Kovarik (2000) han descrito nuevas especies de curculiónidos en Ecuador, Colombia, Venezuela, Costa Rica y Perú; mientras que, Anderson (2003) y Franz (2001) describen nuevas especies para Panamá. Por otro lado, existen escasos trabajos sobre la abundancia, riqueza y diversidad de Curculionoidea en el neotrópico. Al respecto, Ovalle y Sánchez (2001) analizan la diversidad de curculiónidos en la Isla de Barro Colorado, utilizando para esto el concepto de morfoespecie.

En Panamá, además del estudio de Ovalle y Sánchez (2001) se han realizado otros trabajos de diversidad de Curculionoidea. Villareal y Wright (1995), indican que existe mayor número de individuos de Curculionoidea en el dosel en comparación al sotobosque, además señalan que la densidad poblacional aumenta considerablemente en la estación lluviosa. Estos autores trabajaron con material colectado en la Isla de Barro Colorado con trampas de luz para estimar la dinámica poblacional de este grupo. Por otro lado, Costa (1997), quién usando trampas de intercepción en árboles de *Luehea seemanii* en el Parque Natural Metropolitano encuentra mayor diversidad de especies en las familias Curculionidae, Chrysomelidae, Staphylinidae, Nitidulidae y Dermestidae. Esta autora señala que existe mayor densidad poblacional, diversidad de familias y morfoespecies en la estación lluviosa.

### **3. Tipos de bosque**

A nivel de especies, los bosques tropicales son excepcionalmente ricos, conteniendo la mitad de todas las especies de vertebrados y plantas vasculares hasta ahora documentadas. Además, ellos poseen el 90% del total de las especies de invertebrados

descritas en el mundo (McNeely *et al.*, 1990). Las mayores determinantes en la distribución vertical de los artrópodos pueden ser agrupadas en cuatro categorías: factores abióticos, fisionomía y arquitectura del bosque, disponibilidad de recurso y comportamiento *per se* de los artrópodos. En adición a esto, diferentes estados de vida pueden ocurrir en diferentes estratos del bosque e incluso los individuos se mueven en respuesta a cambios temporales (ritmo circadiano, estacionalidad) en el ambiente o para satisfacer diversas necesidades como la dispersión y cópula. La coexistencia espacial y temporal de las diversas especies de insectos en un bosque está estrechamente relacionada con su riqueza y ésta depende del balance entre la tasa de organización y de extinción a través de largos periodos de evolución (Tokeshi, 1998).

En los últimos años los cambios más drásticos ocurridos en los bosques tropicales son de origen antropogénico; sin embargo, incluso en los bosques primarios (maduros) ocurren transformaciones lentas y silenciosas de origen natural. Por ejemplo, caída de árboles viejos y deslizamiento de tierra que implican la existencia de una combinación entre áreas de bosque maduro, claros y zonas en franco crecimiento en estos ecosistemas (Watt, 1947). Existen estudios que indican que la riqueza de especies en algunos organismos aumenta luego de cierto grado de perturbación en un área. Este incremento se debe a un aumento en la heterogeneidad del hábitat promoviendo la migración de especies generalistas adaptadas a hábitats perturbados. Sin embargo, estas especies no son tan importantes para la conservación como aquellas especies características del sitio (Kumar, 1999).

Los bosques húmedos tropicales primarios consisten generalmente de un gran número de especies de árboles que varían en grado de madurez y tamaño; es decir, entre

uno a dos metros hasta 60 m o más. Estos tipos de bosque son conocidos como bosques lluviosos multidominantes. Sin embargo, en ocasiones existe otro tipo conocido como bosque dominante simple, en donde la gran proporción de árboles dominantes (más de 90 %) pertenecen a una o dos especies. Los diferentes tipos de bosque poseen diversas oportunidades para las especies que los ocupan, de acuerdo a los rangos de tolerancia y la ecofisiología de cada grupo de organismos (Krebs, 1985).

Richards (1983) puntualiza la importancia de la estructura tridimensional del bosque húmedo tropical en el establecimiento de diversos estratos y condiciones microclimáticas que determinan la cantidad de recurso disponible para los organismos que los habitan. Aunque en la actualidad existe un debate sobre si existen diversos estratos de zonación vertical en los bosques o si estos son pobres divisiones arbitrarias, de lo que de hecho es continuo (Klinge *et al.*, 1975; Kira *et al.*, 1969; Basset *et al.*, 2003), está claro que la estratificación vertical en un bosque implica diferencias altitudinales o físicas y consecuentemente bióticas.

El microclima y las características del suelo difieren considerablemente a pocas distancias dentro de un bosque tropical, debido a esto, las condiciones para la germinación de las plantas son diferentes. Además, el microhábitat y las fuentes de energía son igualmente variables para los pequeños invertebrados. Por otro lado, la diferencia entre los grados de sucesión que acontece en un bosque en un momento dado tiene fuertes implicaciones en la capacidad de carga de éste para sus diferentes poblaciones biológicas y, consecuentemente, en la composición de las especies de un área en particular. En este sentido Kira (1978) señala que las lianas no son tan abundantes en los bosques primarios como en los bosques secundarios y claros, en donde son parte

importante en su estructura espacial y vertical. Estas contribuyen considerablemente a la proporción del follaje en estos tipos de bosque, aumentando el recurso para aquellos insectos que se alimentan de ellas. Hammond y Harding (1991) señalan que la riqueza de insectos saprófagos, particularmente Coleoptera y Diptera, es de mayor utilidad como indicador de la edad y el estado de salud de un bosque, en comparación con la diversidad de otros grupos como plantas, aves y mamíferos.

El patrón de distribución de los insectos en un bosque es difícil de determinar, ya que varía respecto a los diferentes grupos. En algunos, machos y hembras presentan diferentes patrones de distribución y actividad. Además de esto, existe un gran sesgo al tratar de determinar los patrones de actividad de la población total debido al error que produce la utilización de métodos de colecta inapropiados (Corbet, 1966).

### **3.1. Factores climáticos**

La temperatura es un factor importante que limita la distribución de plantas y animales, la cual suele actuar en cualquier etapa de su ciclo vital y afectar las funciones de supervivencia, reproducción o desarrollo. La temperatura, generalmente, lleva a un mayor o más rápido crecimiento, primero del individuo y luego de la población (Turner, 1996). La temperatura también actúa indirectamente al limitar la distribución a través de sus efectos en la capacidad de competencia, la resistencia a las enfermedades, la depredación o el parasitismo.

La humedad es también un factor importante que limita la distribución de plantas y animales. Los geógrafos han admitido este hecho al elaborar las clasificaciones

climatológicas con base en las distribuciones de la vegetación. La función de la humedad es más clara a escala mundial y no siempre es evidente la forma detallada en que este factor ejerce efecto en cada una de las especies a nivel local. El viento, la temperatura y la precipitación pluvial son los factores principales de los que depende la humedad a escala local (Chapin *et al.*, 1992).

Basset (1996) explica que en los bosques tropicales los insectos son más influenciados por factores locales que en climas templados, donde los factores regionales son determinantes, ya que son hábitats menos complejos.

Poco se conoce acerca del efecto de la altura sobre la zonación de animales en un bosque. Aunque indudablemente la distribución de algunas especies de insectos y otros artrópodos es influenciada por éste factor, su impacto es más evidente en los patrones de distribución vegetal. Por otro lado, algunas características del bosque como estructura y tipo de vegetación son utilizadas para explicar la abundancia y riqueza de especies de insectos fitófagos en un área, está claro que la vegetación es influenciada por factores como la temperatura, humedad y el tipo de suelo, cada uno de los cuales es determinado por el relieve y la altura del sitio (Uvarov, 1977).

Gauld (1987) señala que a excepción de algunos Hymenoptera parasitoides existe en general mayor riqueza de especies de insectos en áreas de poca altitud respecto de zonas más elevadas. Otros autores entre ellos Herbert (1980) y Gagne (1979) indican que la riqueza de especies de insectos disminuye conforme aumenta la altura del sitio. Igualmente, Janzen *et al.* (1976) puntualizan que existe menor riqueza de insectos a mayor altura, pero un mayor número de individuos por especie; mientras que en sitios de

mediana elevación existe un mayor número de especies con menor número de individuos en cada una.

A pesar de todas estas afirmaciones, es importante destacar que no existen en el trópico bosques con características iguales, sino que cada área posee particularidades fisiogeográficas únicas, en donde el gradiente altitudinal es apenas una de las variables que influyen en la riqueza local de especie de insectos. Es decir, no existe consenso sino mucha ambigüedad en este tema, siendo necesario evaluar otros factores en conjunto.

Lo anterior toma importancia al observar los resultados de Claridge y Singhrao (1978) quienes señalan que los cambios en la diversidad de especies de insectos son apreciables, sólo si el rango de altitud entre sitios supera los 1500 metros. Del mismo modo, Wolda (1978) encontró una disminución en la riqueza de insectos conforme aumentaba la altitud, descartando un aumento de riqueza a mediana elevación. Sin embargo, el mismo autor puntualiza la dificultad para interpretar los datos obtenidos en trabajos que relacionan la diversidad de insectos con la altura, debido al enorme sesgo producto del uso de diversos métodos de colecta, distinto esfuerzo de muestreo y a la ecología de cada grupo.

Por otro lado, es muy posible que las variaciones en la riqueza de especies de insectos en un gradiente de altitud se deba principalmente a cambios en la temperatura, que al superar los rangos térmicos de cada especie, limitan el desarrollo, disminuyendo su tasa metabólica. Así las especies de insectos que habitan en éstas áreas son las más adaptadas a este ambiente (Olson, 1994).

### 3.2. Vegetación

Reconociendo que la vegetación está directamente relacionada al clima, debido a la adaptación de cada tipo de planta, podemos asociar los principales tipos de vegetación a los patrones de temperatura y precipitación local. Esto enfatiza las interacciones entre temperatura y disponibilidad de agua, involucrando también a los efectos del suelo, estacionalidad climática y fuegos sobre la estructura vegetal en un bosque (Ricklefs, 1993).

El clima es el factor más importante en la distribución de las plantas, debido a esto, el clima es a su vez, en gran medida, el responsable de la distribución de los animales (Leigh *et al.*, 1992). Cada especie de planta requiere de condiciones especiales de temperatura, humedad y luz para germinar crecer, florecer y fructificar. Cuando los factores climáticos exceden el grado de tolerancia de cierta especie, ésta no puede vegetar ni desarrollar su ciclo de vida. Por ejemplo, las especies de climas cálidos no germinan cuando la temperatura desciende por debajo de ciertos límites. En cambio, las especies de climas fríos son incapaces de florecer en regiones de temperatura elevada. De igual manera ocurre con otras propiedades del clima como la luz y la humedad. La dirección y la intensidad de los vientos dominantes son también de gran importancia para la dispersión de las semillas de las plantas (Leigh, 1999).

La luz representa un estímulo conductual para los animales, y permite la sincronía de las temporadas de apareamiento y otros fenómenos decisivos en los ciclos vitales de plantas y animales. Algunas plantas no toleran la sombra y su distribución local resulta afectada por los requerimientos de luz. La distribución local de las plantas en un bosque,

en la mayoría de los casos, está influenciada por la luz, donde se da una competencia por el espacio entre diferentes especies de plantas para obtener el mayor beneficio de ésta. En este sentido, Fuentes (1993) indica que cada especie animal posee su propia percepción de hábitat adecuado, de acuerdo a sus necesidades y expectativas de vida. De tal manera que, las áreas de un bosque que parecen semejantes al observador humano, pueden ser muy diferentes para un escarabajo. A la inversa, los hábitats a los que consideramos muy diferentes, tal vez sean iguales para una hormiga.

Por otro lado, se ha visto claramente que especies de plantas comunes y de amplia distribución son hospederas de más especies de insectos que aquellas raras y locales. Así la abundancia de las plantas hospederas y su distribución en un bosque son los mayores determinantes de cuantas especies de insectos adquiere cada especie de planta. La más razonable explicación para este fenómeno es que especies de plantas comunes tienen gran probabilidad de ser encontradas por los insectos que pueden potencialmente explotarlas (Southwood, 1961).

Otro gran determinante de la riqueza de especies de insectos en plantas está relacionado con la complejidad estructural de la planta, el número potencial de hábitats para insectos en la planta incrementa con el tamaño y la riqueza de partes o estructuras de la planta (Lawton y Schroder, 1977). Otro factor que limita la habilidad de los insectos para utilizar las plantas como hospederas es la composición química de sus tejidos, muchos de éstos utilizados como mecanismos de defensa hacia ellos.

#### **4. Métodos de colecta**

Los métodos de colecta en la obtención de datos para medir biodiversidad varían de acuerdo al grupo de organismos escogidos. Lo que idealmente se busca es que todas las especies sean fácilmente capturadas con un solo método de colecta o a lo menos con la menor cantidad de métodos posibles, los cuales deben ser eficientes e independientes para conseguir la máxima colecta con un mínimo de esfuerzo (Halffter *et al.*, 2001). Por otro lado, un factor que dificulta la interpretación de los resultados obtenidos en trabajos de diversidad de insectos es que ningún método de colecta puede representar todas las especies presentes en un área; es decir, aunque se hagan muestreos intensivamente y con diferentes métodos de colecta, es posible que algunas especies no sean capturadas. De aquí, la tendencia de muchos autores, entre ellos Askew (1985), Noyes (1984) y Stork (1991) a utilizar diversos métodos de colecta, entre ellos fogging, embudos de Winkler y trampas pitfall para apoyar otras metodologías tradicionales como el embudos de Berlesse y las redes batidoras y así obtener mayor representatividad en las muestras.

##### **4.1. Trampa malaise**

El método de colecta más utilizado para coleccionar escarabajos de la Superfamilia Curculionoidea es el “beating” o golpeo en las ramas y arbustos. También se recomienda analizar tres estratos, vegetación herbácea, ramas y suelo, los cuales pueden ser muestreados con trampas pitfall o con redes batidoras (Morris, 1990). Otros como la trampa Malaise se han utilizado ampliamente para medir diversidad y abundancia en

diferentes grupos de insectos, entre ellos los Diptera (Hughes *et al.*, 2000; Grimaldi, 2000), Hymenoptera (Shapiro y Pickering, 1999; Braud, 2003), Plecoptera (Briers *et al.*, 2003), Formicidae Kaspari y Weiser (2000) y Kaspari *et al.* (2001), Neuroptera (Holusa, 2002).

## **Capítulo III**

### **Materiales y Métodos**

#### **1. Generalidades**

Nuestro estudio está estrechamente vinculado a dos proyectos internacionales, el ICGB (Interantional Cooperative Biodiversity Project) y el ESP (Environmental Sciences Program). Ambos intentan comparar la riqueza y abundancia de insectos en diversas áreas del Istmo de Panamá. Todo esto con el apoyo de entomólogos especialistas como: John Pickering (Ichneumonidae y Braconidae), Michael Kaspari (Formicidae) y Donald Windsor (Chrysomelidae), entre otros. El manejo y análisis de los datos de Curculionoidea bajo responsabilidad del Dr. Héctor Barrios de la Universidad de Panamá corresponden a nuestro proyecto de tesis de maestría.

#### **1.1. Área de estudio**

Esta investigación se realizó en cuatro regiones boscosas de Panamá: Área Protegida de San Lorenzo (APSL), Monumento Natural Isla Barro Colorado (BCI),

Parque Natural Metropolitano (PNM) y Parque Nacional Altos de Campana (PNAC) (Fig. 1). Cada sitio de estudio incluía de dos a diez estaciones de colecta, en donde se colocaba una trampa Malaise para insectos. Las estaciones de colecta en cada sitio estaban separadas por no menos de 100 metros de distancia y diferían en sus características ecológicas como: temperatura, precipitación, humedad relativa y tipo de vegetación. El servicio de las trampas se realizó cada quince días durante dos años (1999 – 2001), a excepción de BCI, donde las visitas fueron semanales.



Figura 1. Sitios de estudio: APSL, BCI, PNM y PNAC.

## 1.2. Descripción de los sitios de estudio

### 1.2.1 Área Protegida de San Lorenzo

El Área Protegida de San Lorenzo (APSL) se ubica en los 9°17' de latitud Norte y 79°58' de longitud Oeste, a 200 km de la ciudad de Panamá, en la Provincia de Colón y a 4.4 km del Océano Atlántico. Es un Bosque Húmedo Tropical de Tierras Bajas con una antigüedad de 200 años. Su vegetación es de tipo bosque perennifolio tropical latifoliado de tierras bajas (Fig. 2), presentando una altura del dosel de aproximadamente 40 m. Este posee 9,653 hectáreas a 123 msnm y su temperatura media anual es de 25.8 ° C. Su clima es húmedo tropical de bosque siempre verde con una corta estación seca que inicia a mediados de diciembre y termina a finales abril, mientras que la estación lluviosa comprende los ocho meses restantes del año. La precipitación pluvial anual oscila entre los 2,700 y 3,500 mm de lluvia. Aproximadamente sólo 300 mm de lluvia ocurren en la época seca. Los árboles más conspicuos en este bosque son: *Tapirira guianensis*, *Cordia bicolor*, *Pourouma bicolor*, *Calophyllum longifolium* y *Brosimum guianense*. APSL contenía dos estaciones de colecta, una localizada cerca de una parcela de 2 ha de estudio botánico y la otra situada cerca de la grúa en una parcela botánica de 4 ha.



Figura 2. Área de APSL donde se encontraban las trampas Malaise.

### 1.2.2 Isla de Barro Colorado

El Monumento Natural Isla Barro Colorado (BCI) se ubica en los 9°09' de latitud Norte y 79°51' de longitud Oeste, a 60 km de la ciudad de Panamá. BCI es una colina de 1,564 hectáreas de superficie y 48 km de riberas que se originó por inundación en 1914. Está rodeada por el Lago Gatún a 137 msnm y su temperatura promedio anual es de 27 °C. Su clima es húmedo tropical de tierras bajas con una marcada estacionalidad. Su vegetación es un bosque semicaducifolio tropical de tierras bajas. La estación seca inicia a mediados de diciembre y termina a finales de marzo, mientras que la estación lluviosa comprende los nueve meses restantes del año. La precipitación media anual es de 2,600 mm de lluvia (Leigh, 1999). BCI fue declarada refugio de vida silvestre en el año 1923

por la Convención del Hemisferio Occidental para la Protección de la Naturaleza y Preservación de la Vida Silvestre, desde entonces se ha convertido en una de las áreas tropicales más investigadas a nivel mundial, cuya custodia y administración está a cargo del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales desde 1946. La reserva posee parches de bosque secundario en recuperación, pero gran parte de su área está cubierta por bosque primario con muy poca perturbación. El dosel en BCI es de aproximadamente 38 metros de altura, y algunas de las especies de árboles dominantes son: *Anacardium excelsum* (espavé), *Terminalia amazonia* (amarillo) y *Cavanillesia platanifolia* (cuipo).

BCI contenía diez estaciones de colecta, distribuidas en los bordes de una parcela de 50 ha utilizada para una investigación de sucesión botánica llevada a cabo por el Center for Tropical Forest Science.

### **1.2.3 Parque Natural Metropolitano**

El Parque Natural Metropolitano (PNM) se ubica en los 8°59' de latitud Norte y 79°33' de longitud Oeste, en la ciudad de Panamá. Este posee 270 hectáreas de terreno y se encuentra a 30 msnm. El dosel del PNM es de 35 m de altura aproximada, con algunos árboles emergentes que alcanzan los 40 metros. La temperatura media anual es de 26.3 °C y su clima es tropical seco con una marcada estación seca durante los primeros cinco meses del año y una estación lluviosa de junio hasta mediados de diciembre. La precipitación media anual es de 1,850 mm de lluvia. En promedio, sólo 140 mm de lluvia ocurre en la estación seca. La humedad relativa, radiación solar, velocidad y dirección del viento muestran fuertes diferencias estacionales, mientras que la temperatura casi no

varía. El PNM fue declarado Parque Nacional en 1995, por la ley N ° 8 del 5 de junio de 1985, constituyéndose el único Parque Natural adyacente a una capital en Latinoamérica (Fig. 3). El PNM ha revertido de pastizales a Bosque Deciduo Seco de Tierras Bajas, su vegetación es la de un bosque semicaducifolio tropical de tierras bajas bastante intervenido. *Castilla elastica*, *Cecropia obtusifolia*, *Ceiba pentandra*, *Chrysophyllum cainito*, *Dioclea guianensis*, *Ficus insípida* son algunas de las especies de árboles más representativas en el parque. El PNM contenía dos estaciones de colecta en los alrededores de la grúa del Smithsonian.



Fig. 3. Vista del Parque Natural Metropolitano desde la grúa.

#### 1.2.4 Parque Nacional Altos de Campana

El Parque Nacional Altos de Campana (PNAC) está ubicado en los 8°39' de latitud Norte y 79°49' de longitud Oeste, a 50 km de la ciudad capital. El promedio anual de precipitación es de 2700 mm y su temperatura media anual es de 22° C. Su zona de vida según Holdridge (1971) es de Bosque Húmedo Tropical Premontano y Montano, con una vegetación de bosque perennifolio ombrófilo tropical latifoliado submontano (Fig. 4). El se ubica entre los 600 y 1000 msnm, estando el sitio de nuestro muestreo a 800 msnm. Está inmerso en un remanente de bosque nuboso (Correa, 1998), donde sus árboles sólo logran un dosel de 20 m. El Parque Nacional Altos de Campana fue el primer Parque Nacional, creado el 28 de junio de 1966 por la ley 153. Tiene una superficie de 4,817 hectáreas, de las cuales 689 están ocupadas y 300 tienen fines agrícolas (Galdames, 1994). A pesar de la intensa intervención humana existen 26 especies de plantas endémicas. El alto grado de endemismo florístico se debe al aislamiento climático de las secciones más altas de Campana, creando una típica isla biogeográfica donde predominan musgos, bromelias y epifitas. Entre las especies de árboles endémicas y raras se encuentran: *Chione campanensis*, *Unonopsis panamensis*, *Guzmania filiorum* y *Zeugites panamensis*.



Fig. 4. Parque Nacional Altos de Campana.

Geológicamente el área pertenece a la formación de Tucué, del período Terciario y contiene rocas ígneas de formaciones volcánicas tales como lavas andesíticas y basálticas, al igual que tobas. En el PNAC se colocaron 4 estaciones de colecta distribuidas a no menos de 100 m de distancia cada una.

## 2. Muestreo

El método empleado para la colecta de insectos fue la trampa Malaise. Esta trampa consiste de una estructura en forma de tienda de campaña, con paredes de malla negra y el techo blanco (Fig. 5). La red es de poliéster reforzado y la apertura de su

tramado es de aproximadamente 40 micrones. El principio de esta trampa es interceptar insectos voladores que al chocar con sus paredes vuelan hacia arriba, siendo forzados a entrar por el orificio de un recipiente plástico el cual contiene alcohol como preservante.



Fig. 5. Trampa Malaise colocada en APSL.

En total se utilizaron 18 trampas, distribuidas 2 en APSL, 10 en BCI, 2 en el PNM y 4 en PNAC. Cada trampa era colocada con la cabeza colectora en dirección sur, misma que se encontraba a un metro de altura del suelo y sujeta por estacas de plástico o madera, evitando que las paredes se doblaran (Fig. 6). Estas permanecían en las estaciones de colecta y sólo eran revisadas cada quince días para cambiar el recipiente que contenía alcohol y retirar los insectos. A diferencia del resto, las trampas de BCI fueron revisadas semanalmente.



Fig. 6. Trampa Malaise con frasco lleno.

Nuestro estudio comprende material colectado entre enero de 1999 hasta marzo del 2001. Sin embargo, los muestreos en APSL, PNM y PNAC se iniciaron en marzo de 1999. Se realizaron 47 salidas al campo para APSL, PNM y PNAC y 103 visitas a BCI. De esta manera, fueron 24 meses de trabajo en BCI y 22 en los otros sitios, además de 1406 trampas que equivalen a igual número de muestras durante dos años de trabajo.

### 3. Manejo del material entomológico

Los insectos fueron retirados de las trampas y trasladados al laboratorio del Instituto Smithsonian. Allí, las muestras eran procesadas, separando los individuos de Curculionoidea en “Whirl Packs” con alcohol al 95% y colocadas a - 4 ° C en un congelador para su posterior identificación. El material correspondiente a los primeros nueve meses de trabajo fue puesto en alfileres entomológicos e identificados a nivel de subfamilia, en ocasiones hasta género o especie cuando se pudo (colección de referencia), usando para esto las claves de Kissinger (1964) y Arnett *et al.* (2001). Luego se prosiguió a colocar un código a cada morfoespecie y se armó una base de datos en Excel para cada muestra con el siguiente formato:

Lugar	Trampa	Fecha	Logid	Familia	Subfamilia	Tribu	Subtribu	Género	Especie	Morfoespecie	Individuos
-------	--------	-------	-------	---------	------------	-------	----------	--------	---------	--------------	------------

Esta colección generó una lista de morfoespecies que sirvió para la identificación del resto del material entomológico en alcohol. Cada vez que se encontraba una nueva morfoespecie, ésta era montada y etiquetada con un nuevo código. Finalmente, pudimos identificar algunas especies al compararlas con las colecciones de STRI, mismas que fueron corroboradas por el Dr. Henry Stockwell del Shiele Museum, Gastonia, North Carolina.

#### **4. Análisis de datos**

Para poder lograr nuestros objetivos, se realizó una estandarización de las muestras para tener el mismo número de trampas por sitio e igual cantidad de muestreos. De esta manera, en los sitios con más de dos trampas se escogieron aleatoriamente, dos, y en el caso de BCI se sumaron los datos de dos semanas, para tener el mismo tiempo de muestreo y que fueran comparables los sitios. Las muestras obtenidas de un lapso de dos años (1999-2001) no eran consecutivas para los cuatro sitios, por lo que se tomaron sólo las 60 semanas que presentaban muestreos con dos trampas, para poder analizar nuestros datos. Por lo tanto, las muestras analizadas comprenden el período de marzo de 1999 a mayo de 2000.

##### **4.1. Medidas de diversidad**

Para determinar la diversidad de Curculionoidea se utilizaron los índices de diversidad alfa o diversidad local. Entre los índices que utilizamos se encuentran: el Alpha de Fisher (Fisher *et al.*, 1943) que predice el comportamiento estadístico de las especies raras en función del área que las contiene. Además, éste predice cuántas especies representadas por un solo individuo, dos individuos, tres individuos, etc habrá en la colecta. El modelo de Fisher también permite predecir cuántas especies con menos de un individuo existen en el área. La relevancia del modelo radica en que es capaz de inferir la cantidad de especies en una muestra en función de la cantidad de individuos que tiene cada especie en dicha muestra. Este índice se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$(1) \quad S = \alpha \log_e [1 + (N/\alpha)],$$

donde  $S$  es el número total de especies registradas en la muestra,  $N$  es el número de individuos en la muestra y  $\alpha$  es el índice de diversidad.

También se utilizó el estimador de cobertura basada en la abundancia (ACE), propuesto por Lee y Chao (1994) el cual se basa en especies encontradas con 10 o menos individuos, estimando la proporción de todos los individuos en las especies raras que no son singletons. Para calcular este índice se debe obtener primero:

$$C_{ace} = 1 - \frac{F_1}{N_{rare}}, \quad N_{rare} = \sum_{i=1}^{10} iF_i \quad \text{y} \quad \gamma_{ace}^2 = \max \left[ \frac{S_{rare} \sum_{i=1}^{10} i(i-1)F_i}{C_{ace} (N_{rare})(N_{rare}-1)} - 1, 0 \right]$$

siendo la fórmula del ACE:

$$(2) \quad S_{ace} = S_{abund} + \frac{S_{rare}}{C_{ace}} + \frac{F_1}{C_{ace}} \gamma_{ace}^2$$

donde  $F_1$  la frecuencia de singletons.

El índice de Jacknife de primer orden también se utilizó ya que es un medidor de riqueza no paramétrico que se basa en el número de las especies que ocurren solamente en una muestra reduciendo el sesgo de los valores estimados. Para calcular este índice se utiliza la fórmula:

$$(3) \quad \text{Jack } 1 = S + L \left( \frac{m-1}{m} \right)$$

donde  $m$  es el número de muestras,  $L$  las especies que ocurren sólo en una muestra y  $S$  el número de especies.

El índice Chao1 fue empleado ya que es un modelo de estructura de la comunidad no paramétrico, basado en el número de especies raras, tanto singletons como doubletons, en la muestra. La ecuación para lograr éste índice es:

$$(4) \quad \text{Chao } 1 = S + \frac{a^2}{2b},$$

donde  $S$  es el número de especies,  $a$  número de especies representadas por un solo individuo y  $b$  especies con dos individuos.

Igualmente se utilizaron los índices de Shannon y de Simpson, donde el índice de Simpson sobrevalora las especies más abundantes en detrimento de la riqueza total de especies. A medida que incrementa el índice, la diversidad decrece. Por ello el índice de Simpson se presenta habitualmente como

$$(5) \quad \frac{1}{\alpha} = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

siendo  $p_i = n_i / N$ , donde  $n_i$  es el número de individuos de la especie 'i' y  $N$  es la abundancia total de las especies. En otras palabras,  $p_i$  es la abundancia proporcional de la especie 'i'.

El índice de Shannon-Wiener asume que todas las especies estén representadas en la muestra siendo muy susceptible a la abundancia. Se determina por la fórmula:

$$(6) \quad H' = - \sum p_i \ln p_i$$

donde  $p_i$  es la proporción de individuos de la especie i, es decir,  $p = n_i/N$ .

#### 4.2. Medidas de comparación

Analizamos la diversidad beta para poder determinar el grado de similitud en el gradiente de sitios a lo largo del istmo panameño. Los índices empleados fueron Jaccard y Sorensen (Abundancia). La similitud biótica de los sitios puede ser cuantificada por medio del coeficiente de Jaccard, determinado por la ecuación:

$$(7) \quad S = \frac{c}{a + b - c},$$

donde  $a$  es el número de especies presentes en el sitio A,  $b$  especies presentes en el sitio B y  $c$  el número de especies presentes en ambos sitios.

El coeficiente de similitud de Sørensen ( $S\phi$ ) trata de pesar las especies compartidas por su abundancia relativa, y está dado por:

$$(8) \quad S\phi = \frac{2a}{(b + c)},$$

donde  $b$  y  $c$  son la abundancia de especies en cada sitio examinado, y  $a$  es la abundancia más baja entre los dos sitios.

Los índices de diversidad alfa y beta fueron calculados utilizando los programas Estimates 6.0 (Colwell, 1997) y BiodiversityPro (McAleece, 1997).

### **4.3. Análisis Multivariados**

La relación entre las especies y los sitios de estudio se determinó sometiendo los datos a un Análisis de Correspondencia Simple. Este análisis se realizó en diferentes modalidades para entender así todas las relaciones posibles. Se analizaron los sitios estudiados con respecto al total de individuos por subfamilia, hábito alimenticio, morfoespecies por subfamilia, morfoespecies abundantes (con más de 10 individuos presentes en el muestreo).

Para determinar cuál fue la variable de mayor impacto en el gradiente de diversidad de los sitios estudiados se realizó un análisis de Componente Principal. En éste se utilizaron el número de individuos total, la riqueza total, total de individuos por subfamilia, morfoespecies abundantes y el índice de Alpha de Fisher, relacionándolos con

los siete factores propuestos: temperatura, humedad, precipitación, altura del dosel, altitud (msnm), perturbación y tipo de vegetación (bosque perennifolio tropical latifoliado de tierras bajas, bosque semicaducifolio tropical de tierras bajas, bosque perennifolio ombrófilo tropical latifoliado submontano y bosque semicaducifolio tropical de tierras bajas bastante intervenido).

También se utilizó el análisis de correspondencia canónica en el cual se analizaron las morfoespecies abundantes y la abundancia por subfamilia en relación a los siete factores físicos de los sitios estudiados. El análisis de correspondencia canónica intenta relacionar las especies con el ambiente, creando un diagrama en el cual los ejes simulan una combinación de los factores ambientales y los puntos las especies. Así, la distancia que separa los puntos corresponde a una posible disimilitud entre ellos (Ter Braak, 1994).

La diferencia entre el análisis de componente principal y el análisis de correspondencia canónica es que el primero no estandariza la abundancia de las especies. Esta estandarización evita el indeseado efecto de que las especies dominantes se alejen del centro de la gráfica sólo por su gran abundancia y asociada varianza (Hill, 1973). El análisis canónico, también permite eliminar las variables ambientales que no aportan significancia a los resultados, evitando así que se debiliten los ejes con estos factores. El análisis de correspondencia canónica permite también probar estadísticamente si las especies se encuentran relacionadas a los factores ambientales mediante la permutación de Monte Carlo (Ter Braak, 1996).

Para los análisis de correspondencia y de componente principal se utilizó XLSTAT Pro (Addinsoft, 2004), y para el análisis de correspondencia canónica se utilizó CANOCO 3.1 (Scientia Software, 1998).

## Capítulo IV

### Resultados

Se identificaron 4,713 individuos a nivel de morfoespecie y especie, (Apéndice I). Las muestras utilizadas para el análisis estadístico correspondientes al período 1999 – 2000 representaron un 48 % de los individuos identificados. De éstos, 50 individuos fueron colectados en APSL, 865 en BCI, 994 en PNAC y 348 en PNM (Cuadro 1). Ellos comprenden nueve familias distribuidas en 14 subfamilias, 73 géneros, 74 especies y 380 morfoespecies en los cuatro sitios de estudio, durante 30 muestreos y 92,160 horas de trampeo. Sólo tres morfoespecies fueron colectadas en los cuatro sitios: *Rhinostomus barbirostris*, *Zygops maculipes* y *Apion*1. Por otro lado, 17 morfoespecies se colectaron en tres sitios, cuatro de las cuales fueron identificadas a nivel de especie. Otras 73 morfoespecies se colectaron en dos sitios, siendo 20 de éstas identificadas a especie y 357 estaban en un solo sitio (ver Apéndice I). Del total de las morfoespecies identificadas en este trabajo, 244 (54%) estuvieron representadas por un solo individuo (singletons), 79 (17.5%) estaban representadas por dos individuos (doubletons) y 27 (6 %) eran especies abundantes, es decir con más de diez individuos cada una (Cuadro 1).

Cuadro 1. Resumen de la distribución de individuos, especies, singletons, doubletons y abundantes en los sitios de estudio.

Sitios	No. Indiv.	No. Especies	Singletons	Doubletons	Abundantes
BCI	865	194	113 (58%)	36 (18%)	20
PNAC	994	207	122 (58%)	28 (13.5%)	20
PNM	348	138	92 (66%)	29 (21%)	12
APSL	50	29	22 (76%)	4 (13.7%)	8
<b>TOTAL</b>	<b>2257</b>	<b>450</b>	<b>54%</b>	<b>17.5%</b>	<b>6%</b>

### 1. Diversidad de Curculionoidea en los sitios de estudio

El sitio más diverso, según el índice de Shannon, fue PNAC, seguido por BCI, PNM y APSL. En relación al índice Alpha de Fisher el sitio con mayor diversidad fue PNM, mientras que APSL fue el de menor diversidad. Por otra parte, el sitio con menor dominancia, según el índice de Simpson fue PNM, mientras que PNAC mostró la mayor dominancia. En base a los índices ACE, Chao1 y Jackknife1, el sitio más diverso fue APSL, mientras que BCI fue el menos diverso (Cuadro 2).

Cuadro 2. Índices de diversidad calculados por BiodiversityPro (McAleece, 1997).

Índices de diversidad	Sitios de estudio			
	BCI	PNAC	PNM	APSL
Shannon H' log 10	2.29	<b>2.318</b>	2.134	1.462
Alpha de Fisher	98.689	96.158	<b>138.731</b>	41.415
Simpson (D)	0.029	<b>0.046</b>	0.009	0.022
ACE	375.76	477.78	543.73	<b>556.61</b>
Jackknife 1	155.2	311.7	512.2	<b>717.75</b>
Chao 1	378.32	611.35	841.35	<b>1080.08</b>

## 2. Comparación de la diversidad de Curculionoidea entre sitios

Según el índice de Jaccard, los sitios con mayor similitud fueron BCI - PNAC, seguidos por BCI - PNM y PNM – PNAC en el mismo orden. Mientras que APSL - PNAC fueron los sitios más disímiles (Cuadro 3). Por otra parte, según el índice de Sorenson, PNM - BCI y PNAC – BCI fueron los sitios con mayor similitud. Mientras que los más disímiles fueron PNAC – APSL y PNM – APSL, respectivamente (Cuadro 4).

El conjunto formado por BCI - PNAC compartió el mayor número de especies, con 45 en total. Mientras que los sitios con menor número de especies en común fueron PNM - APSL (Figura 7).

Cuadro 3. Valores para el índice de cualitativo Jaccard en los sitios de estudio.

Índice de similitud	SITIOS DE ESTUDIO			
	BCI	PNAC	PNM	APSL
Jaccard				
BCI	X			
PNAC	0.9	X		
PNM	0.573	0.525	X	
APSL	0.109	0.09	0.25	X

Cuadro 4. Valores para el índice cuantitativo de Sorenson en los sitios de estudio.

Índice de similitud	SITIOS DE ESTUDIO			
	BCI	PNAC	PNM	APSL
Sorenson Abd				
BCI	X			
PNAC	0.126	X		
PNM	0.136	0.064	X	
APSL	0.08	0.053	0.056	X

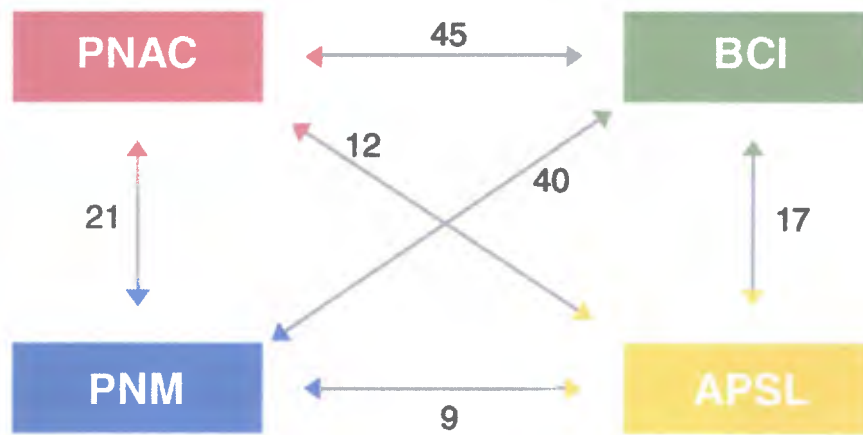


Figura 7. Número de especies compartidas entre los sitios estudiados.

### 3. Relación especie – sitio

El análisis de correspondencia simple entre el número de individuos por subfamilia y los sitios de estudio señala que las subfamilias más abundantes en BCI son las menos representativas en PNAC y viceversa (Figura 8). De ellas, la subfamilia Anthribinae estuvo más asociada a BCI. Mientras que Cossoninae, Entiminae, Apioninae y Rhynchophorinae lo estaban más con PNAC. La subfamilia Conoderinae fue una de las más abundantes durante el muestreo, encontrándose en todos los sitios, pero mostrando una ligera inclinación por BCI. Por otro lado, la subfamilia Orthognathinae estuvo muy asociada a BCI. Sin embargo, esta subfamilia se encontró pobremente relacionada con APSL y PNAC, mostrando escasa o ninguna relación con PNM.

La subfamilia Curculioninae estuvo bien representada en todos los sitios, pero con cierta inclinación hacia APSL, donde presentó mayor cantidad de individuos. La subfamilia Attelabinae se encontró más relacionada a PNM.

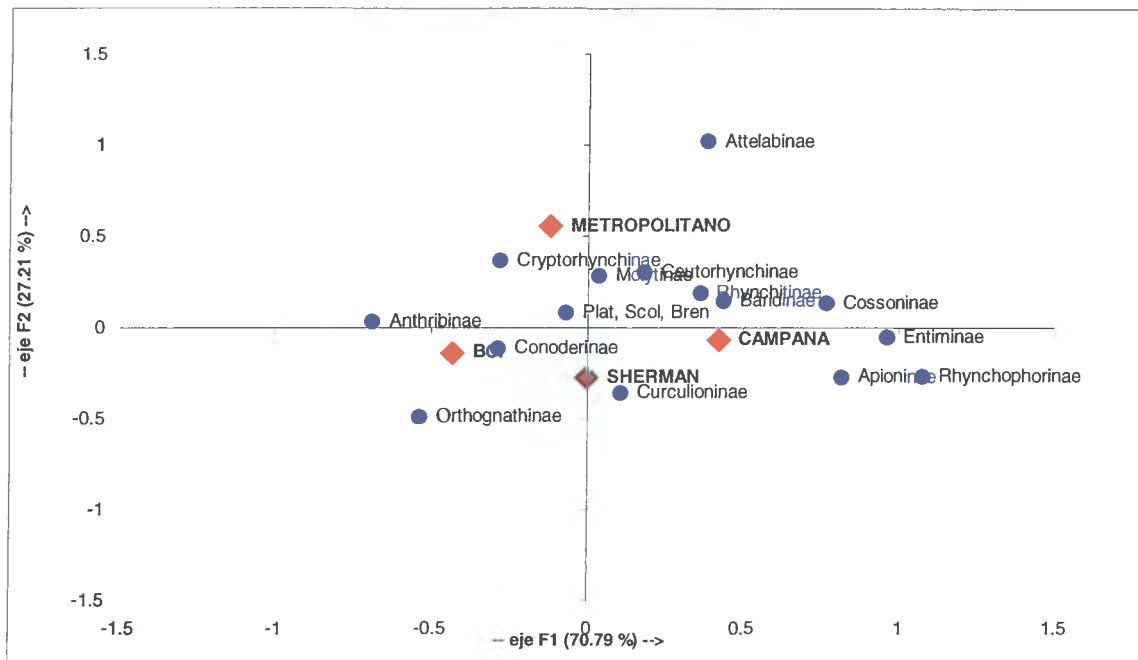


Figura 8. Correspondencia de subfamilias con sitios de estudio (ejes F1 y F2 98.00 %).

El análisis de correspondencia simple entre los hábitos alimenticios de las subfamilias y los sitios de estudio, indicó que al igual que en el análisis de subfamilias y sitios, los hábitos encontrados en BCI son los menos representados en PNAC y viceversa (Figura 9). Siendo los grupos que se alimentan de madera y hongos los más asociados a BCI. Por el contrario, las especies más asociadas con PNAC son minadores de tallos y se

alimentan externamente de raíces. Sin embargo, otras que se alimentan de flores poseen una relación más exclusiva con el último sitio.

Los hábitos alimenticios de las subfamilias encontrados en APSL estuvieron también representados en el resto de los sitios. Siendo los minadores de tallos y raíces, y los que se alimentan de estructuras reproductivas, aquellos más relacionados con este sitio. De este análisis es importante destacar que los minadores de madera y tallos estuvieron fuertemente asociados con PNAC. De igual forma, estuvieron los minadores de tallos herbáceos y semillas, con BCI (Cuadro 5). (Ver Apéndice II para gráficas)

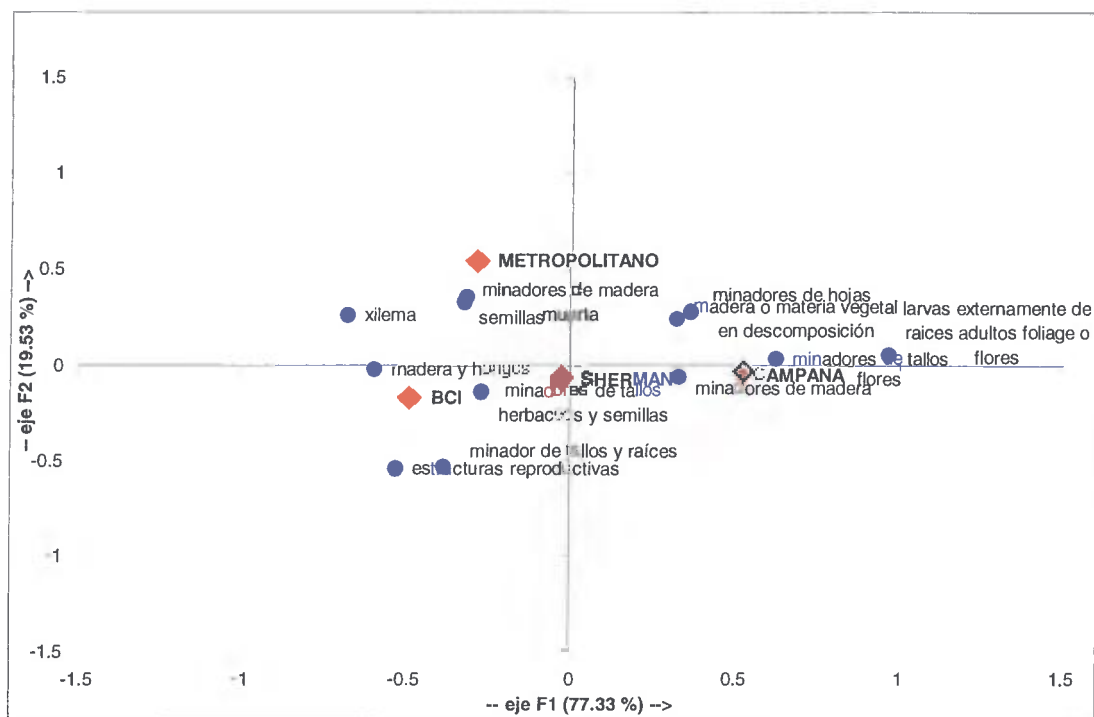


Figura 9. Correspondencia de sitios con hábitos alimenticios (ejes F1 y F2 96.86 %)

Cuadro 5. Total de individuos por hábito alimenticio en cada sitio de estudio.

<b>Hábitos de alimentación</b>	<b>SITIOS DE ESTUDIO</b>			
	<b>APSL</b>	<b>BCI</b>	<b>PNM</b>	<b>PNAC</b>
minadores de madera muerta	2	83	58	52
minadores de tallos herbáceos y semillas	12	201	50	121
estructuras reproductivas	0	46	1	14
Flores	2	24	12	90
larvas externamente de raíces adultos follaje o flores	0	0	2	22
madera o materia vegetal en descomposición	3	17	19	53
madera y hongos	3	43	14	10
minador de tallos y raíces	5	111	1	47
minadores de hojas	0	4	5	14
minadores de madera	1	104	38	227
minadores de tallos	15	49	43	297
Semillas	0	37	27	24
Xilema	7	146	78	23

El análisis de correspondencia simple realizado para comparar las morfoespecies más abundantes y los sitios, señala que la gran mayoría de éstas se distribuyen igualmente en los cuatro sitios (Figura 10). Sólo Baridinae2 (*Centrinaspis penicellus*) y Lechriops17 (Conoderinae) muestran una mayor asociación con PNM. Por otro lado, Anthonomus8 se encontró exclusivamente en BCI. Mientras que *Drepanambates leucopleura*, *Peridinetus sp.* y *Philenis sp.* fueron colectadas solamente en PNAC (Cuadro 6).

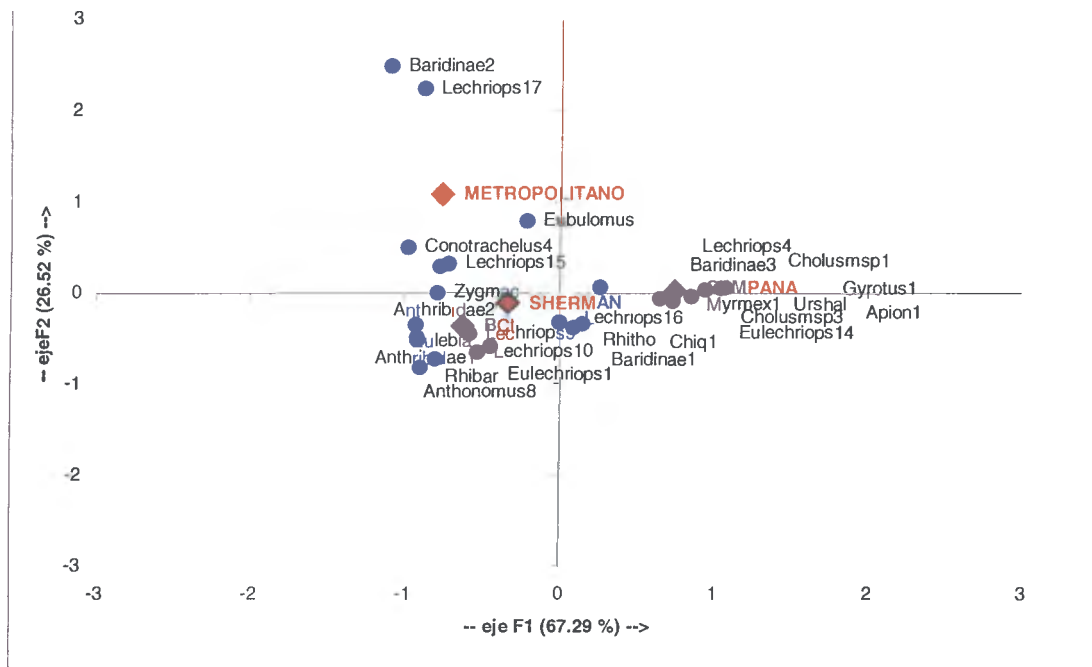


Figura 10. Correspondencia de morfoespecies abundantes con sitios de estudio (ejes F1 y F2 93.81%).

El análisis de correspondencia realizado entre las morfoespecies de cada subfamilia y los sitios (Ver Apéndice III), evidenció una gran dependencia entre algunas especies de la Subfamilia *Curculioninae* por el PNM (Figura 11). Por otro lado, las morfoespecies encontradas en APSL y PNAC estaban relacionadas entre sí. Sin embargo, las encontradas en BCI fueron exclusivas de ese sitio. Es importante destacar que la Subfamilia *Cryptorhynchinae* resultó ser la más diversa en este estudio, mostrando sus especies una distribución homogénea entre los sitios BCI, PNAC y PNM. De ellas, sólo las morfoespecies Crbk y Crblnt se encontraron mas relacionadas a APSL (Figura 12).

Cuadro 6. Morfoespecies abundantes en los cuatro sitios de estudio.

<b>Familia</b>	<b>Morfoespecies</b>	<b>BCI</b>	<b>PNAC</b>	<b>PNM</b>	<b>APSL</b>
<b>Anthribidae</b>	<i>Phaeniton curvipes</i>	10	0	1	0
	<i>Gymnognathus femoralis</i>	12	0	2	0
<b>Apionidae</b>	Apion1	6	135	1	3
<b>Curculionidae</b>					
Baridinae	Cholusmsp1	0	15	0	0
	<i>Geraeus bipustulatus</i>	6	6	0	0
	<i>Centrinaspis penicellus</i>	0	0	11	0
	<i>Geraeus lincelus</i>	2	16	0	0
	<i>Drepanambates leucopleura</i>	0	25	0	0
	<i>Peridinetus n. sp.</i>	0	12	0	0
Conoderinae	Chiql	10	10	0	0
	Lechriops10	13	3	0	0
	Lechriops15	9	2	5	0
	Eulebla	9	0	1	0
	Eulechriops1	10	3	0	1
	Eulechriops14	5	24	0	0
	Lechriops16	18	16	1	0
	Lechriops17	0	1	9	0
	<i>Philenis sp.</i>	0	18	0	0
	Lechriops9	23	5	2	0
	<i>Zygops maculipes</i>	14	1	5	7
Cryptorhynchinae	Eubulomus	3	5	5	0
Curculioninae	Anthonomus8	36	0	0	0
	Myrmex1	1	9	0	2
	<i>Pedetinus halticoides</i>	0	51	0	2
Molytinae	<i>Aeatus costulatus</i>	9	0	6	0
<b>Dryophthoridae</b>	<i>Rhinostomus thomsoni</i>	29	34	0	3
	<i>Rhinostomus barbirostris</i>	82	4	1	1



#### 4. Factores que influyen la diversidad de Curculionidea

En el análisis de componente principal para los valores de abundancia, número de individuos por subfamilia, riqueza de morfoespecies y diversidad Alpha de Fisher en relación a los factores ambientales (Cuadro 7) produjo el mismo patrón (Apéndice IV). Los sitios PNM y APSL fueron más influenciados por la precipitación, perturbación y humedad ambiental. Por otra parte, la temperatura resultó ser el factor más determinante en la diversidad de BCI. Mientras que la altitud fue el factor de mayor impacto en la diversidad de morfoespecies en PNAC, este factor se encontró inverso a la altura del dosel (Figura 12).

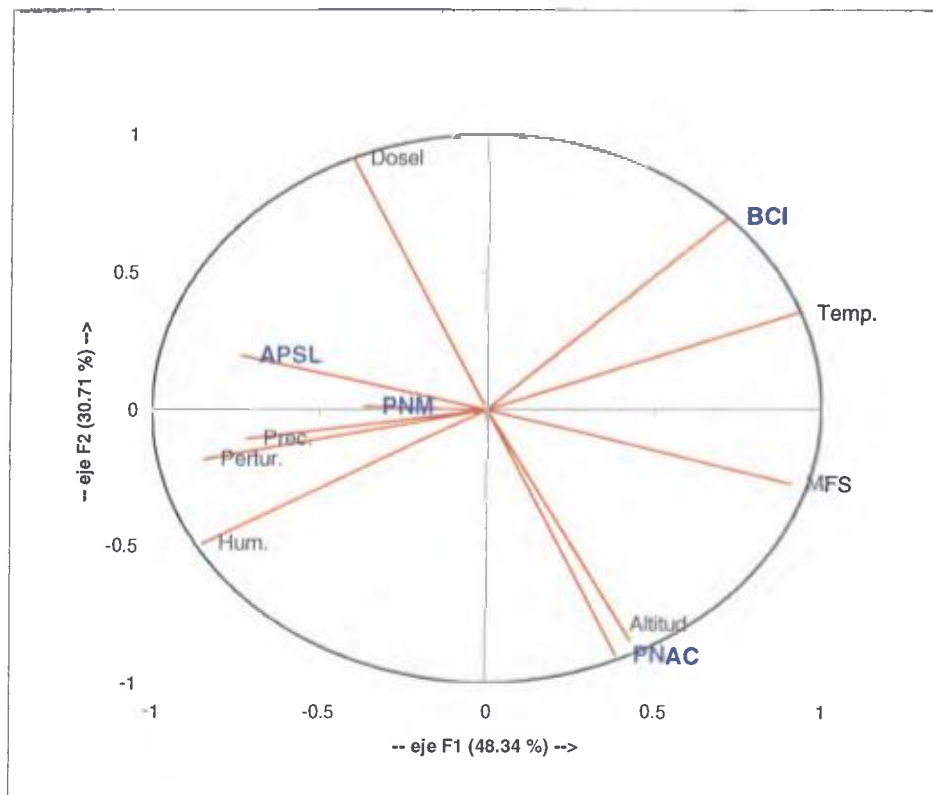


Figura 13. Análisis de componente principal utilizando la riqueza de morfoespecies y las variables ambientales (ejes F1 y F2: 79.04 %)

Cuadro 7. Valores utilizados para relacionar los factores ambientales en cada sitio.

Sitios	FACTORES AMBIENTALES						
	Precipitación Acumulada (Mar 99-May00)	Porcentaje de Humedad	Temperatura Promedio (°C)	Tipo de bosque	Altura del Dosel (m)	Altitud (msnm)	Grado de Perturbación
BCI	3964	80.1	30.1	ST	38	137	1
PNAC	5191	89.96	27.2	SM	20	800	2
PNM	4349	93.8	25.6	BI	35	30	4
APSL	7729.7	93	25.13	PT	40	123	3

ST = bosque semicaducifolio tropical de tierras bajas, PT = bosque perennifolio tropical latifoliado de tierras bajas, BI = bosque semicaducifolio tropical de tierras bajas bastante intervenido y SM = bosque perennifolio ombrófilo tropical latifoliado submontano

En el análisis de correspondencia canónica entre las morfoespecies abundantes y los factores ambientales estudiados, las variables con mayor significancia (53.2%) fueron en conjunto la altitud del sitio, el dosel, el tipo de vegetación y la humedad ambiental (Figura 14). El eje X representado por la combinación de variables con mayor influencia en el análisis (el tipo de vegetación SM, dosel y altitud) mostró que las morfoespecies *Myrmex1*, *Urshal* y *Gyrotus1* se presentaron a mayores altitudes en contraste con *Anthribinae1* y *Anthribinae2* que se encontraban en sitios de menor altitud.

Por otro lado, el eje Y representaba la combinación de las variables restantes (temperatura, precipitación, tipos de vegetación y perturbación) en el análisis. Aquí, las morfoespecies *Baridinae2* y *Lechriops17* fueron más influenciadas por el tipo de vegetación BI.

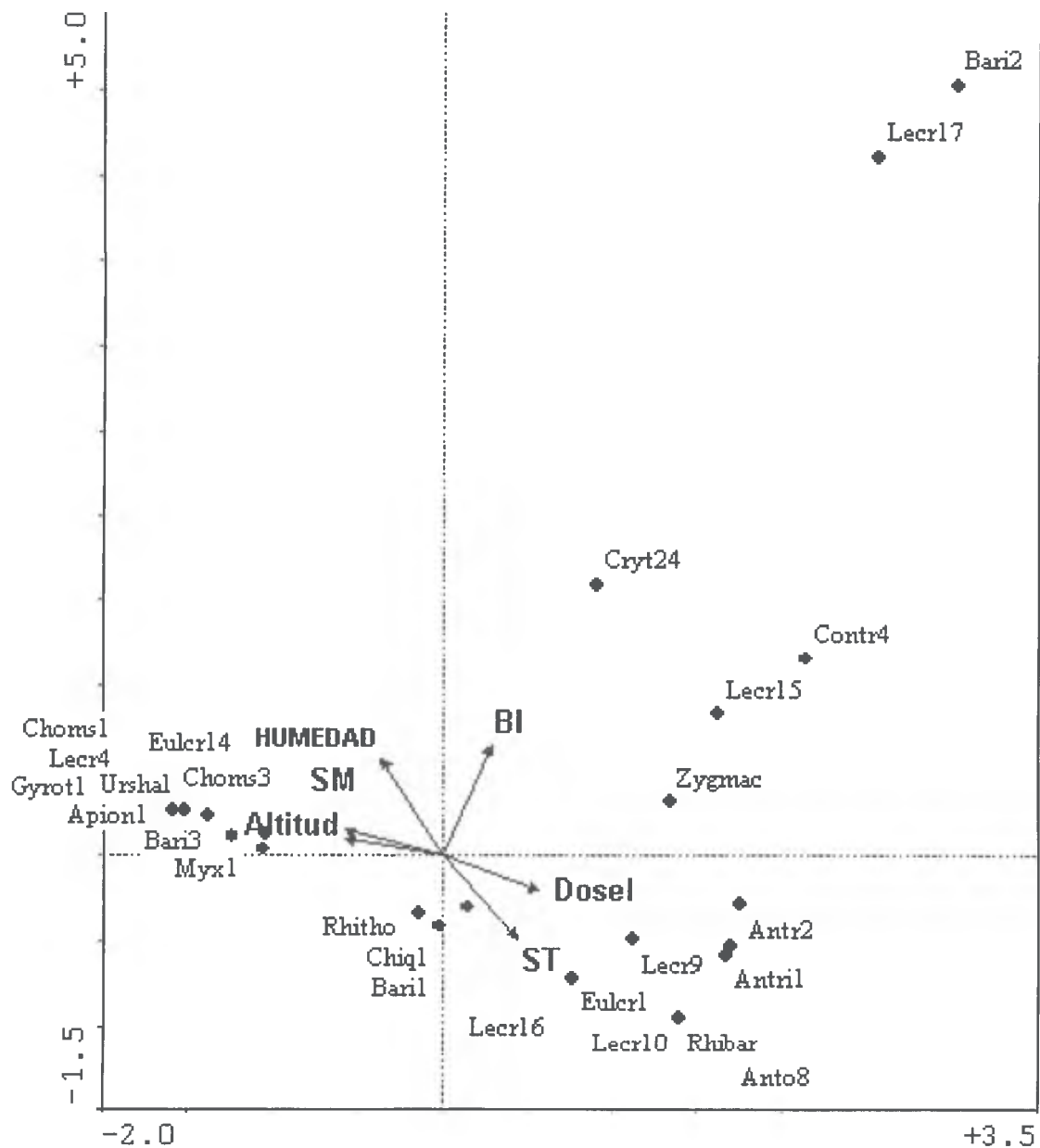


Figura 14. Análisis de correspondencia canónica entre variables ambientales y morfoespecies abundantes.

En el análisis de correspondencia canónica entre los individuos por subfamilia y los factores ambientales estudiados, las variables con mayor significancia (62.7 %) fueron en conjunto la altitud del sitio, el dosel, el tipo de vegetación (SM), temperatura y la humedad ambiental (Figura 15). En este análisis lo más importante fue la separación de

las subfamilias Orthognathinae, Conoderinae, Cryptorhynchinae y Anthribinae del resto en base a la temperatura alta mostrada. Una vez más, se pudo observar la relación inversa entre el dosel del bosque y la altitud del sitio.

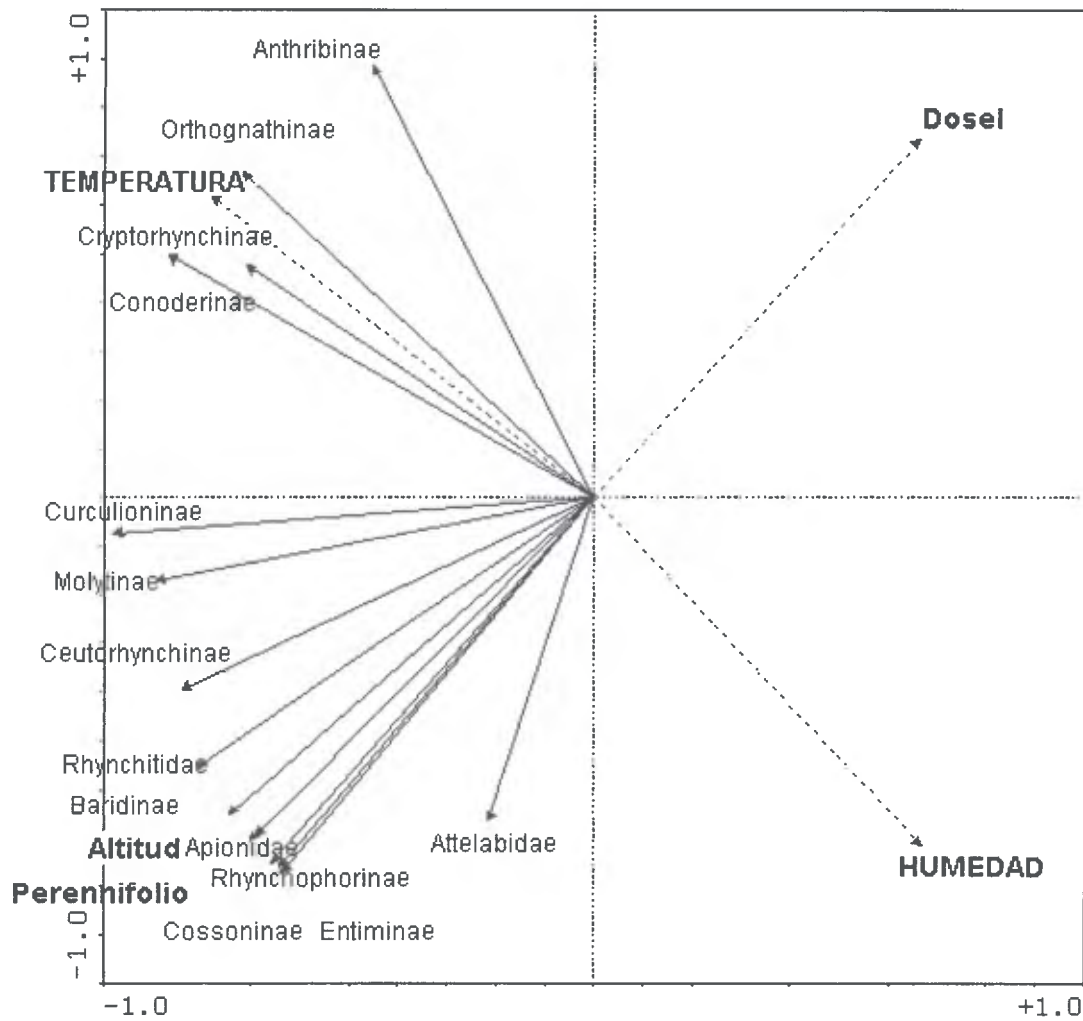


Figura 15. Análisis de correspondencia canónica entre las subfamilias y los factores ambientales.

## Capítulo V

### Discusión

El gradiente de especies de insectos no sólo se da latitudinalmente, sino que dentro de una misma latitud puede ocurrir un cline de diversidad que está influenciado por un conjunto de factores que alteran el microclima de los insectos (Basset *et al*, 2003). En este estudio no realizamos inferencias sobre la estacionalidad en la diversidad de especies de curculiónidos, enfocándonos principalmente en explicar la mayor diversidad de PNAC respecto al resto de los sitios, la relación entre sitios y las morfoespecies y los factores de mayor impacto en la diversidad de Curculionoidea.

Tanto la diversidad como la abundancia encontradas en los cuatro sitios de nuestro estudio fueron muy diferentes; sin embargo, estas diferencias no son mayores a aquellas que muestran otros estudios relacionados. Algunos autores entre ellos, Bartlett *et al.* (1999) señalan que las comparaciones entre taxa en diversos sitios son frecuentemente sesgadas, debido a que cada sitio posee condiciones diferentes de clima, tipo de hábitat, disponibilidad de recurso y otros factores ambientales, siendo al mismo tiempo geográficamente distantes como para ser equiparables.

Igualmente la riqueza (620 morfoespecies en total) y la cantidad de individuos por morfoespecie (4,713 en dos años de muestreo) obtenidas en nuestro estudio es inferior en comparación a otros trabajos realizados. Por ejemplo, Wolda *et al.* (1998) realizaron trabajos de diversidad de Curculionidae con trampas de luz en Panamá, encontrando 2,030 especies y 113,702 individuos en siete sitios, durante tres años de estudio. Además las trampas utilizadas en este trabajo suponen una mayor cantidad de individuos atraídos por la luz. Esto es evidente en sus resultados ya que 57 % eran individuos de la subfamilia Cryptorhynchinae y Molytinae, mismos que son fuertemente atraídos por la luz. La trampa Malaise es un método de colecta pasivo y supone una menor riqueza y abundancia de individuos disminuyendo el sesgo al ofrecer igual oportunidad de captura para todos los grupos. El esfuerzo de muestreo en esta investigación fue mayor en comparación al nuestro, al estudiar una mayor cantidad de sitios en un mayor lapso de tiempo. Erwin (1983) señala que un alto porcentaje de especies están confinadas a un tipo de bosque, por lo que al trabajar en un mayor número de sitios, se va a encontrar mayor riqueza de especies. Según Janzen (1988) se toma entre cinco y diez años poder caracterizar la entomofauna asociada a diferentes especies de árboles en los bosques tropicales.

Por otro lado, Odegaard (1999) reportó 399 especies de Coleoptera y 15,969 individuos en el PNM durante 11 meses de trabajo. Nosotros encontramos durante dos años de trabajo en el PNM 150 morfoespecies con 434 individuos en total. Cabe señalar que los trabajos de este autor fueron realizados en el dosel. Al respecto, Barrios (2003) señala que existe 1.6 veces mayor riqueza de insectos en el dosel del bosque en comparación al sotobosque, igualmente la abundancia en este estrato es casi dos veces

mayor. Esto posiblemente debido al mayor porcentaje de hojas que se encuentran en este estrato (Wright y Colley, 1994). Además de esto, el método de captura empleado por Odegaard fue de colecta directa, principalmente sobre lianas. Este método es activo y su eficiencia depende en gran parte de la habilidad y experiencia del colector, muchas veces creando un enorme sesgo, debido a diferencias en las destrezas de colecta.

Nosotros consideramos que la trampa Malaise, a pesar de coleccionar individuos tanto de actividad diurna como nocturna, no es el método ideal para estimar la diversidad de Curculionoidea, ya que tendrán más probabilidad de ser capturados aquellos individuos con vuelo rápido. Esto se ve reflejado en el mayor número de individuos de la subfamilia Conoderinae para nuestro estudio, los cuales presentan esta característica. Por otro lado, Basset *et al.* (1997) señala que la introducción de nuevos métodos de colecta a un área bien estudiada, resulta en la acumulación de nuevas especies a la lista de las ya conocidas. Es evidente que la utilización de un solo método de captura limita considerablemente la estimación de la diversidad de insectos en un sitio; sin embargo, es posible utilizar un solo método al hacer comparaciones entre diferentes sitios.

De todas las especies capturadas, 54 % está representada por especies “singletons”, representando más del 50 % en cada sitio. Las especies raras o “singletons” son difíciles de interpretar; aparentemente su rareza se debe a varios factores incluyendo metodología de colecta, perturbación del medio, fenología y estacionalidad de las plantas, poblaciones cíclicas o verdadera rareza biológica (Hespenheide, 2001). Nosotros consideramos que la gran cantidad de especies “singletons” en nuestros resultados se deben a la ineficiencia del método de colecta empleado en este estudio, que no captura eficazmente los individuos de estas especies.

Cada uno de los índices de diversidad utilizados en este trabajo posee ciertas particularidades matemáticas que deben ser tomadas en cuenta al momento de interpretar los resultados (Moreno, 2001). Por ejemplo, el PNAC fue el sitio más diverso según Shannon, igualmente lo fue el PNM, según el índice Alpha de Fisher. Este último, otorga gran importancia al número de morfoespecies con menos de diez individuos, mientras que el índice de Shannon trata de representar la estructura de la comunidad brindando mayor importancia a la equidad en la abundancia de cada morfoespecie. En este sentido el PNM fue el sitio con mayor número de morfoespecies que poseían menos de diez individuos cada una, mientras que PNAC fue el sitio con mayor abundancia y a la vez mayor homogeneidad en el número de individuos por morfoespecie (Apéndice I).

Por otro lado, el índice de Simpson es poderosamente influido por la dominancia de algunas morfoespecies respecto del resto (Magurran, 1988). En nuestro trabajo el PNAC presentó el mayor valor para este estadístico. Esto se debe a la dominancia de *Apion1* y *Ursidius halticoides*, las cuales obtuvieron el mayor número de individuos con 135 y 51, respectivamente, con respecto al resto de las especies en este sitio. *Apion1* (Apionidae) es minadora de tallos, mientras que *Ursidius halticoides* pertenece a la subfamilia Curculioninae y se alimenta casi exclusivamente de flores de Melastomataceas, encontrándose principalmente en sitios con más de 700 metros de altura (INBio, 1997). En este trabajo las trampas de PNAC fueron colocadas a 800 metros de altura.

Los índices ACE, Jackknife 1 y Chao1 miden la diversidad utilizando el mismo principio, siendo mayormente influenciados por la cantidad de especies “singletons” y “doubletons” en la muestra (McAleece, 1997). Esto se encuentra claramente reflejado en

nuestros resultados al ser APSL y PNM los dos sitios más diversos y poseer mayor número de especies con pocos individuos en cada uno. Sin embargo, ambos sitios presentan menor riqueza y abundancia de especies, respecto del resto, según los otros estadísticos. En general, los resultados obtenidos para cada índice de diversidad se aproximó a lo esperado, entendiendo que cada índice otorga mayor peso en el análisis a ciertas características del grupo respecto a otras. Las comparaciones sólo son válidas al relacionar la diversidad entre sitios, para cada uno de los índices utilizados.

Es posible que la mayor diversidad de PNAC en comparación con los otros sitios se atribuye en parte a características como el relieve del sitio que pudo influir en la colecta. Siendo PNAC un territorio montañoso, teníamos acceso tanto a aquellas especies que ocurren en el dosel del bosque, como aquellas de estratos inferiores. Esta situación no ocurrió en el resto de los sitios estudiados, por la menor altitud a la que se encontraban los mismos y por lo lineal de sus relieves. Además, PNAC presenta una elevada diversidad de especies de plantas, muchas de estas endémicas del área, brindando así una considerable y variada fuente de recurso, con respecto al resto de los sitios.

Para poder explicar las posibles diferencias entre la diversidad de Curculionoidea, es necesario encontrar primero las diferencias fisiogeográficas entre los sitios. El Cuadro 7 muestra un resumen de los principales factores ambientales que presentan los cuatro sitios de estudio. Sin duda alguna, el sitio más diferente del resto es PNAC, siendo los tres restantes sitios más entre sí. PNAC se encuentra a 800 metros de altura y es un bosque tropical latifoliado submontano, mientras que BCI, PNM y APSL no superan los 150 metros de altitud, siendo éstos bosques de tierras bajas. La composición de la

vegetación tanto como la estructura del bosque y las características microclimáticas son determinadas por el relieve y la altura del sitio (Uvarov, 1977).

Después del PNAC, BCI fue el sitio con mayor diversidad, seguido por el PNM y el APSL, respectivamente. MacArthur y Wilson (1967) señalan que los sitios de tierra firme deben poseer un mayor flujo de especies, por lo que consecuentemente deben tener mayor diversidad que aquellos aislados por cuerpos de agua. A pesar de que BCI es una isla, ella se encuentra a menos de un km de la costa, siendo su aislamiento geográfico no tan marcado como el esperado. A pesar de esto, el grupo Curculionoidea es considerado sedentario (Chown y Klok, 2001), y tal vez este factor de dispersión no tenga mayor repercusión en la diversidad de los diferentes sitios.

Por otro lado, el grado de perturbación antropogénica es considerablemente inferior en BCI con respecto a PNM y APSL (Cuadro 7). Estas perturbaciones antropogénicas se deben principalmente al establecimiento de una grúa para acceder al dosel del bosque en APSL y al continuo efecto del tránsito vehicular en la carretera ubicada en los alrededores del PNM. Es posible que la perturbación del sitio se traduzca en una disminución en la diversidad de especies colectadas en ese sitio. Sin embargo, Price (1984) señala que cierto grado de perturbación favorece el aumento en la riqueza de especies en un sitio; sin embargo, las perturbaciones mayores disminuyen la riqueza de especies.

El PNAC no sólo fue el sitio más diverso, sino también el de mayor riqueza, con un total de 325 morfoespecies para este trabajo. Contrario a esto, Wolda *et al.* (1998) obtuvieron la mayor riqueza de especies de Coleoptera en BCI, en comparación de otros sitios como: Fortuna, Boquete, Las Cumbres, Miramar y Guadalupe Arriba. La mayoría

de estos sitios presentaban condiciones muy diferentes a las de un bosque primario como lo es BCI. Por ejemplo, Las Cumbres correspondía a un área residencial, Boquete era un remanente de bosque rodeado con plantaciones de café, mientras que Miramar era un pastizal muy perturbado, utilizado para monocultivos. Es muy difícil comparar los resultados de estos estudios con los nuestros dado la disparidad de condiciones ecológicas entre sus sitios.

En este trabajo la similitud entre los sitios estudiados fue muy baja, encontrando sólo tres especies representadas en los cuatro sitios. Al respecto, Erwin (1983) encontró sólo 1 % de similitud de 1,080 especies de escarabajos colectadas en un área no mayor a 67 km, que a la vez incluía cuatro diferentes tipos de bosques tropicales. El mismo autor realizó estudios en Brasil y Perú, en sitios separados por 1,500 km de distancia, encontrando sólo 2.6 % de similitud entre las especies colectadas en todos los sitios de estudio.

La similitud encontrada entre BCI – PNAC (Cuadro 3) según Jaccard, se debe a que ambos sitios comparten el mayor número de especies, es decir, ambos fueron los más ricos. Igualmente la disimilitud entre PNAC – APSL según este índice, es explicada por este factor. El primer sitio es el de mayor número de especies, mientras que APSL el de menor (Cuadro 1). El índice de Jaccard es cualitativo y toma muy en cuenta la riqueza en detrimento de la abundancia (Magurran, 1988).

Por otro lado, el índice de Sorenson es cuantitativo y relaciona la riqueza con la abundancia, siendo la última el factor de mayor relevancia para este estadístico (Moreno, 2001). Esto explica las similitudes encontradas entre PNM – BCI y PNAC – BCI, respectivamente, debido a la igualdad entre la cantidad de individuos para cada especie,

homogeneidad cuantitativa, entre estos sitios. APSL, por el contrario, fue muy diferente respecto del resto, debido al menor número de especies y sobre todo a la menor cantidad de individuos en cada una de éstas (Cuadro 4).

Nosotros consideramos que la escasa similitud en la diversidad de Curculionoidea entre sitios se debe posiblemente a los diversos grados de especialización que existen en las especies de cada subfamilia, las cuales se alimentan en diversas estructuras de la planta. Por consiguiente, el tipo de recurso presente en cada sitio, su disponibilidad y los cambios fenológicos que sufra, pueden influir considerablemente en las especies que allí coexistan.

Por ejemplo, en el PNAC el endemismo floral es muy alto, dominando las angiospermas (80 %) sobre otras plantas (Samudio, 2001). Las especies de curculiónidos que habitan el PNAC pudieran ser especialistas, limitando su distribución a sitios donde proliferan las plantas de áreas montañosas. Por otro lado, es posible que la diferencia en la tasa de mortalidad de los árboles entre BCI, PNAC, PNM y APSL influya en la diversidad encontrada en cada sitio. Esto si tomamos en consideración que muchas especies de la superfamilia Curculionoidea se alimenta de hongos y madera en descomposición, debido a esto al existir más de éste tipo de recurso en uno de los sitios, la representatividad de los especies que lo explotan será mayor en él.

En cambio, en APSL la diversidad de plantas es baja. Lo que conjuntamente con otros factores como el grado de perturbación existente pueden traducirse en marcadas diferencias en la diversidad. Es necesario mencionar que en la actualidad existen muy pocos trabajos sobre la influencia del tipo vegetación en la diversidad de Curculionoidea en el sotobosque, lo que no permite en este momento hacer afirmaciones más profundas

sobre el tema. Finalmente debemos recordar que aunque los índices de Jaccard y Sorenson nos brinden una idea de la semejanzas existentes entre la diversidad de un sitio respecto a cada uno de los otros, éstos estadísticos ya sean cualitativos o cuantitativos no nos indican la dirección de estas diferencias, de tal forma que sus descripciones no incluyen los parámetros que en condiciones naturales determinan la causas de la misma.

Como hemos mencionado anteriormente la relación entre el hábito alimenticio, ya sea especialista o generalista, de algunas especies y el tipo de vegetación en cada sitio, podría explicar en cierto grado el escaso número de especies compartidas entre los cuatro sitios de estudio. Por otro lado, el rango de dispersión de Curculionoidea es una de las variables que necesita ser esclarecida, para entender mejor sus patrones de distribución espacial. La subfamilia Anthribinae mostró gran relación con BCI. Posiblemente debido al elevado porcentaje de humedad presente en este sitio (Cuadro 7). Gran humedad y elevadas temperaturas favorecen la proliferación de hongos, acelerando la descomposición de los árboles y proporcionando así más recurso para este grupo (Barrone, 2003). Recurso que es escaso en PNAC, PNM y APSL, por lo que Anthribinae se ve pobremente representada en estos lugares.

Igualmente el análisis de correspondencia simple entre el tipo de alimentación y las subfamilias de Curculionoidea (Figuras 8 y 9) evidencia la estrecha asociación entre algunas especies y ciertos sitios. Por ejemplo, las subfamilias Curculioninae (Melastomataceas) y Apioninae (minadores de tallos) mostraron una mayor relación con PNAC. Es posible que algunos especialistas como *Apion1* (Apioninae) y *Ursidius halticoides* (Curculioninae) ocurran en mayor número en aquellos sitios con mayor disponibilidad del recurso que ellas explotan con mayor éxito. Al respecto, el PNAC

posee un elevado endemismo de plantas en comparación del resto de los sitios (Samudio, 2001). La subfamilia Curculioninae también mostró una fuerte asociación con APSL. Sin embargo, esto se debe al mayor número de individuos que presentó este grupo en el sitio, mismo que fue muy bajo para esta subfamilia en comparación del resto de los sitios (Cuadro 7).

Otras subfamilias entre ellas Cryptorhynchinae, Molytinae y Conoderinae, muestran muy poca relación con algún sitio en particular. En este sentido, la subfamilia Cryptorhynchinae posee gran cantidad de especies generalistas, cuyo amplio rango ecológico respecto al recurso y las condiciones físicas, les permite ser exitosas en los cuatro sitios, sin importar el tipo de recurso que exista.

Algunas asociaciones que apreciamos en nuestros resultados, como por ejemplo, aquella entre la subfamilia Attelabinae con el PNM, puede deberse al sesgo de muestreo más que a una verdadera asociación. Esto es debido al ínfimo número de individuos colectados en todo el muestreo (Apéndice I). Lo que es confirmado por Hamilton (2002) quién señala que los individuos de la familia Attelabidae son enrolladores de hojas y se encuentran ampliamente distribuidos desde Canadá hasta Panamá. De igual manera, pudo ocurrir con la subfamilia Orthognathinae (escasa en nuestro trabajo) cuyos individuos fueron colectados en su mayoría en BCI y PNAC. Otros casos como este, se dieron con *Prionomerus*<sup>2</sup> y *Erodiscus*<sup>1</sup> de la subfamilia Curculioninae, ambas muy asociadas con PNM, pero con menos de cinco individuos cada una.

Contrario a lo esperado, la diversidad de Curculionoidea no fue fuertemente influenciada ni por el tipo de vegetación, ni por la precipitación pluvial, en ninguno de los sitios estudiados. A pesar de ser la precipitación pluvial el factor de mayor variabilidad en

el trópico. En cambio fueron la altitud del sitio y la temperatura los factores de mayor influencia en el gradiente de diversidad observado en este estudio. A pesar de nuestros resultados respecto a la temperatura, este es un factor independiente de la densidad de poca variabilidad en ambientes tropicales; es decir, el rango de temperatura en el trópico difícilmente supera los 5 grados, estando fuertemente influenciado por la altura del sitio. Sin embargo, es bien sabido que las condiciones del microclima son aquellas que realmente poseen un impacto cuantificable en las poblaciones de insectos. En nuestro estudio no incluimos mediciones del microclima en cada sitio lo que limita considerablemente nuestra interpretación de la asociación temperatura y diversidad. Igualmente, existe una limitación en los datos de vegetación que nos impidió la mejor asociación de ésta con la diversidad en los sitios. Sólo incluimos el tipo de vegetación asociada a cada sitio, pero no la cantidad ni las especies de plantas encontradas en ellos, hecho que enriquecería la relación de las especies con los sitios y con los factores ambientales.

En cuanto a la altitud, Kuschel (1970) y Chown y Klok (2003) han encontrado que algunas especies de curculiónidos están restringidas a sitios con una altitud mayor a 600 metros. Mientras que Janzen y Schoener (1968) señalan que tanto la densidad como la diversidad de especies de insectos aumentan en sitios con alturas intermedias. En nuestro trabajo PNAC fue el sitio más diverso y más rico en especies de Curculionoidea. Esto tiene un fundamento ecológico si analizamos el ecotono climático que ofrece el PNAC para aquellas especies de mayor altura cuyos rangos térmicos inferiores se traslapan con los superiores de aquellas adaptadas a tierras bajas. Lo mismo ocurre con la disponibilidad de recurso, ofreciendo esta convergencia de vegetación mucha más

oportunidad en comparación de otras áreas como PNM, APSL o BCI cuyas características son menos variadas. Esto podría explicar la gran diferencia entre la diversidad y riqueza de PNAC respecto del resto de los sitios.

Por otra parte, la perturbación es un factor que influye considerablemente en la diversidad de Curculionoidea en nuestros resultados, siendo inversamente proporcional. Probablemente esto se deba a que muchas especies presentes en nuestro estudio son especialistas, por lo que al alterar la composición de la comunidad de plantas, éstas se ven muy perjudicadas. El grado de estabilidad en los bosques tropicales puede tener importantes implicaciones para el mantenimiento de su diversidad (Phillips y Gentry, 1994). Sin embargo, como hemos mencionado anteriormente, hasta cierto punto, niveles moderados de perturbación pueden elevar la diversidad en estos ecosistemas (Connell, 1978 en Kumar, 1999).

El grado de adaptación a la perturbación afecta la predisposición de los individuos a dispersarse. Escasas perturbaciones y consistente disponibilidad de recurso provoca poca o ninguna selección para dispersarse a grandes distancias. Muchas especies de bosques especialmente del Orden Coleoptera son pobres voladores. En contraste, otros insectos como los áfidos que frecuentan hábitats perturbados producen gran cantidad de progenie con una elevada proporción de dispersadores. Estos rasgos de adaptación son importantes para especies que explotan condiciones temporales e inestables (Janzen, 1976).

Es muy difícil atribuir a un sólo factor los cambios en la riqueza y diversidad de un grupo de animales en un sitio, en cambio, un conjunto de factores van a influenciar la diversidad del grupo en diversos sitios, siendo sus interrelaciones, en la gran mayoría de

los casos diferentes para cada área. Cada sitio está influido por ciertos factores físicos y bióticos que en conjunto producen cambios en el ambiente que se traducen en condiciones ecológicas muy diferentes. Lo cierto es que en la mayoría de los casos más de dos factores actúan en sinergismo para determinar la composición y distribución espacial y temporal de las especies que ahí ocurren.

## Capítulo VI

### Conclusiones

De la interpretación, análisis y discusión de los resultados obtenidos en este estudio podemos concluir lo siguiente:

1. La diversidad de Curculionoidea fue más alta para el PNAC, seguida por BCI, PNM y APSL.
2. La cantidad de especies singletons presentadas en nuestro muestreo fue más del 54%.
3. Los sitios resultaron similares en cuanto a riqueza y abundancia, pero no en relación a las especies compartidas.
4. Se presentaron subfamilias como Orthognathinae, Entiminae, Cossoninae y Anthribinae que presentaron una alta relación al sitio, asociándose principalmente con PNAC.
5. Las subfamilias Cryptorhynchinae, Molytinae y Conoderinae son las que presentaron mayor número de especies y mayor homogeneidad en los cuatro sitios de estudio.

6. La altitud del sitio, la altura del dosel del bosque y la temperatura fueron los factores más influyentes en la diversidad de Curculionoidea.

## **Capítulo VI**

### **Recomendaciones**

1. Analizar el microclima de cada área de muestreo.
2. Relacionar las especies de plantas del área de estudio con la diversidad.
3. Utilizar mayor número de trampas, diferentes métodos de colecta y mayor área de colecta por sitio estudiado.

## Capítulo VI

### Bibliografía

ADDINSOFT, 2004. XLSTAT.

ALONSO-ZARAZAGA, M. A y LYAL, C. H. C. 1999. A World catalogue of families and genera of Curculionoidea (INSECTA: COLEOPTERA) (Excepting Scolytidae and Platypodidae). Entomopraxis, S.C.P. Edition. pp. 315.

ANDERSON, R. S. 1998. Weevils (Curculionoidea) *En:* Smith, I.M., and G.G.E. Scudder, (Eds.) Assessment of species diversity in Montane Cordillera Ecozone. Burlington: Ecological Monitoring and Assessment Network, 1998.

ANDERSON, R. S. 2003. Neotropical Dryophthoridae: Redescription of the genus *Melchus* Lacordaire with description of *Daisya* Anderson, new genus, and seven new species (Coleoptera: Curculionoidea). *The Coleopterists Bulletin*. 57. 4: 413-431.

ANDERSON, R. S. y KISSINGER, D. G. 2001. Brentidae. Vol. 2: 711-721. *En:* Arnett, R.H, Thomas, M. C., Skelley, P. E. Y Frank, H. J. American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Boca Raton, Fla. CRC Press.

ANDRÉ, H. M., NOTI, I. y LEBURN, P. 1994. The soil fauna: The other last biotic frontier. *Biodiversity and Conservation*. 3: 45-46.

ARNETT, R.H, THOMAS, M. C., SKELLEY, P. E. y FRANK, H. J. 2001. American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Boca Raton, Fla. CRC Press. Vol. 2. 861 págs.

ASLAM, N. A. 1961. An assessment of some internal characters in the higher classification of the Curculionidae s. l. (Coleoptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. 115: 417-489.

ASKEW, R. R. 1985. A London fog. *Chalcid Forum*. 4:17.

BAEV, P. V. y PENEV, L. D. 1995. BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap and cluster análisis. Sofia-Moscow, Pensoft. pp. 57.

BARRIOS, H. 2003. Insect herbivores feeding on conspecific seedlings and trees. Pp. 282-290. En: Ed. Basset, Y., Novotny, V., Miller, S., Kitching, R. L. Arthropods of tropical forests: Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press.

BARRONE, J. A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology*. 67: 400-409.

BARTLETT, R., PICKERING, J., GAULD, I. y WINDSOR, D. 1999. Estimating global biodiversity: tropical beetles and wasps send different signals. *Ecological Entomology* 24: 118-121.

BASSET, Y. 1996. Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: predictors of insect variables. *Ecology*. 77: 1909-1916.

BASSET, Y., SPRINGATE, N. D., ABERLENC, H. P. y DELVARE, G. 1997. A review of methods for sampling arthropods in tree canopies. pp. 27-52. En: Stork, N. E., Adis, J. y Didham, R. K., eds. Canopy Arthropods. Chapman y Hall, London.

BASSET, Y., ABERLENC, H.P., BARRIOS, H. y CURLETTI, G. 2003. Arthropod diel activity and stratification. 304-314. En: Ed. Basset, Y., Novotny, V., Miller, S., Kitching, R. L. Arthropods of tropical forests: Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press.

BLOEM, S., MIZELL, R. F. y O'BRIEN, C.W. 2002. Old traps for new weevils: new records for curculionids (Coleoptera: Curculionidae), Brentids (Coleoptera: Brentidae) and anthribids (Coleoptera: Anthribidae) from Jefferson Co., Florida. *Florida Entomologist* 85, 4: 632-644.

BRAUD, R. 2003. Diversity, abundance, and seasonality of adult and larval Symphyta (Hymenoptera) in the George Washington National Forest, Virginia, and the Monongahela National Forest, West Virginia. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 105(3): 756-768.

BRIERS, R. A., CARISS, H. M. y GEE, J. H. R. 2003. Flight activity of adult stoneflies in relation to weather. *Ecological Entomology*. 28: 31-40.

CHAMPION, G. 1907. Curculionidae En: Biologia Centrali Americana. Insecta. Coleoptera. Rhynchophora. Vol 4. Part 5. London.

CHAPIN, F. S., SCHULZE, E. D., MOONEY, H. A. 1992. Biodiversity and ecosystem processes. *Tree*. 7: 107-108.

CHOWN, S. L. y KLOK, C. J. 2001. Habitat use, diet and body size of Heard Island weevils. *Polar Biology*. 24: 706-712.

CHOWN, S. L. y KLOK, C. J. 2003. Altitudinal size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography* 26: 445-455.

CLARIDGE, M. F. y SINGHRAO, J. S. 1978. Diversity and altitudinal distribution of grasshoppers (Acridoidea) on a Mediterranean mountain. *Journal of Biogeography*, 5: 239-250.

COLWELL, R. K. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.

CORBET, P. S. 1996. The role of rhythms in insect behaviour. 13- 28. *En*: Haskell, P. T. (Eds.) Insect behaviour. London Royal Entomological Society.

CORREA, M. D. 1998. Guía preliminar de campo: Flora del Parque Nacional Altos de Campana, Panamá. Chicago: Environmental and Conservation Programs, The Field Museum of Natural History y The Andrew Mellon Foundation. Departamento de Botánica, Universidad de Panamá y Smithsonian Tropical Research Institute. 4 Volúmenes.

COSTA, C. 1997. Diversidad de Coleoptera en el Dosel del Bosque del Parque Natural Metropolitano, Capturados con Trampas de Intersección en Árboles de *Luehea seemanii*. Escuela de Biología. Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. Universidad de Panamá. Tesis de Licenciatura. 65 págs.

CROWSON, R. A. 1967. The Natural Classification of the Families of Coleoptera. Classey Ltd. England. 214 págs.

CROWSON, R. A. 1981. The biology of the Coleoptera. Academic Press. 802 pág.

DOOB, J. L. 1994. Measure Theory. Springer-Verlag. New York. 210 págs.

ERWIN, T.L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin* 36: 74-75.

ERWIN, T. L. 1983. Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, samples by insecticidal fogging. 59-75 pp. *En*: Sutton, S. L., Whitmore, T. C. y Chadwick, A. C. (Eds.) Tropical rain forest: Ecology and Management. Special Pub. No. 2 of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Pub.

ERWIN, T. L. 1997. Biodiversity at its utmost: Tropical forest beetles. pp. 27-40. *En*: Reaka-Kudla, M.L., Wilson, D.E., Wilson, E.O. (eds) Biodiversity II. J. Henry Press, Washington, D.C.

ERWIN, T. E. y SCOTT, J. C. 1980. Seasonal and size patterns, trophic structure, and richness of Coleoptera in the tropical arboreal ecosystem: the fauna of the tree *Luehea seemanii* Trián and Planch in the Canal Zone of Panama. *The Coleopterists Bulletins*. 34: 305-322.

FAO. 1993. *Harvesting Nature's diversity*. FAO, Rome.

FISHER, R. A., CORBET, A. S. y WILLIAMS, C. B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*. 12: 42-58.

FRANZ, N. M. 2001. Description and phylogeny of *Staminodeus*, a New genus of *Derelomini* (Coleoptera: Curculionidae) Associated with Cyclanthaceae. *The Coleopterists Bulletin*. 55, 4: 411-432.

FUENTES, J. L. 1993. *Conceptos de Ecología*. 5 – 6: 95 págs.

GAGNE, W. C. 1979. Canopy associated arthropods in *Acacia koa* and *Metrosideros* tree communities along a altitudinal transect on Hawaii island. *Pacific Insects*. 21: 56-82.

GALDAMES, C. 1994. Estudio de las plantas herbáceas terrestres y hemiepipfitas en el sendero de interpretación del Parque Nacional Altos de Campana. Tesis de Licenciatura. Universidad de Panamá. 209 Págs.

GASTON, K. J. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*. 5: 283-296.

GAULD, I. D. 1987. The so-called “anomalous diversity” of tropical Ichneumonidae re-examined. *Biological Journal of the Linnean Society*, 30: 299-312.

GRASSLE, J. F. y MACIOLEK, N. J. 1992. Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *American Naturalist*. 139: 313-341.

GRIMALDI, D. A. 2000. Fruit flies as ecological indicators: Species diversity and abundance of Drosophilidae (Diptera) along an altitudinal transect in the Parc National de Marojejy, Madagascar. *Fieldiana Zoology*. 97: 123-135.

HALFFTER, G., MORENO, C. E. y PINEDA, E. O. 2001. Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biósfera. Manuales y Tesis. Sociedad Entomológica Aragonesa. 75 Págs.

HAMILTON, R. W. 2002. Attelabidae. Vol. 2: 703-710. *En: American beetles. Polyphaga: Sacarabaeoidea through Curculionoidea*. Boca Raton, Fla. CRC Press.

HAMMOND, P. M. 1994. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B.* 345: 119-136.

HAMMOND, P. M. y HARDING, P. T. 1991. Saproxylic invertebrates assemblages in British woodlands: their conservation significance and its evaluation. pp. 29-37 *En: Read, H. J. (Ed.) Pollard and veteran tree management*. Richmond Publishing Slough.

HERBERT, P. D. N. 1980. Moth communities in montane Papua New Guinea. *Journal of Animal Ecology*, 49: 593-602.

HESPENHEIDE, H. A. 2001. Beetles. Vol I. pp. 351-358 *en: Levin, S. A. Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press. San Francisco.

HILL, M. O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *Journal of Ecology*. 61: 237-249.

HOLDRIDGE, L.R. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.

HOLDRIDGE, L. R., GRENKE, W. C., HATHEWAY, W. H., LIANG, T., TOSI, J.A. 1971. Forest Environments in Tropical Life Zones, a Pilot Study. Pergamon, NY.

HOLUSA, J. 2002. Chrysopids and Hemerobiids (Plannipenia) of young spruce forests in the eastern part of the Czech Republic. *Journal of Forest-Science*. Prague. 48(10): 432-440.

HUGHES, J. B., DAILY, G. C. y EHRLICH, P. R. 2000. Conservation of Insect Diversity: a Habitat Approach. *Conservation Biology*. 14, 6: 1788-1797.

INBio, 1997.

JANZEN, D. H. 1988. Ecological characterization of a Costa Rican tropical dry forest caterpillar fauna. *Biotropica* 20: 120-135.

JANZEN, D. H. y SCHOENER, T. W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*. 49: 96-110.

JANZEN, D. H., ATAROFF M, FARIÑAS M, REYES S, RINCON N, SOLER A, SORIANO P, VERA M. 1976. Changes in the Arthropod Community along the elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica*. 8: 193-203

KASPARI, M. y WEISER, M. D. 2000. Ant activity along moisture gradient in a Neotropical forest. *Biotropica*. 32(4a): 703-711.

KASPARI, M., PICKERING, J. y WINDSOR, D. 2001. The reproductive flight phenology of a neotropical ant assemblage. *Ecological Entomology*. 26: 245-257.

KIRA, T. 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rainforest of Southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. Ch. 24, pp. 561- 590. *En*: Ed. Tomlinson, P.B. y Zimmwemann, M. H. Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press, Cambridge.

KIRA, T., SHINOZAKI, K. y HOSUMI, K. 1969. Structure of forest canopies as related to their primary productivity. *Plant and Cell Physiology*. 10, 129-142.

KISSINGER, D. G. 1964. Curculionidae of America North of Mexico. A Key to the Genera. Taxonomic Publications, South Lancaster, Massachusetts. 143 págs.

KISSINGER, D. G. 1968. Curculionidae subfamily Apioninae of North and Central America with reviews of the world genera of Apioninae and world subgenera of *Apion* Herbst (Coleoptera). Taxonomic Publications. South Lancaster, Massachusetts.

KLINGE, H., RODRIGUES, W. A., BRUING, E. y FITTKAU, E. J. 1975. Biomass and structure in a central Amazonian forest. Vol. II, Chapter 9: 115-122. *En*: Golley, F.B. y Medina, E. (Eds.) Tropical Ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research. Springer-Verlag, Berlin.

KLOET, G. S. y HINCKS, W. D. 1977. A checklist of British insects (2<sup>nd</sup> ed.) Coleoptera. Handbook. Identification of the British Insects. 11 (3): 1-105.

KREBS, C. J. 1985. Ecología, estudio de la distribución y la abundancia. Industria Editorial Mexicana. 723 pp.

KUMAR, H. D. 1999. Biodiversity and sustainable conservation. Science Publishers. pp. 409.

KUSCHEL, G. 1970. Coleoptera: Curculionidae of Heard Island. *Pacific Insects Monography*. 23: 255-260.

KUSCHEL, G. 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. *Memoirs of Entomological Society of Washington*. 14: 5.33.

- LAWTON, J. H. y SCHRODER. 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.
- LEE, S. M. y A. CHAO. 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. *Biometrics* 50, 88-97.
- LEIGH, E. G. Jr. 1999. *Tropical Forest Ecology. A view from Barro Colorado Island.* New York: Oxford University Press.
- LEIGH, E. G., RAND, S.A. y WINDSOR, D. M. 1992. *Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos Estacionales y Cambios a largo plazo.* Editorial Presencia LTDA. 547 pp.
- LUGO, A. E. 1988. Estimating reductions in the diversity of tropical forest species. *En: Wilson, E. O. y Peter, F. (Eds) Biodiversity*, pp. 58-70 National Academic Press, Washington, D. C.
- MACARTHUR, R. H. y WILSON, E. O. .1967. *The Theory of Island Biogeography.* Princeton Univ. Press, Princeton,N.J.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 179 pp.
- MCALEECE, N. 1997. *Biodiversity professional beta 1.* London, The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Science.
- MCNEELY, J. A., MILLER, K. R., REID, W. V., MITTERMEIER, R. A. y WERNER, T. B. 1990. Conserving the World's Biological Diversity, in *Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forests. Proceedings of a IUFRO Symposium held at Chiang Mai, Thailand August 27<sup>th</sup> – September 2<sup>nd</sup>, 1994.*
- MORENO, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad.* CYTED, ORCYT-UNESCO y SEA (Eds). Vol 1. 83 pp.
- MORIMOTO, K. 1976. Notes on the family characters of Apionidae and Brentidae (Coleoptera), with key to the related subfamilies. *Kontyu.* 44: 469-476.
- MORRIS, M. G. 1990. Orthocerous weevils. *Coleoptera: Curculionoidea (Nemonychidae, Anthribidae, Urodontidae, Attelabidae and Apionidae).* Royal Entomological Society of London. Vol. 5 Part 16. 108 pgs.
- MORRIS, M. G. 1995. Recent advances in the higher systems of Curculionoidea, as they affect the British fauna. *Coleopterist* 4: 21-30.

MORRONE, J. J. 2000. Mexican weevils (Coleoptera: Curculionoidea): A preliminary key to families and subfamilies. *Acta Zoológica Mexicana* 80: 131-141.

MORRONE, J. J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*. 7: 297-300.

MORRONE, J. J. 2002. The Neotropical Weevil Genus *Entimus* (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae): Cladistics, Biogeography, And Modes of Speciation. *The Coleopterists Bulletin*. Vol. 56. 4: 501-513.

NAMKOONG, G. 1995. What do measures of biodiversity tell us? pp. 87-95. En: Boyle, T. J. B. y Boontawee, B. (Eds.) Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forests.

NOYES, J. S. 1984. In a fog. *Chalcid Forum*. 3: 4-5.

O'BRIEN, C. W. 1995. Curculionidae premier biocontrol agents (Coleoptera: Curculionidae). 14: 119-128. En: Anderson, R. S. y Llyal, C. H. Biology and phylogeny of Curculionoidea. *Memoirs of Entomological Society of Washington*.

O'BRIEN, C. W. y WIBMER, G. J. 1982. Annotated checklist of the weevils (Curculionidae *sensu lato*) of North America, Central America, and the West Indies (Coleoptera, Curculionidea) *Memoirs of the American Entomological Institute*. 34: 382.

O'BRIEN, C. W. y KOVARIK, P. W. 2000. A new genus and new species of weevil infesting fruits of the palms *Bactris gasipaes* H.B.K. (Coleoptera, Curculionidae). *The Coleopterists Bulletin*. 54, 4: 459-465.

ØDEGAARD, F. 1999. Host specificity as a parameter in estimates of arthropod species richness. Dr. Scient. Thesis. NTNU Trondheim Norwegian University of Science and Technology. 30 pp.

ØDEGAARD, F. 2003. Taxonomic composition and host specificity of phytophagous beetles in a dry forest in Panama. 220-236. En: Ed. Basset, Y., Novotny, V., Miller, S., Kitching, R. L. Arthropods of tropical forests: Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press.

OLIVER, I. y BEATTIE, A. J. 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: A case study. *Conservation Biology*. 10, 1: 99-109.

OLSON, D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology*. 10: 129-150.

OVALLE, K. y SANCHEZ, V. 2001. Diversidad de Curculionoidea en el Bosque del Monumento Natural Barro Colorado, Capturados con Trampas Malaise. Tesis de Licenciatura. Universidad de Panamá. 52 Págs.

PIELOU, E. C. 1975. Ecological diversity. A Wiley-Interscience Publication. 165 Págs.

PHILIPS, O. L. y GENTRY, A. H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263: 954-958.

PRICE, P. W. 1984. *Insect Ecology*. 2<sup>nd</sup> ed. New York: A Wiley Interscience Publication. 607 pp.

REID, W. V. y MILLER, K. R. 1989. *Keeping Options Alive: the Scientific Basis for Conserving Biodiversity*. WRI, Washington, D.C.

RICKLEFS, R. E. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: historical and geographical perspectives*. Univ. Chicago Press, Chicago, Ill. 414 pp.

RICHARDS, P. W. 1983. The three dimensional structure of tropical rain forest. pp. 3-10. *En*: Ed. Sutton, S. L., Whitmore, T. C. y Chadwick, A. C. Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications.

SAMUDIO, R. 2001. Panamá. 371 – 395. *En*: Kappelle, M. y Brown, A. Bosques nublados del Neotrópico. INBio. Costa Rica.

Scientia Software. 1998. CANOCO 3.1. Budapest, Hungary.

SHAPIRO, B. A. y PICKERING, J. 1999. Flight activity of parasitoid wasps (Hymenoptera: Ichneumonoidea) in two Neotropical forests. Ecological Society of America Annual Meeting. Spokane, Washington.

SOLBRIG, O. T. 1991. Biodiversity. MAB Digest 9, UNESCO, Paris. pp. 1-6.

SOUTHWOOD, T. R. E. 1961. The evolution of the insect-host tree relationship- a new approach. Proceedings of the XIth International Congress on Entomology, Vienna 1960: 651-654.

STORK, N. E. 1991. The composition of the arthropod fauna of the Bornean lowland rain forest trees. *Journal of Tropical Ecology*. 7:161-180.

STORK, N. E. 1993. How many species are there? *Biodiversity and Conservation*. 2: 215-232.

STORK, N. E. 1994. Inventories of biodiversity: more than a question of numbers. pp. 81-100. En: P.L Forey, C. J. Humphries y R. I. Vane- Wright. (Eds.) Systematics and Conservation Evaluation., Oxford.

TER BRAAK, C. J. F. 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience* 1 (2): 127-140. en: Ter Braak, C. J. 1996. Unimodal models to relate species to environment.

TER BRAAK, C. J. F. 1996. Unimodal models to relate species to environment. DLO-Agricultural Mathematics Group, Wageningen. 266 Págs.

THOMPSON, R. T. 1992. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionidae) with a key to major groups. *Journal of Natural History*. 26: 835- 891.

TOKESHI, M. 1998. Species Coexistence. Ecological and evolutionary perspectives. Blackwell Science. 454 Págs.

TOSI, Jr., J. A. 1971. Zonas de vida: inventario y demostraciones forestales, Panamá. Fo. SF-PAN 6. Informe técnico 2. Roma. PNUD-FAO. pp. 123.

TURNER, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*. 33: 200-209.

UMBLE, J. R. y FISHER, J. R. 2002. Influence of temperature and photoperiod on preoviposition duration and oviposition of *Otiorhynchus ovatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 95, 2: 231-235.

UVAROV, B. 1977. Grasshoppers and Locusts. Center for Overseas Pest Research, London. Vol 2:12-14.

VASQUEZ, G. M., 1994. Ecología y Formación Ambiental. Mc Graw – Hill Interamericana de México, S.A. México. 303 pp.

VILLAREAL, M. y WRIGHT, R. A. 1995. Dinámica poblacional de Curculionidos (Coleoptera: Curculionidae) y Bruchidae, capturados en trampa de luz en la Isla Barro Colorado. Tesis de Licenciatura. Universidad de Panamá.

VIVANCO, M. 1999. Análisis estadístico multivariable. Teoría y práctica. Primera Edición. Vicerrectoría de Asuntos Académicos, Universidad de Chile. 234 pp.

WATT, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*. 35: 1-12.

WHITTAKER, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 21:213-251.

WIBMER, G.J y O'BRIEN. 1986. Annotated checklist of the weevils (*Curculionidae sensu lato*) of South America (Coleoptera: Curculionoidea). *Memoirs of the American Entomological Institute*. Number 39. 532 p.

WILSON, E.O. y PETER, F. M. 1988. *BioDiversity*. National Academic Press. Washington, D.C. pp. 1-6.

WOLDA, H. 1978. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of the Linnean Society*. 30: 313-323.

WOLDA, H. 1983. Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals. 93-106. *En*: Sutton, S. L., Whitmore, T. C. y Chadwick, A. C. (Eds.) Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications.

WOLDA, H., O'BRIEN, C.W. y STOCKWELL, H. P. 1998. Weevil diversity and seasonality in Tropical Panama as Deduced from Light Trap Catches (Coleoptera: Curculionoidea). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 590. 79 págs.

WRIGHT, S. J. y COLLEY, M. 1994. Accessing the canopy. Assessment of biological diversity and microclimate of the tropical forest canopy: Phase I. Nairobi, Kenya: United Nations Environmental Program. pp. 282.

## APÉNDICE I

**Cuadro mostrando todos los individuos capturados por sitio durante (1999 - 2001)**

FAMILIA	SUBFAMILIA	TRIBU	SUBTRIBU	GENERO	ESPECIE	MORFOESPECIE	SITIOS DE ESTUDIO			
							BCI	PNAC	PNM	APSL
Anthribidae	Anthribinae	Corrhecerini		<i>Phaeniton</i>	<i>curvipes</i>	Anthribidae1	15	0	2	0
						Anthribidae7	5	0	3	0
						Euparius1	2	0	0	3
						Anthribidae2	16	0	2	0
						Anthribidae5	8	0	2	0
						Anthribidae6	6	3	0	1
						Anthribidae10	1	1	0	0
						Anthribidae11	2	0	0	0
						Anthribidae12	2	0	0	0
						Anthribidae13	3	0	2	0
						Anthribidae14	2	0	0	0
						Anthribidae15	2	0	0	0
						Anthribidae16	1	0	0	0
						Anthribidae17	1	0	0	0
						Anthribidae18	2	0	0	0
						Anthribidae19	1	0	0	0
						Anthribidae20	1	0	0	0
						Anthribidae21	2	0	3	0
						Anthribidae22	1	5	0	0
						Anthribidae23	1	0	0	1
						Anthribidae24	0	0	1	0
						Anthribidae25	0	1	0	0
						Anthribidae26	0	1	0	0
						Anthribidae3	1	0	0	0
						Anthribidae4	2	0	0	0
						Anthribidae8	1	0	0	0
						Anthribidae9	8	0	0	0
Anthrimin	0	0	1	0						
Antri	0	2	0	0						
Apionidae	Apioninae	Apionini		<i>Apion</i>	<i>americarum</i>	Apidorado	1	0	0	0

	Apioninae	Apionini		<i>Apion</i>	<i>segnipes</i>	Apion12	0	1	1	0
	Apioninae	Apionini		<i>Apion</i>	<i>samson</i>	Apion13	0	1	0	0
	Apioninae	Apionini		<i>Apion</i>	<i>nodicorne</i>	Apion5	1	22	1	1
	Apioninae	Apionini		<i>Apion</i>	<i>costaricense</i>	Apion8	0	6	0	0
	Apioninae	Apionini		<i>Apion</i>	<i>cretaceicolle</i>	Apion9	1	0	0	0
						Apion1	9	233	1	3
						Apion10	0	1	0	0
						Apion11	0	5	1	0
						Apion14	0	1	0	0
						Apion15	0	2	0	0
						Apion16	0	0	0	1
						Apion2	1	1	0	0
						Apion3	2	1	0	0
						Apion4	58	1	1	2
						Apion6	2	0	0	0
						Apion7	0	2	0	0
						Apiongg	1	0	0	0
						Apionm	0	1	0	0
						Apipam	0	0	1	0
Attelabidae	Attelabinae	Attelabini	Attelabina	<i>Xestolabus</i>	<i>corvinus</i>	Baridinae36	0	5	2	0
						Myrmex4	0	1	0	0
						Myrmex5	1	1	0	0
						Bren	3	6	1	0
Brentidae						Cholusmsp3	0	48	0	0
Curculionidae	Baridinae	Ambatini		<i>Drepanambates</i>	<i>leucopleura</i>	Cholusmsp4	0	0	1	0
	Baridinae	Ambatini				Euzurus1	0	5	0	0
	Baridinae	Ambatini		<i>Pteracanthus</i>	<i>smidti</i>	Barblane	0	1	1	0
	Baridinae	Baridini	Coelonertina	<i>Coelonertus</i>	<i>nigrirostris</i>	Baridinae16	2	0	0	0
	Baridinae	Baridini	Baridina	<i>Pseudobaris</i>	<i>lucida</i>	Dyorimerina1	1	0	0	0
	Baridinae	Baridini	Diorymerina	<i>Diorymerus</i>		Baridinae1	11	10	1	0
	Baridinae	Madopterini	Zygobaridina	<i>Geraeus</i>	<i>bipustulatus</i>	Baridinae1*	0	1	0	0
	Baridinae	Madopterini				Baridinae15	0	21	0	0
	Baridinae	Madopterini	Zygobaridina	<i>Lamprobaris</i>	<i>affcucullatus</i>	Baridinae2	1	0	11	0
	Baridinae	Madopterini	Zygobaridina	<i>Centrinaspis</i>	<i>penicellus</i>	Baridinae3	5	16	0	0
	Baridinae	Madopterini	Zygobaridina	<i>Geraeus</i>	<i>lincelus</i>					

Baridinae	Madopterini	Zygobaridina	<i>Xystus</i>	<i>bidentatus</i>	Baridinae35	1	2	0	0
Baridinae	Madopterini	Zygobaridina	<i>Eugeraeus</i>	<i>unifasciatus</i>	Baridinae53	0	2	0	0
Baridinae	Madopterini	Zygobaridina	<i>Eugeraeus</i>	<i>unifasciatus</i>	Baridinae55	0	0	1	1
Baridinae	Madopterini	Zygobaridina	<i>Acanthobaris</i>	<i>castaneipennis</i>	Barneam	0	1	0	0
Baridinae	Madopterini	Zygobaridina	<i>Plocamus</i>	<i>sp1</i>	Desconocido1	0	1	0	0
Baridinae	Madopterini	Zygobaridina	<i>Plocamus</i>	<i>sp</i>	Desconocido2	1	0	0	0
Baridinae	Pantoteini	Cyrionychina	<i>Cyrionyx</i>	<i>sp6</i>	Baridinae27	4	0	0	0
Baridinae	Pantoteini	Cyrionychina	<i>Cyrionyx</i>		Barpuntos	0	1	0	0
Baridinae	Pantoteini	Cyrionychina	<i>Cyrionyx</i>		Crychocuer	0	3	0	0
Baridinae	Pantoteini	Cyrionychina	<i>Cyrionyx ?</i>		Curculio2	0	2	0	0
Baridinae	Pantoteini	Cyrionychina	<i>Cyrionyx</i>	<i>camelus</i>	Dietzella1	0	9	0	0
Baridinae	Pantoteini	Cyrionychina	<i>Cyrionyx</i>		Zygpuntos	0	1	0	0
Baridinae	Peridinetini		<i>Peridinetus</i>	<i>n. sp</i>	Gyrotus1	0	19	0	0
Baridinae					29Rhsomatus	1	1	0	0
Baridinae					Bar00	0	0	1	0
Baridinae					Bar1	0	1	0	0
Baridinae					Bar20x	0	1	0	0
Baridinae					Baramari	0	1	0	0
Baridinae					Barayamari	0	0	1	0
Baridinae					Barbari	0	0	1	0
Baridinae					Barbola	0	0	1	0
Baridinae					Barbrillan	0	1	0	0
Baridinae					Barchok	0	0	0	1
Baridinae					Barcurc	0	0	1	0
Baridinae					Bardos	0	0	3	0
Baridinae					Baresc	0	1	0	0
Baridinae					Bari3	1	0	0	0
Baridinae					Bari4	0	1	0	0
Baridinae					Baridinae 7	1	0	0	0
Baridinae					Baridinae 9	1	0	0	0
Baridinae					Baridinae10	0	4	0	0
Baridinae					Baridinae11	2	1	3	0
Baridinae					Baridinae12	0	6	0	0
Baridinae					Baridinae13	3	1	0	0

Baridinae	Baridinae14	6	0	1	1
Baridinae	Baridinae17	0	1	0	0
Baridinae	Baridinae18	0	1	0	0
Baridinae	Baridinae19	0	14	0	0
Baridinae	Baridinae20	1	0	0	0
Baridinae	Baridinae21	2	6	0	1
Baridinae	Baridinae22	1	0	0	0
Baridinae	Baridinae23	3	0	0	0
Baridinae	Baridinae24	1	0	0	0
Baridinae	Baridinae25	1	10	0	0
Baridinae	Baridinae26	0	1	0	0
Baridinae	Baridinae28	6	0	2	0
Baridinae	Baridinae30	3	0	0	1
Baridinae	Baridinae31	1	0	0	0
Baridinae	Baridinae32	8	1	1	0
Baridinae	Baridinae33	1	0	4	0
Baridinae	Baridinae34	1	0	0	0
Baridinae	Baridinae37	0	3	0	0
Baridinae	Baridinae38	0	1	0	0
Baridinae	Baridinae39	1	0	0	0
Baridinae	Baridinae4	5	0	0	0
Baridinae	Baridinae40	3	0	0	0
Baridinae	Baridinae41	1	0	0	0
Baridinae	Baridinae42	0	8	0	0
Baridinae	Baridinae43	0	2	0	0
Baridinae	Baridinae44	1	0	0	0
Baridinae	Baridinae45	1	0	0	0
Baridinae	Baridinae46	0	3	0	0
Baridinae	Baridinae47	0	1	0	1
Baridinae	Baridinae48	0	1	0	0
Baridinae	Baridinae49	0	1	0	0
Baridinae	Baridinae5	1	1	0	0
Baridinae	Baridinae50	0	0	1	0
Baridinae	Baridinae51	0	1	0	0

Baridinae		Baridinae52	3	0	0	0
Baridinae		Baridinae54	0	1	1	0
Baridinae		Baridinae6	3	0	0	0
Baridinae		Baridinae8	2	2	0	0
Baridinae		Barmanam	0	0	1	0
Baridinae		Barmany	0	0	2	0
Baridinae		Barmate	0	0	1	0
Baridinae		Barneblan	0	1	0	0
Baridinae		Barnebol	0	0	1	0
Baridinae		Barneg	0	3	0	0
Baridinae		Barnemat	0	0	2	0
Baridinae		Barojine	0	1	0	0
Baridinae		Barojo	0	1	0	0
Baridinae		Barpelos	0	2	0	1
Baridinae		Barpunct	0	0	2	0
Baridinae		Barpunt	0	1	0	0
Baridinae		Barrayblan	0	2	0	0
Baridinae		Barrayblanc	0	3	0	0
Baridinae		Bartri	0	1	3	0
Baridinae		Barunic	0	1	0	0
Baridinae		Barychuqui	1	0	0	0
Baridinae		Baryde	0	0	2	0
Baridinae		Cholusmsp1	0	28	0	0
Baridinae		Cholusmsp2	0	3	0	0
Baridinae		Curculio3	0	1	0	0
Ceutorhynchinae	Ceutorhynchini	Ceutorhynchinae1	1	0	0	0
Ceutorhynchinae	Ceutorhynchini	Ceutorhynchinae2	2	0	0	0
Ceutorhynchinae	Ceutorhynchini	Ceutorhynchinae3	0	3	0	0
Ceutorhynchinae	Ceutorhynchini	Ceutorhynchinae4	1	1	1	0
Ceutorhynchinae	Ceutorhynchini	Ceutorhynchinae5	0	3	0	0
Ceutorhynchinae	Ceutorhynchini	Ceutorhynchinae6	0	1	0	0
Ceutorhynchinae	Ceutorhynchini	Ceutorhynchinae7	0	0	1	0
Ceutorhynchinae	Ceutorhynchini	Ceutorhynchinae8	0	0	1	0
Conoderinae	Lechriopini	Coplyn	1	0	0	0
		<i>Copturus</i>				
		<i>lynceus</i>				

Conoderinae	Lechriopini	<i>Philides</i>	<i>n. sp.</i>	Eujoroba	1	0	0	0
Conoderinae	Lechriopini	<i>Copturus</i>	<i>torquatus</i>	Eulechriops10	1	0	0	0
Conoderinae	Lechriopini	<i>Eulechriops</i>	<i>sexnotatus</i>	Eulechriops11	4	0	2	0
Conoderinae	Lechriopini	<i>Copturus</i>		Eulechriops3	3	2	0	0
Conoderinae	Lechriopini	<i>Zurus</i>	<i>coccinatus</i>	Lechriops1	1	0	1	0
Conoderinae	Lechriopini	<i>Copturus ?</i>		Lechriops14	7	1	1	1
Conoderinae	Lechriopini	<i>Lechriops</i>	<i>parotica</i>	Lechriops7	2	0	1	0
Conoderinae	Lechriopini	<i>Lechriops</i>	<i>alboguttata</i>	Lecri	0	6	0	1
Conoderinae	Lechriopini	<i>Lechriops</i>	<i>sp.</i>	Lmnb	0	1	0	0
Conoderinae	Lechriopini	<i>Copturus</i>		Macrocopturus2	2	0	0	0
Conoderinae	Lechriopini	<i>Neozurus</i>	<i>nsp</i>	Neozurus1	1	0	0	0
Conoderinae	Lechriopini	<i>Philides</i>	<i>anthonomoides</i>	Pollito	6	0	0	0
Conoderinae	Piazurini	<i>Piazurus</i>	<i>caprimulgus</i>	Piacap	3	0	0	0
Conoderinae	Piazurini	<i>Piazurus</i>		Piazurus1	7	0	0	0
Conoderinae	Piazurini	<i>Piazurus</i>	<i>sulfuriventris</i>	Piazurus4	1	0	0	0
Conoderinae	Zygopini	<i>Philenis</i>	<i>sp</i>	Lechriops4	0	60	0	0
Conoderinae	Zygopini	<i>Copturomimus</i>		Lecrio2	1	0	0	0
Conoderinae	Zygopini	<i>Philenis</i>	<i>flavipes</i>	Lrayamar	0	1	0	0
Conoderinae	Zygopini	<i>Microzygops</i>	<i>nigrofasciata</i>	Microzygops	1	2	0	0
Conoderinae	Zygopini	<i>Zygops</i>	<i>maculipes</i>	Zygmac	15	2	6	4
Conoderinae	Zygopini	<i>Mnemyurus</i>	<i>championi</i>	Zygop	0	6	0	0
Conoderinae	Zygopini	<i>Zygops</i>	<i>tridentatus</i>	Zygtri	1	0	3	0
Conoderinae				Canalocu	1	0	0	0
Conoderinae				Chiq1	16	11	0	0
Conoderinae				Euamroj	1	0	0	0
Conoderinae				Euam-roj	0	0	1	0
Conoderinae				Euchoco	13	1	0	0
Conoderinae				Euebla	1	6	0	0
Conoderinae				Eul1	3	1	0	0
Conoderinae				Eule	3	0	0	0
Conoderinae				Euleamari	1	0	0	0
Conoderinae				Eulebla	18	0	0	0
Conoderinae				Eulebla	0	0	1	0
Conoderinae				Eulechriops1	14	4	0	1

Conoderinae	Eulechriops12	1	3	2	0
Conoderinae	Eulechriops13	1	1	0	0
Conoderinae	Eulechriops14	8	46	0	0
Conoderinae	Eulechriops15	0	5	0	0
Conoderinae	Eulechriops16	1	2	0	2
Conoderinae	Eulechriops17	0	1	0	0
Conoderinae	Eulechriops4	2	0	0	0
Conoderinae	Eulechriops5	1	0	0	0
Conoderinae	Eulechriops6	3	0	1	0
Conoderinae	Eulechriops7	1	6	0	1
Conoderinae	Euleg-ch	0	1	0	0
Conoderinae	Eulemana	0	0	1	0
Conoderinae	Eulemana2	0	0	2	0
Conoderinae	Eulemana3	0	0	2	0
Conoderinae	Eulenaran	2	9	0	0
Conoderinae	Euletorna	1	0	0	0
Conoderinae	Eulg-ch	1	0	0	0
Conoderinae	Eulmana2	0	0	1	0
Conoderinae	Eulmana4	0	0	1	0
Conoderinae	Eune-bla	2	1	0	0
Conoderinae	Eunegpunc	1	0	0	0
Conoderinae	Eupelblanc	1	0	0	0
Conoderinae	Eurayapc	1	0	0	0
Conoderinae	Lcen	1	0	0	0
Conoderinae	Lec1	0	3	0	0
Conoderinae	Lec2	2	0	0	1
Conoderinae	Lecancho	1	0	0	0
Conoderinae	Lecbandas	3	0	0	0
Conoderinae	Lecgordo	1	0	0	0
Conoderinae	Lechriops10	27	4	0	1
Conoderinae	Lechriops11	3	4	0	0
Conoderinae	Lechriops12	16	0	2	1
Conoderinae	Lechriops13	2	0	4	0
Conoderinae	Lechriops15	13	2	5	1

Conoderinae			Lechriops16	34	16	1	1
Conoderinae			Lechriops17	1	1	11	0
Conoderinae			Lechriops2	4	0	0	1
Conoderinae			Lechriops3	17	0	0	0
Conoderinae			Lechriops5	4	0	0	0
Conoderinae			Lechriops6	0	0	0	1
Conoderinae	<i>n. Gen.</i>	<i>n. Sp.</i>	Lechriops8	1	0	0	0
Conoderinae			Lechriops9	50	7	2	1
Conoderinae			Lecjoe	3	0	0	0
Conoderinae			Lecjos	0	4	2	0
Conoderinae			Lecojoama	0	2	0	0
Conoderinae			Lecorama	0	2	0	0
Conoderinae			Lecpunto	1	0	0	0
Conoderinae			Lecreman	0	0	1	0
Conoderinae			Lecriman	0	0	0	1
Conoderinae			Lecrimanc	0	1	0	0
Conoderinae			Lecrio	1	0	0	0
Conoderinae			Lecroamar	0	1	0	0
Conoderinae			Piazurus	1	0	0	0
Conoderinae			Piazurus2	1	0	0	0
Conoderinae			Piazurus3	4	1	0	0
Conoderinae			Piazurus5	1	0	0	0
Conoderinae			Zyg1	0	0	1	0
Conoderinae			Zygocresta	0	2	0	0
Conoderinae			Zygosol	0	0	1	0
Conoderinae			Zygpuntobla	0	1	0	0
Conoderinae			Zygscab	0	1	0	0
Conoderinae			Zytotech	0	0	1	0
Cossoninae			Cossoninae1	1	0	0	0
Cossoninae			Cossoninae10	0	3	0	0
Cossoninae			Cossoninae11	0	6	0	0
Cossoninae			Cossoninae12	0	1	0	0
Cossoninae			Cossoninae2	0	6	0	0
Cossoninae			Cossoninae3	0	5	2	0

Cossoninae					Cossoninae4	0	5	0	0
Cossoninae					Cossoninae5	3	4	0	0
Cossoninae					Cossoninae6	2	0	1	0
Cossoninae					Cossoninae7	1	0	0	0
Cossoninae					Cossoninae8	0	1	1	0
Cossoninae					Cossoninae9	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchina	Cryptorhynchina	<i>Eubulus</i>	<i>reticulatus</i>	Cryptorhynchinae17	3	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchina	Cryptorhynchina	<i>Pisaeus</i>		Cryptorhynchinae18	2	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchina	Cryptorhynchina	<i>Pisaeus</i>	<i>sp.</i>	CrypX01	2	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchina	Cryptorhynchina	<i>Eubulus</i>	<i>nimbatus</i>	CrypX05	2	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchina	Cryptorhynchina	<i>Pisaeus</i>	<i>sp.</i>	CrypX19	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Cryptorhynchus</i>	<i>nr. murinus</i>	Cononaranja	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Zascelis</i>	<i>affaber</i>	Cry01	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Eubulus</i>		Crybla	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Cryptorhynchus</i>	<i>alboscuelatus</i>	Crycachos1	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Cryptorhynchus</i>	<i>sp.</i>	Crycrebla	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Cryptorhynchus</i>	<i>propinguus</i>	Cryptchiq	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Zascelis</i>	<i>glabrata</i>	Cryptorhynchinae11	3	0	1	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Metriophilus</i>		Cryptorhynchinae21	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Sternocoelus</i>	<i>venosus</i>	Cryptorhynchinae22	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Tyrannion</i>		Cryptorhynchinae23	2	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Eubulomus</i>		Cryptorhynchinae24	1	0	1	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Eubulus</i>		Cryptorhynchinae27	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Eubulus</i>		Cryptorhynchinae28	2	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Metriophilus</i>		Cryptorhynchinae29	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Sternocoelus</i>	<i>sp.</i>	Cryptorhynchinae5	4	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Tylodina	<i>Metrania</i>	<i>pallata</i>	Cryptorhynchusrosado	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Eubulus</i>	<i>munitus</i>	Crypuntos	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Eubulus</i>	<i>munitus</i>	Crypuntos	0	0	1	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Pisaeus</i>	<i>sp.</i>	CrypX01	0	4	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Tylodina	<i>Microxypterus</i>	<i>sp. 4</i>	CrypX03	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Cryptorhynchus</i>	<i>strigatus</i>	CrypX04	0	0	1	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Pisaeus</i>	<i>sp.</i>	CrypX06	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Metriophilus</i>	<i>horridulus</i>	CrypX07	0	1	0	0

Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Cryptorhynchus</i>	<i>nr. undulatus</i>	CrypX08	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Cryptorhynchus</i>	<i>strigatus</i>	CrypX09	0	0	1	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Pisaeus</i>	<i>sp.</i>	CrypX12	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Semnorhynchus</i>	<i>fulvopictus</i>	CrypX13	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Metriophilus</i>	<i>horridulus</i>	CrypX14	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Eubulus</i>	<i>sp.</i>	CrypX16	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Cryptorhynchus</i>	<i>undulatus</i>	CrypX20	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Tyrannion</i>	<i>sp.</i>	CrypX21	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Tyrannion</i>	<i>sp.</i>	CrypX22	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Cryptorhynchus</i>	<i>strigatus</i>	CrypX11	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Tylodina			Cryraya1/2	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Eubulomus</i>		Eubulomus	5	5	5	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Tylodina			Eubultne	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Tyrannion</i>		Eubulus11	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Eubulopsis</i>	<i>edentata</i>	Eubulus5	8	0	2	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Tylodina	<i>Metrania</i>		Metra	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Zascelis</i>		Zascelis	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryptorhynchini	Cryptorhynchina	<i>Eubulomus</i>	<i>sp.</i>	Zascelisxxi	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Gasterocercini		<i>Episcirrus</i>	<i>propugnator</i>	Cryptorhynchinae3	6	0	0	0
Cryptorhynchinae	Gasterocercini		<i>Phalias</i>	<i>latricus</i>	Phalat	2	0	0	0
Cryptorhynchinae	Psepholacini		<i>Hemiliopsis</i>	<i>nudicollis</i>	Hemnud	0	0	1	0
Cryptorhynchinae					Colama	0	1	0	0
Cryptorhynchinae					Conocabla1	0	1	0	0
Cryptorhynchinae					Conocabla2	0	2	0	0
Cryptorhynchinae					Conochoc	2	0	0	0
Cryptorhynchinae					Contrpunc	0	1	0	0
Cryptorhynchinae					CrppX02	1	0	0	0
Cryptorhynchinae					Cry1	0	10	0	0
Cryptorhynchinae					Cry2	0	1	0	0
Cryptorhynchinae					Cry3	0	1	0	0
Cryptorhynchinae					Cry4	0	3	0	0
Cryptorhynchinae					Cry5	0	1	0	0
Cryptorhynchinae					Cry6	0	1	0	0
Cryptorhynchinae					Cry7	0	1	0	0

Cryptorhynchinae	Cry8	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cry9	6	0	0	0
Cryptorhynchinae	Cryambla	0	0	1	0
Cryptorhynchinae	Crybla1	0	0	1	0
Cryptorhynchinae	Cryblack	0	0	2	0
Cryptorhynchinae	Cryblack	0	0	0	1
Cryptorhynchinae	Cryblanpunt	0	0	0	1
Cryptorhynchinae	Cryc0xx01	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryca3	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Crycachos2	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Crycachos3	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Crycana	0	0	1	0
Cryptorhynchinae	Crychocolate	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Crycono	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Crycoxx01	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Crycresta	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryeloshu	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryescamarosa	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Crygorcre	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Crygris	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryhojo	0	0	1	0
Cryptorhynchinae	Cryhombrosbla	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryhomchoc	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryhylob	0	0	2	0
Cryptorhynchinae	Cryil	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Crylargo	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Crymanchbla	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	Crymroja	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Crymter	0	0	1	0
Cryptorhynchinae	Crynaranja	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Crynegrobla	0	2	0	0
Cryptorhynchinae	Cryojoscab	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Cryolamanch	0	1	0	0
Cryptorhynchinae	Crypl	0	0	2	0

Cryptorhynchinae		Cryphocrosa	0	1	0	0
Cryptorhynchinae		Crypicos	0	1	0	0
Cryptorhynchinae		Cryppelos	0	1	0	0
Cryptorhynchinae		Cryppunto	0	1	0	0
Cryptorhynchinae		Crypraybarr	3	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryprojopel	1	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptaia2	0	2	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptoala3	0	1	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptoconcuernos	0	1	0	0
Cryptorhynchinae		Crytogde	0	0	1	0
Cryptorhynchinae		Cryptopataspel	0	2	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptopataspel	0	0	1	0
Cryptorhynchinae	<i>Paleopus</i>	Cryptorhynchinae1	3	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae12	0	1	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae13	2	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae14	3	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae15	3	2	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae16	3	1	5	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae19	3	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae2	5	0	1	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae25	1	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae26	1	0	0	0
Cryptorhynchinae	<i>Paleopus</i>	Cryptorhynchinae30	1	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae31	1	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae32	2	0	5	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae33	1	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae34	1	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae35	12	5	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae36	1	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae37	3	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae38	0	1	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae39	2	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae4	1	0	0	0
Cryptorhynchinae		Cryptorhynchinae40	4	0	0	0



Cryptorhynchinae				Eubulbt	1	0	0	0	
Cryptorhynchinae				Eubulcabne	1	0	0	0	
Cryptorhynchinae				Eubulcabne	0	0	1	0	
Cryptorhynchinae			<i>n. Gen.</i>	Eubulpicos	0	1	0	0	
Cryptorhynchinae			<i>n. Sp.</i>	Eubulus1	2	0	0	0	
Cryptorhynchinae				Eubulus10	1	0	0	0	
Cryptorhynchinae				Eubulus2	0	1	0	0	
Cryptorhynchinae				Eubulus3	0	0	1	0	
Cryptorhynchinae				Eubulus4	6	0	5	0	
Cryptorhynchinae				Eubulus6	2	0	0	0	
Cryptorhynchinae				Eubulus7	1	0	0	0	
Cryptorhynchinae				Eubulus8	1	0	0	0	
Cryptorhynchinae				Eubulus9	1	0	0	0	
Cryptorhynchinae				Eubulusbl	1	0	0	0	
Cryptorhynchinae				Eucabne	0	0	1	0	
Cryptorhynchinae				Euwhite	0	0	1	0	
Cryptorhynchinae				Metamchiq	0	1	0	0	
Cryptorhynchinae				raro10	1	0	0	0	
Cryptorhynchinae				rosado22	1	0	0	0	
Cryptorhynchinae				Setasvcry	0	3	0	0	
Curculioninae	Anthonomini		<i>Neomastix</i>	<i>setulosus</i>	Anthonomus6	0	1	0	0
Curculioninae	Anthonomini		<i>Loncophorus</i>		Loncophorus1	0	1	0	0
Curculioninae	Camarotini	Camarotina	<i>Camarotus</i>		Camarotus1	1	0	0	0
Curculioninae	Camarotini	Camarotina	<i>Camarotus</i>		Camarotus2	1	0	0	0
Curculioninae	Camarotini	Prionomerina	<i>Prionomerus</i>		Pirion1	0	1	0	0
Curculioninae	Camarotini	Prionomerina	<i>Prionomerus</i>	<i>aesopus</i>	Priaes	0	3	0	0
Curculioninae	Derelomini		<i>Anclylorhynchus</i>	<i>bicarinatus</i>	Ancbic	8	0	0	0
Curculioninae	Derelomini		<i>Derelominus</i>	<i>piceus</i>	Ceratopus1	0	5	0	0
Curculioninae	Derelomini		<i>Phyllotrox</i>		Phyllotrox	0	1	0	0
Curculioninae	Derelomini		<i>Ursidius</i>	<i>haticoides</i>	Urshal	0	120	0	1
Curculioninae	Erodiscini		<i>Ludovix</i>		Atenistes	0	0	1	0
Curculioninae	Erodiscini		<i>Erodiscus</i>		Erodiscus1	2	0	3	0
Curculioninae	Erodiscini		<i>Erodiscus</i>		Erodiscus2	1	0	0	0
Curculioninae	Erodiscini		<i>Erodiscus</i>		Erodiscus3	1	0	1	0

Curculioninae	Eugnomini	Eugnomina	<i>Udeus</i>		Anthonomus12	11	1	0	0
Curculioninae	Otidocephalini		<i>Myrmex</i>		Myrmex	17	4	0	0
Curculioninae	Otidocephalini		<i>Myrmex</i>		Myrmex1	1	12	0	3
Curculioninae	Piazorhinini		<i>Piazorhinus</i>	<i>inermis</i>	Prionomerinae3	0	13	0	0
Curculioninae	Prionobrachiini		<i>Chelotonyx</i>		Curculio1	1	0	0	0
Curculioninae	Rhamphini	Tachygonina	<i>Tachygonus</i>		Tachygonus1	1	0	0	0
Curculioninae	Tychiini	Lignyodina	<i>Plocetes</i>	<i>pusillus</i>	Anton	0	5	0	0
Curculioninae					Anthonomus1	0	1	0	0
Curculioninae					Anthonomus10	3	1	0	0
Curculioninae					Anthonomus11	9	0	0	0
Curculioninae					Anthonomus13	2	0	0	0
Curculioninae					Anthonomus14	1	2	0	0
Curculioninae					Anthonomus15	1	0	0	0
Curculioninae					Anthonomus16	2	0	0	0
Curculioninae					Anthonomus2	1	1	0	0
Curculioninae					Anthonomus3	1	1	0	0
Curculioninae					Anthonomus4	2	0	0	0
Curculioninae					Anthonomus5	3	0	0	0
Curculioninae					Anthonomus7	2	0	0	0
Curculioninae					Anthonomus8	37	0	0	0
Curculioninae					Anthonomus9	4	0	0	0
Curculioninae					Anto16	0	3	0	0
Curculioninae					Antonom	0	1	0	0
Curculioninae					Antox	0	1	0	0
Curculioninae					Prionomerinae1	0	1	0	0
Curculioninae					Prionomerinae2	0	1	0	0
Curculioninae					Prionomerinae4	3	0	0	0
Curculioninae					Prionomerus2	0	0	1	0
Entiminae	Anypotactini		<i>Polydacrys</i>	<i>sp</i>	Exophthalmus	0	2	0	0
Entiminae	Anypotactini		<i>Prepodellus</i>	<i>viridisquamis</i>	Pandeteleius1	0	8	0	0
Entiminae	Anypotactini		<i>Polydacrys</i>	<i>seriegranosus</i>	Polydrosinae1	0	2	0	0
Entiminae	Eustylini		<i>Compsus</i>	<i>auricephalus</i>	Exophblanco	0	1	0	0
Entiminae	Eustylini		<i>Exophthalmus</i>	<i>sulcicrus</i>	Exophthalmus1	0	11	0	0
Entiminae	Eustylini		<i>Exophthalmus</i>	<i>impositus</i>	Exophthalmus3	0	6	0	0

Entiminae	Naupactini		<i>Mimographus</i>	<i>amandus</i>	Exophthalmus2	0	8	0	0
Entiminae	Naupactini				Mimoblan	0	0	2	0
Entiminae	Tanymecini	Tanymecina	<i>Pandeleterus</i>		Pandeleterus3	0	4	0	0
Molytinae	Anchonini				Anchonus	0	4	0	0
Molytinae	Anchonini		<i>Anchonus</i>	<i>muicidus</i>	Cryancho	0	2	0	0
Molytinae	Anchonini		<i>Geobyrsa</i>		Geobyrsa	10	7	0	3
Molytinae	Cholini	Cholina	<i>Archarias</i>	<i>cinctus</i>	Cholus1	1	0	0	0
Molytinae	Cholini	Cholina	<i>Cholus</i>	<i>tessellatus</i>	Cholus3	0	24	0	0
Molytinae	Cholini	Cholina	<i>Cholus</i>	<i>scalaris</i>	Cholus7	0	1	0	0
Molytinae	Cholini	Cholina	<i>Homalinotus</i>		Homalinotus	0	2	0	0
Molytinae	Cleogonini		<i>Rhyssomatus</i>		Chalcodermus	0	6	1	1
Molytinae	Cleogonini		<i>Rhyssomatus</i>	<i>sp</i>	Rhyssomatus	0	0	3	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>	<i>cristatus</i>	Concri	0	0	2	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>	<i>sp.</i>	Conomancne	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conopicosnegro	0	0	1	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus1	2	0	1	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus10	2	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus11	0	8	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus12	2	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus13	2	0	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus14	1	0	1	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>	<i>tridens</i>	Conotrachelus15	1	2	2	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>	<i>excavatus</i>	Conotrachelus16	2	0	1	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus17	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>	<i>inexplicatus</i>	Conotrachelus18	1	3	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus19	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus2	2	2	3	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Aeatus</i>	<i>costulatus</i>	Conotrachelus20	1	1	1	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus21	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus22	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus23	1	1	1	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus24	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus25	0	2	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus26	0	0	1	0

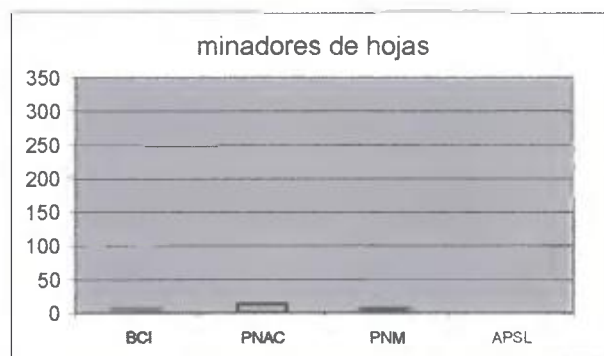
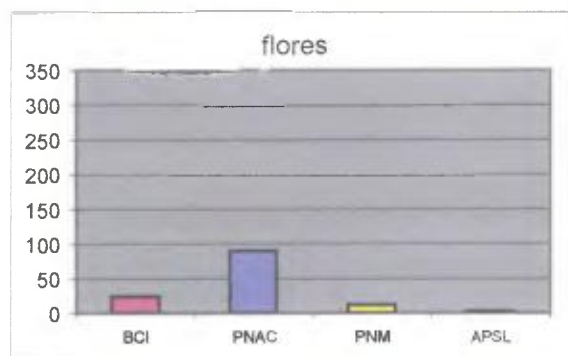
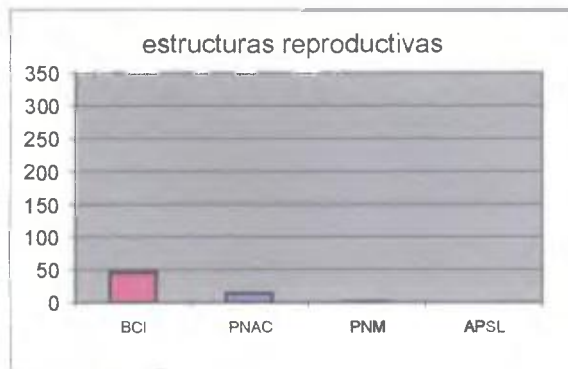
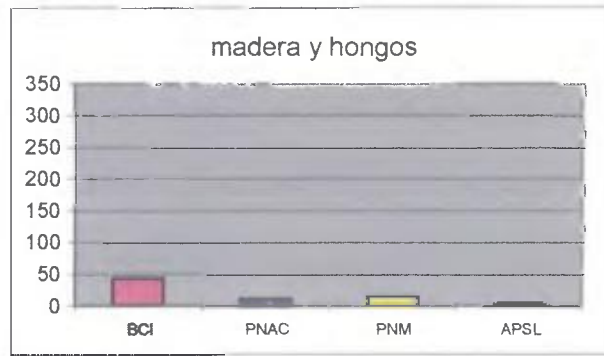
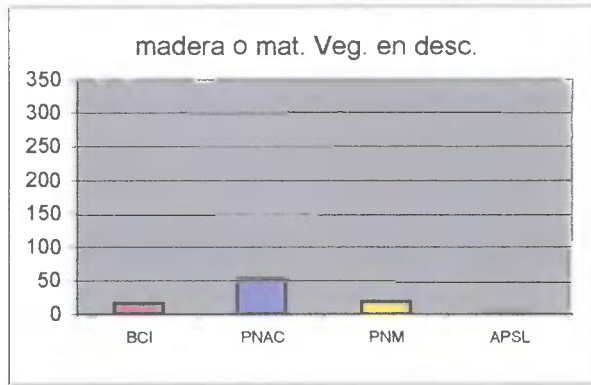
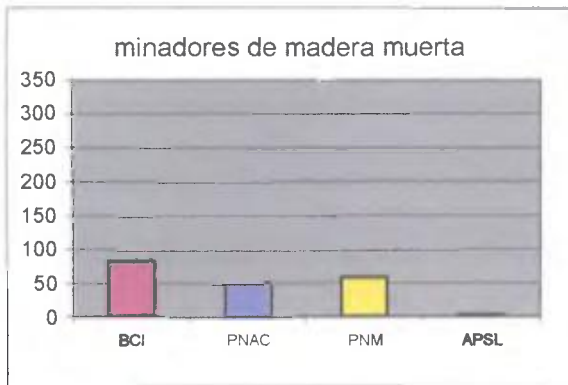
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus27	0	0	1	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus28	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus29	1	0	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus3	2	3	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus30	1	0	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus31	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus32	0	2	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus33	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus34	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus35	0	0	1	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus36	0	0	1	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus37	1	0	3	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Aeatus</i>	<i>costulatus</i>	Conotrachelus4	24	0	6	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus5	2	0	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus6	6	0	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>	<i>arachnoides</i>	Conotrachelus7	6	0	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus8	3	0	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>		Conotrachelus9	1	0	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Conotrachelus</i>	<i>paleatus</i>	Crypeliini	0	1	0	0
Molytinae	Conotrachelini		<i>Aeatus</i>	<i>costulatus</i>	Cryptorhynchinae20	8	0	2	0
Molytinae	Hylobiini	Hylobiina	<i>Heilipodus</i>	<i>phyrnodes</i>	Heiphy	0	2	0	0
Molytinae	Hylobiini	Hylobiina	<i>Heilipodus</i>	<i>phyrnodes</i>	Heiphy	0	0	0	1
Molytinae	Hylobiini	Hylobiina	<i>Hilipinus</i>	<i>sulcicrus</i>	Hilsul	0	1	0	0
Molytinae	Hylobiini	Hylobiina	<i>Rhineilipus</i>	<i>curvieri</i>	Hylobinae1	1	0	0	0
Molytinae	Hylobiini	Hylobiina	<i>Parabyzes</i>	<i>angulosus</i>	Hylobinae10	2	0	1	0
Molytinae	Hylobiini	Hylobiina	<i>Rhineilipus</i>	<i>intensus</i>	Hylobinae12	2	0	0	0
Molytinae	Hylobiini	Hylobiina	<i>Heilipodus</i>	<i>nigromaculatus</i>	Hylobinae4	1	1	1	0
Molytinae	Hylobiini	Hylobiina	<i>Marshallius</i>	<i>guttatus</i>	Hylobinae5	1	0	0	0
Molytinae	Hylobiini				Hylver	0	1	0	0
Molytinae					Anchonus2	0	1	0	0
Molytinae					Cholus2	0	7	0	0
Molytinae					Cholus4	0	20	0	0
Molytinae					Cholus5	0	4	0	0
Molytinae					Cholus6	0	0	2	0

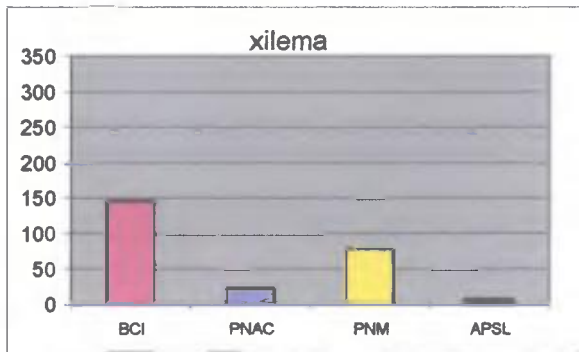
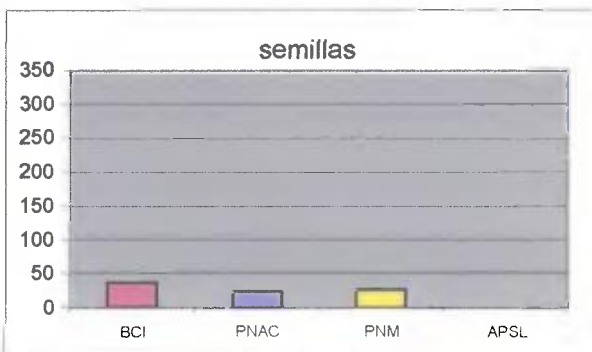
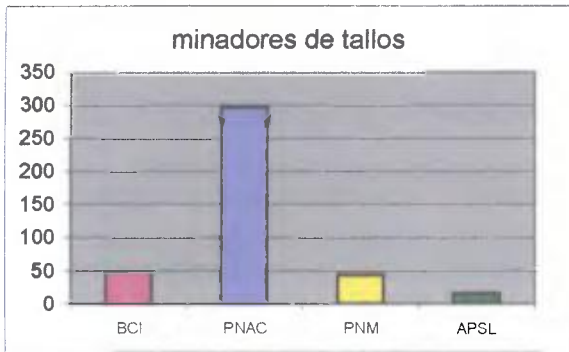
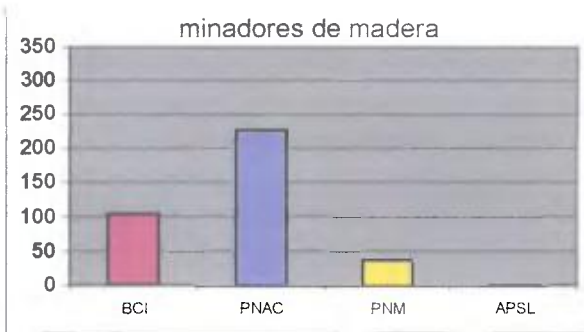
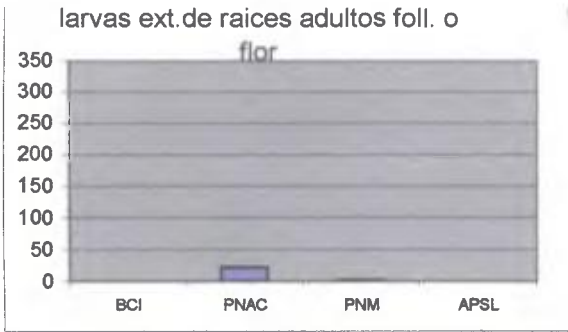
	Molytinae				Cholus8	0	2	1	0
	Molytinae				Cholus9	0	1	0	0
	Molytinae				Heilipus1	0	1	0	0
	Molytinae				Heilipus2	0	1	0	0
	Molytinae				Hyloamanuevo	0	1	0	0
	Molytinae				Hylobiinae	0	4	0	0
	Molytinae				Hylobiinae19	0	1	0	0
	Molytinae				Hylobinae11	1	1	0	0
	Molytinae				Hylobinae13	2	0	0	0
	Molytinae				Hylobinae14	8	0	3	0
	Molytinae				Hylobinae15	0	1	0	0
	Molytinae				Hylobinae16	0	4	0	0
	Molytinae				Hylobinae17	0	1	0	0
	Molytinae				Hylobinae18	0	2	0	0
	Molytinae				Hylobinae19	0	5	0	0
	Molytinae				Hylobinae2 = Hilipus	4	3	0	0
	Molytinae				Hylobinae20	0	1	0	0
	Molytinae				Hylobinae21	0	0	2	0
	Molytinae				Hylobinae3	1	0	0	0
	Molytinae				Hylobinae6	1	0	0	0
	Molytinae				Hylobinae7	1	0	0	0
	Molytinae				Hylobinae8	1	0	0	0
	Molytinae				Hylobinae9	0	1	0	0
	Molytinae				Hylobiussp	0	1	0	0
	Molytinae				Hylomanch	0	4	0	0
	Molytinae				Hylonegro	0	0	1	0
	Molytinae				Hylonero	0	0	1	0
	Molytinae				Hyloonda	0	0	2	0
	Molytinae				Hyloultimo	1	0	0	0
	Molytinae				Hylpuntos	0	0	2	0
Dryophthoridae	Orthognathinae	Rhinostomini		<i>Rhinostomus</i>	<i>barbirostris</i>	222	6	1	4
	Orthognathinae	Rhinostomini		<i>Rhinostomus</i>	<i>thomsoni</i>	62	47	0	1
	Rhynchophorinae	Sphenophorini		<i>Metamasius</i>		0	2	0	0
	Rhynchophorinae	Sphenophorini		<i>Metamasius</i>		0	15	0	0

	Rhynchophorinae	Sphenophorini		<i>Metamasius</i>	Metamasius2	0	1	0	0
	Rhynchophorinae	Sphenophorini		<i>Metamasius</i>	Metamasius3	0	2	0	0
	Rhynchophorinae	Sphenophorini		<i>Rhodobaenus</i>	<i>nawradii</i>	0	1	0	0
	Rhynchophorinae	Sphenophorini		<i>Metamasius</i>	Metamasius5	0	3	0	0
	Rhynchophorinae	Sphenophorini		<i>Metamasius</i>	Metamasius7	0	1	0	0
	Rhynchophorinae	Sphenophorini		<i>Metamasius</i>	Metamasius8	0	1	0	0
Platypodidae					Platy	195	326	41	3
Rhynchitidae	Rhynchitinae	Rhynchitini	Eugnamptina	<i>Eugnamptus</i>	Eug6	0	1	0	0
	Rhynchitinae	Rhynchitini	Eugnamptina	<i>Eugnamptus</i>	Eugnamptus1	1	0	3	0
	Rhynchitinae	Rhynchitini	Eugnamptina	<i>Eugnamptus</i>	Eugnamptus2	1	2	0	0
	Rhynchitinae	Rhynchitini	Eugnamptina	<i>Eugnamptus</i>	Eugnamptus3	1	1	0	0
	Rhynchitinae	Rhynchitini	Eugnamptina	<i>Eugnamptus</i>	Eugnamptus4	0	1	0	0
	Rhynchitinae	Rhynchitini	Eugnamptina	<i>Eugnamptus</i>	Eugnamptus5	0	6	0	0
	Rhynchitinae	Rhynchitini	Eugnamptina	<i>Eugnamptus</i>	Eugnamptus7	0	2	0	0
Scolytidae					Scoly	375	56	137	10

## APÉNDICE II

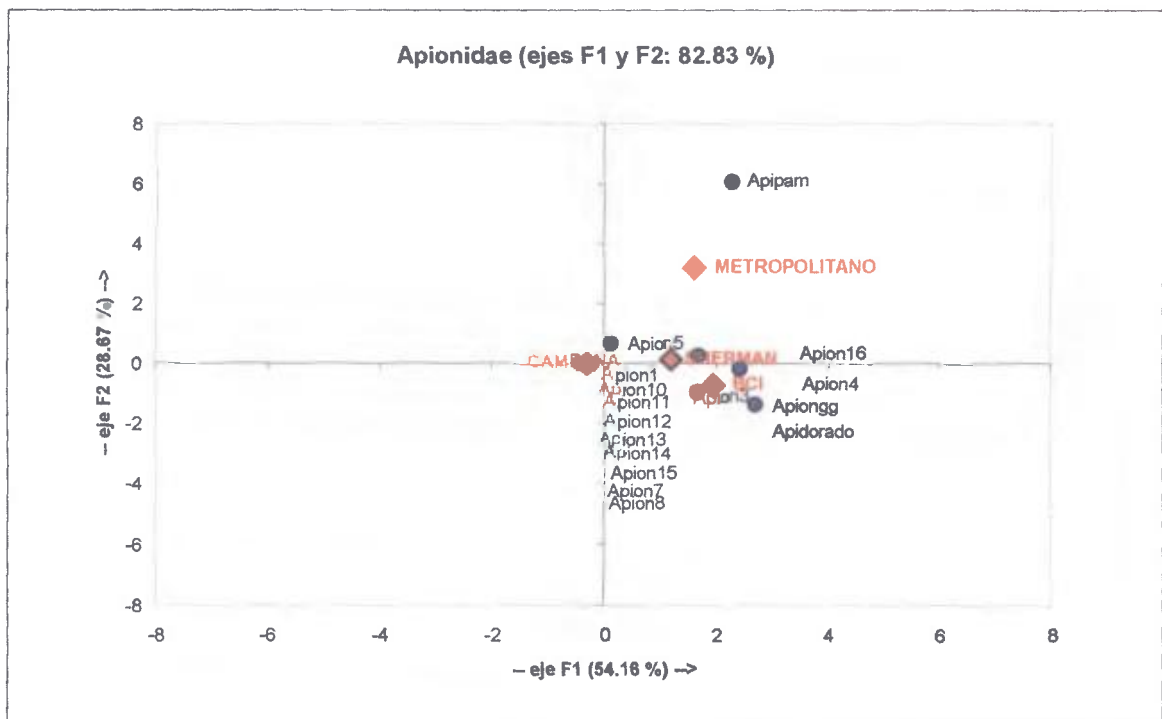
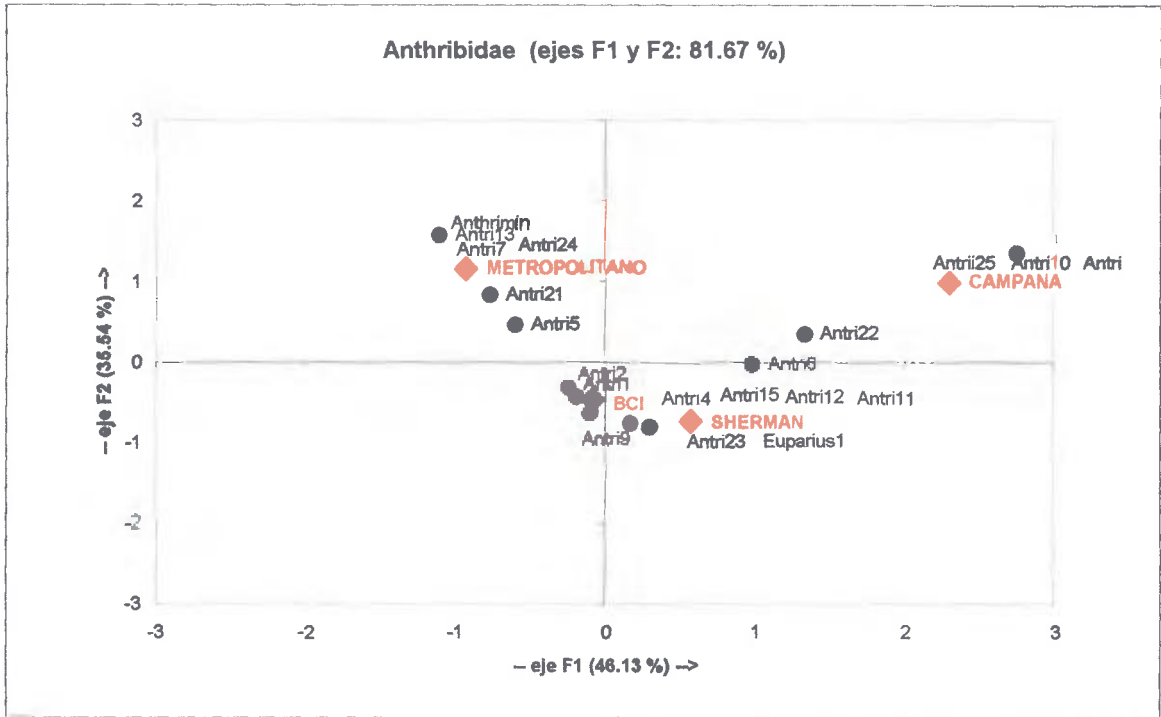
Gráficas representando la cantidad de individuos pertenecientes a cada hábito alimenticio en cada sitio.



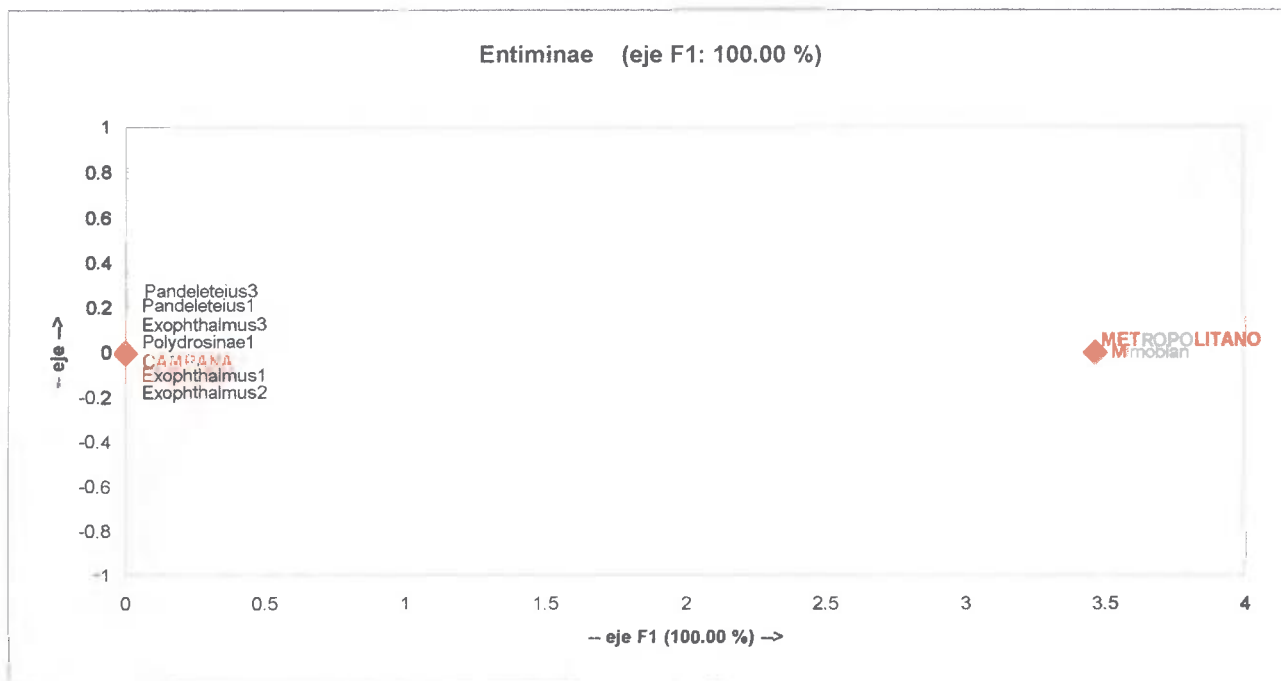
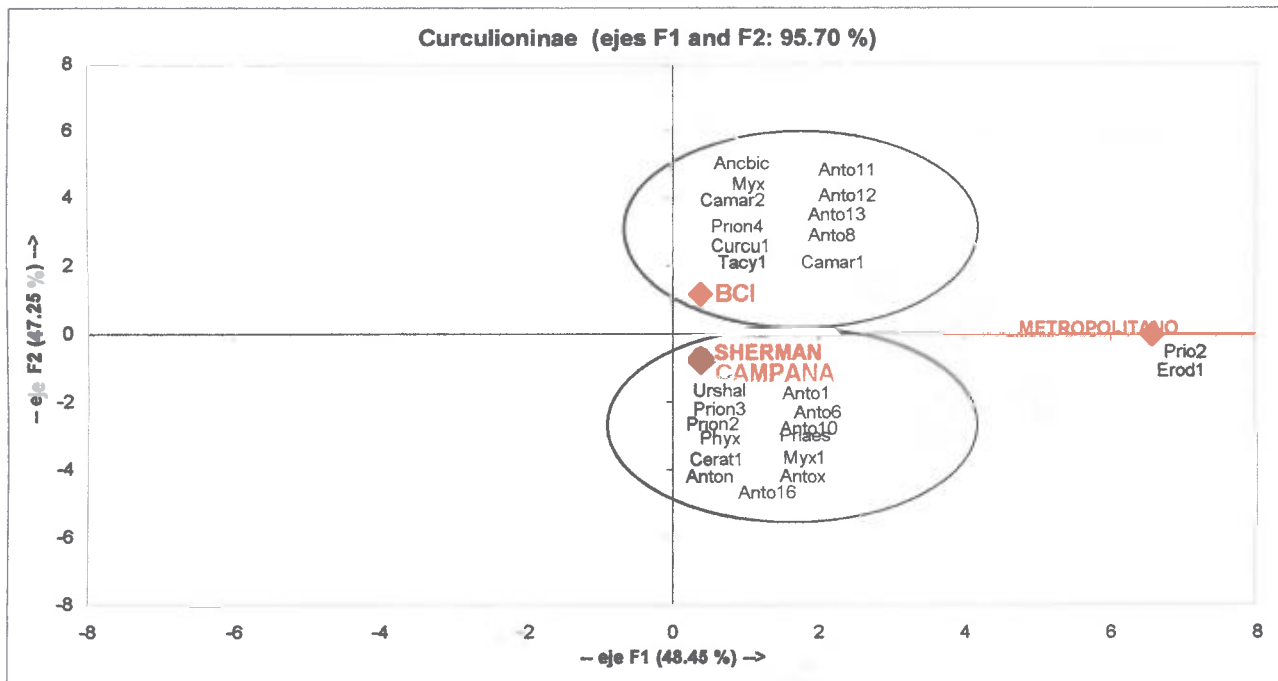


## APÉNDICE III

Gráficas mostrando los análisis de correspondencia simple para todas las morfoespecies por subfamilia por sitio.

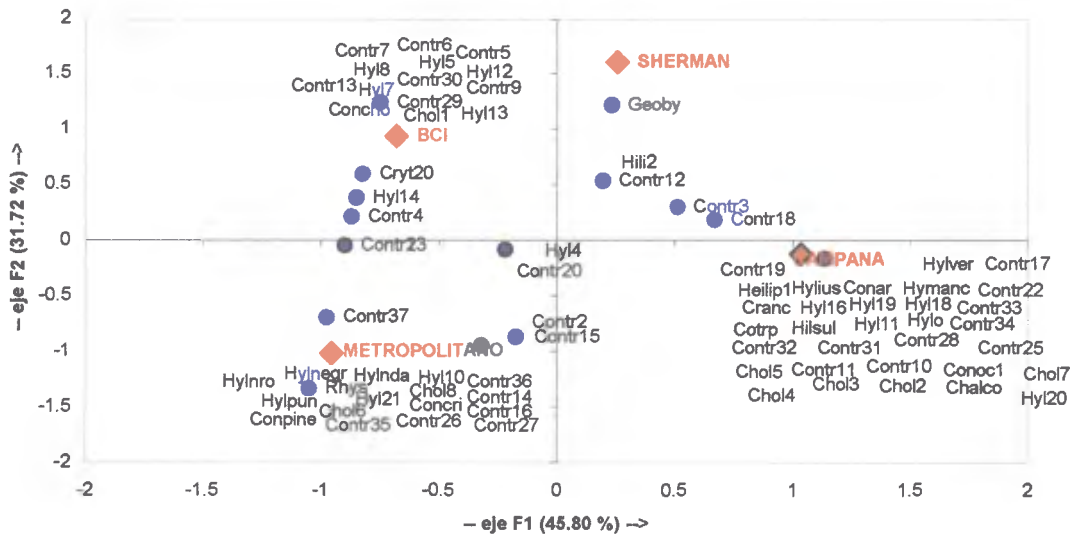




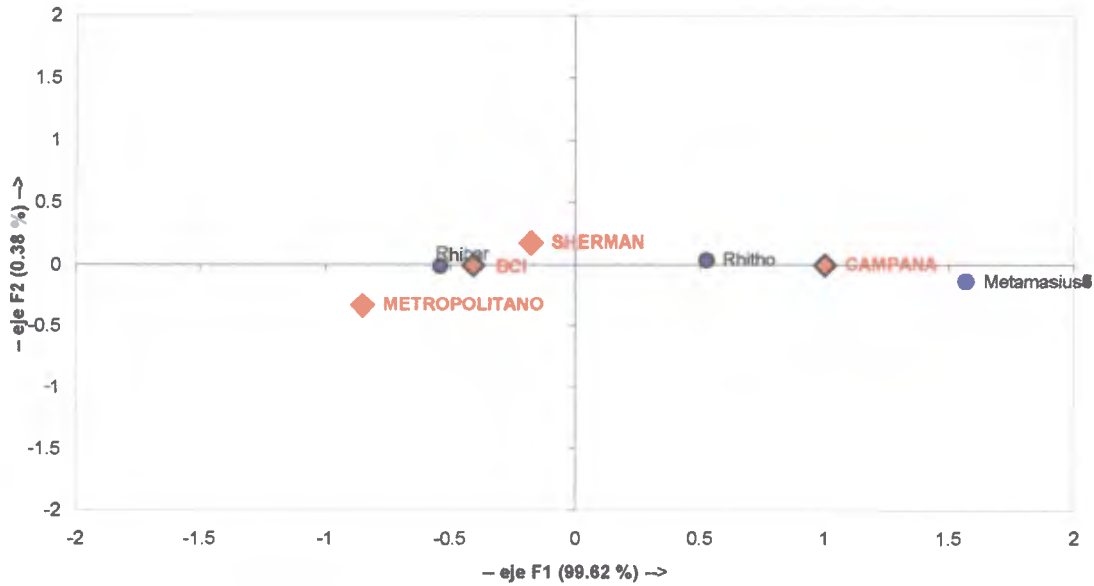




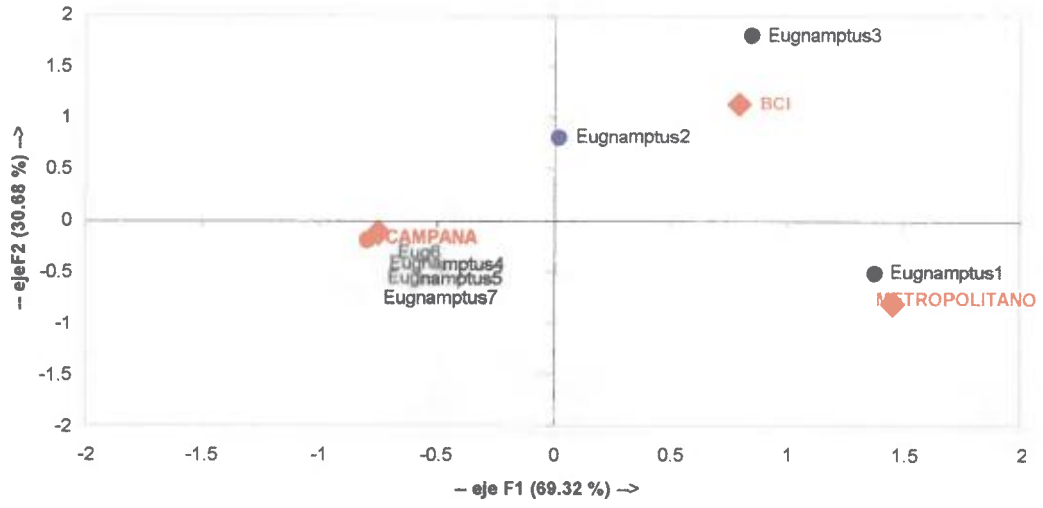
**Molytinae (ejes F1 y F2: 77.52 %)**



**Dryophthoridae (ejes F1 y F2: 100.00 %)**

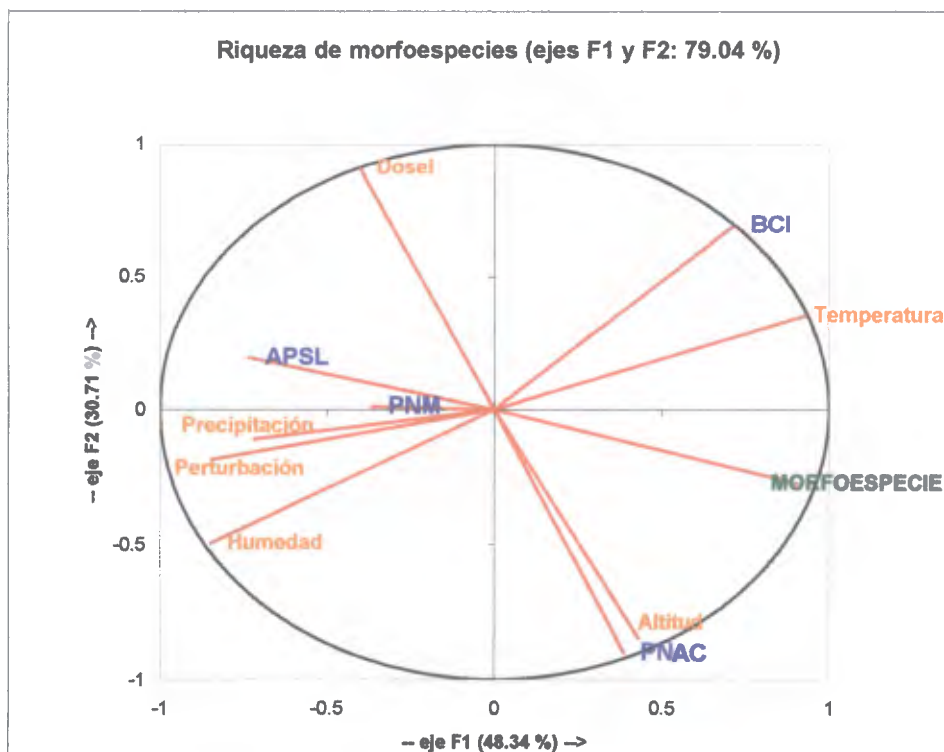
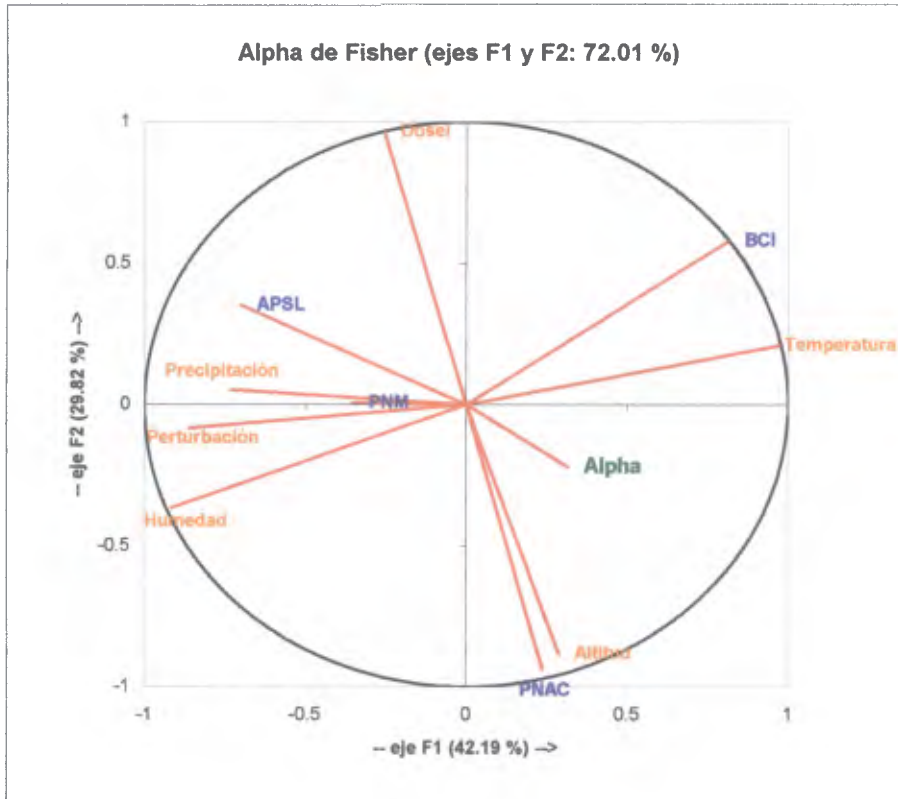


*Rhyncophorinae* (ejes F1 y F2: 100.00 %)

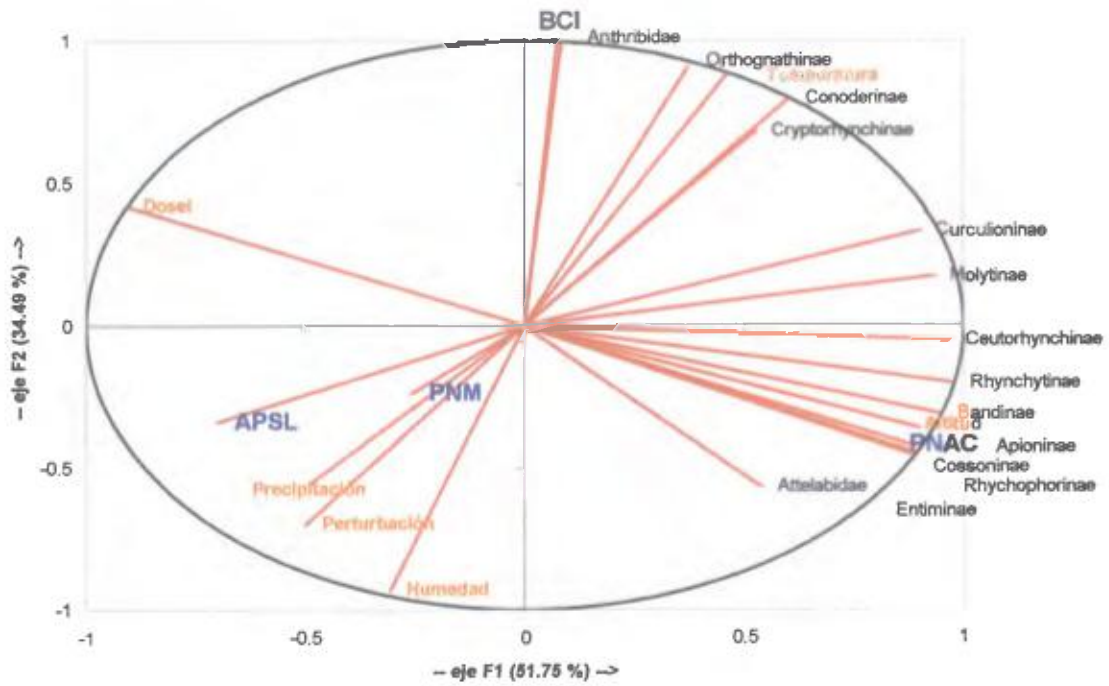


## APÉNDICE IV

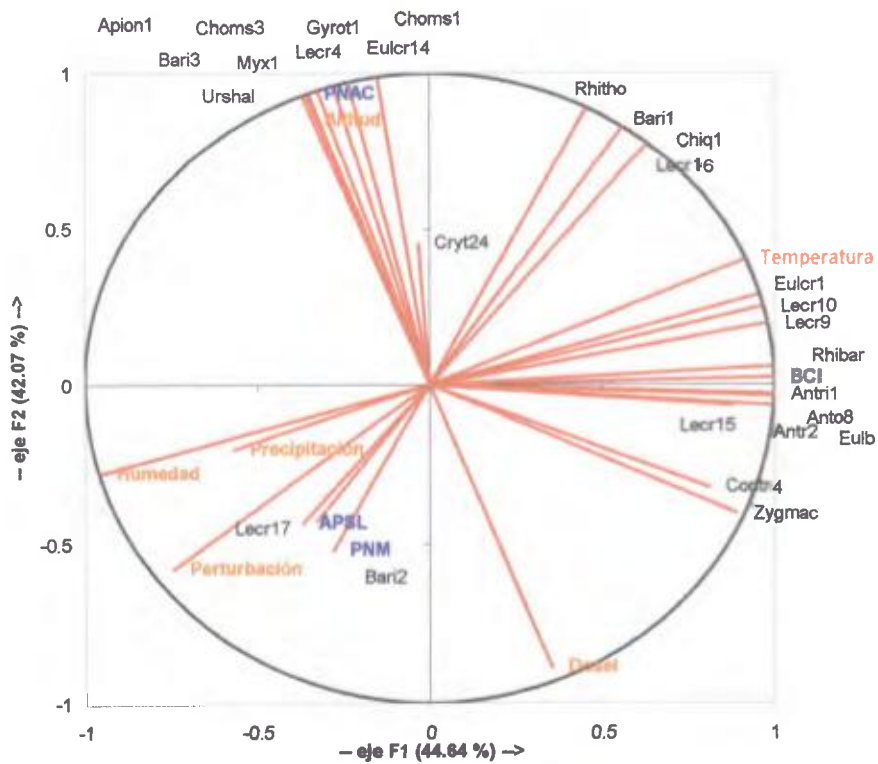
Gráficas mostrando los análisis de componente principal tomando en cuenta diferentes variables.



Número de individuos por subfamilia (ejes F1 y F2: 86.25 %)



Morfoespecies abundantes (ejes F1 y F2: 86.71 %)



Abundancia de individuos (axes F1 y F2: 80.24 %)

