

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ  
VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y TECNOLOGÍA

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT SOBRE LAS  
COMUNIDADES DE AVISPAS (HYMENOPTERA: BRACONIDAE) EN LOS  
BOSQUES DE TIERRAS BAJAS DE PANAMÁ.

LOUISE A. RODRIGUEZ SCOTT

TESIS PRESENTADA COMO UNO DE LOS REQUISITOS PARA OPTAR AL  
GRADO DE MAGISTER EN CIENCIAS BIOLÓGICAS CON ORIENTACIÓN EN  
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

PANAMÁ, REPUBLICA DE PANAMÁ

2021



Título de la Tesis:

**“EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT SOBRE LAS COMUNIDADES DE AVISPAS (HYMENOPTERA: BRACONIDAE) EN LOS BOSQUES DE TIERRAS BAJAS DE PANAMÁ”**

TESIS

Sometida para optar al título de Maestría en Ciencias Biológicas con orientación en Biodiversidad y Conservación

Vicerrectoría de Investigación y Postgrado

Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología

APROBADO POR:

**Dr. Enrique Medianero Segundo**  
Presidente

**Dr. Héctor Barrios**  
Miembro

**Dr. Bruno Zachrisson**  
Miembro

REFRENDADO POR:

**REPRESENTANTE DE LA VICERRECTORÍA  
DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO**

FECHA: 14 DE MAYO DE 2021

## **DEDICATORIA**

A Dios por darme la salud, la fe, la fuerza y la guía en todo mi camino. A mi familia y mi asesor por sus enseñanzas, motivación, tiempo, paciencia y apoyo incondicional.

## **AGRADECIMIENTO**

A la Universidad de Panamá y el Sistema Nacional de Investigación (SNI) por brindar los fondos y recursos para desarrollar las actividades de investigación. Al Ministerio de Ambiente y al Parque Natural Metropolitano por expedir los permisos de recolectas. A mi asesor el Dr. Enrique Medianero Segundo, a los profesores Dr. Bruno Zachrisson y Dr. Héctor Barrios por sus comentarios y correcciones a este trabajo. A Marcelo Mack y JeanCarlos Abrego para su apoyo en la investigación.

## ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA .....	ii
AGRADECIMIENTO .....	iv
RESUMEN .....	1
SUMMARY .....	2
I. INTRODUCCIÓN .....	3
OBJETIVOS .....	7
1.1 General .....	7
1.2 Específicos.....	7
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	8
2.1 Fragmentación de hábitat .....	9
2.2 Impactos de la fragmentación de hábitat sobre la biodiversidad.....	10
2.3 Modelos de la fragmentación .....	11
2.3.1 El modelo de equilibrio de Biogeografía de Islas.....	11
2.3.2 Metapoblaciones .....	14
2.3.3 Metacomunidades .....	15
2.4 Conectividad y manejo del paisaje .....	18
2.5 Familia Braconidae .....	19
2.6 Estudios sobre el efecto de la fragmentación en las poblaciones de hymenopteros.....	20
III. MATERIALES Y MÉTODOS .....	24
3.1 Sitios del estudio.....	25
3.1.1 Parque Natural Metropolitano (PNM) .....	26
3.1.2 Albrook (ALB) .....	28

3.1.3	Corozal (COR).....	29
3.2	Método de captura y análisis de las muestras.....	31
3.3	Variables ambientales .....	33
3.4	Análisis estadístico .....	34
3.4.1	Diversidad alfa ( $\alpha$ ).....	34
3.4.2	Diversidad beta ( $\beta$ ) .....	37
3.4.3	Índice de fragmentación.....	38
3.5	Prueba estadística.....	39
IV.	RESULTADOS .....	40
4.1	Riqueza y abundancia general de las comunidades de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en los tres fragmentos estudiados .....	41
4.1.1	Riqueza de morfoespecies.....	42
4.1.2	Abundancia de subfamilias y morfoespecies .....	42
4.2	Riqueza, abundancia y composición de las comunidades de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) por fragmentos estudiados .....	41
4.2.1	Albrook (ALB):.....	41
4.2.2	Corozal (COR): .....	42
4.2.3	Parque Natural Metropolitano (PNM): .....	43
4.3	Curvas de acumulación de especies y de rarefacción de los tres fragmentos estudiados .....	45
4.4	Estacionalidad general de los individuos de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en los muestreos realizados en los fragmentos estudiados .....	47
4.5	Índices de biodiversidad.....	48
4.5.1	Diversidad Alfa ( $\alpha$ ).....	48
4.5.2	Densidad.....	49

4.5.3	Diversidad Beta ( $\beta$ ).....	51
4.6	Asociación entre las subfamilias de Braconidae y los fragmentos estudiados..	56
4.7	Índice de fragmentación.....	57
4.8	Asociación entre las variables ambientales y las subfamilias de Braconidae en los tres fragmentos estudiados .....	58
V.	DISCUSIÓN .....	60
VI.	CONCLUSIONES .....	67
VII.	RECOMENDACIONES.....	69
VIII.	LITERATURA CITADA .....	71

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Número de morfoespecies e individuos por subfamilia de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) colectados en los tres fragmentos estudiados durante los años 2019-2020.....	41
<b>Cuadro 2.</b> Número de individuos por morfoespecies de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) colectados de los tres fragmentos estudiados. ....	43
<b>Cuadro 3.</b> Número de morfoespecies, subfamilia e individuos de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) por fragmentos estudiados durante los años 2019-2020. ...	41
<b>Cuadro 4.</b> Número de morfoespecies de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) registrados por fragmentos. ....	44
<b>Cuadro 5.</b> Índices de diversidad $\alpha$ de Braconidae en los tres fragmentos estudiados. ...	48
<b>Cuadro 6.</b> Densidad de morfoespecies de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae), en los muestreos realizados en los tres fragmentos estudiados.....	50
<b>Cuadro 7.</b> Densidad de subfamilias de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae), en los muestreos realizados en los tres fragmentos estudiados. ....	50
<b>Cuadro 8.</b> Densidad de subfamilias de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae), en los muestreos realizados en los tres fragmentos estudiados. ....	51
<b>Cuadro 9.</b> Índice de diversidad $\beta$ de Whittaker de las morfoespecies de los tres fragmentos estudiados.....	51
<b>Cuadro 10.</b> Índice de diversidad $\beta$ de Whittaker de las subfamilias de los tres fragmentos estudiados. ....	52
<b>Cuadro 11.</b> Índice de diversidad $\beta$ de Jaccard de las morfoespecies de los tres fragmentos estudiados. ....	52
<b>Cuadro 12.</b> Índice de diversidad $\beta$ de Jaccard de las subfamilias de los tres fragmentos estudiados .....	53

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Número de especies de equilibrio en el modelo MacArthur-Wilson (1963). .12	12
<b>Figura 2.</b> El efecto de área y distancia en el modelo MacArthur-Wilson (1963). ..... 13	13
<b>Figura 3.</b> Representación esquemática de los cuatro modelos de metapoblaciones (Harrison y Hastings, 1996). ..... 14	14
<b>Figura 4.</b> Representación esquemática de los cuatro marcos teóricos para la teoría de metacomunidades para dos especies en competencia con las poblaciones A y B (Leibold <i>et al.</i> , 2004). ..... 16	16
<b>Figura 5.</b> Mapa de ubicación de los sitios de recolecta: COR, ALB, PNM. .... 26	26
<b>Figura 6.</b> Modelo de la trampa utilizada para la recolecta de braconídeos (Townes, 1972). ..... 31	31
<b>Figura 7.</b> Abundancia de individuos por subfamilias de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en los tres fragmentos estudiados. .... 45	45
<b>Figura 8.</b> Curvas de acumulación de las morfoespecies de Braconidae en los tres fragmentos estudiados. .... 46	46
<b>Figura 9.</b> Curvas de rarefacción de las morfoespecies de Braconidae encontrados en los tres fragmentos estudiados. .... 46	46
<b>Figura 10.</b> Número de individuos de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) reportados en los tres fragmentos estudiados. .... 47	47
<b>Figura 11.</b> Número de morfoespecies compartidas de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en los tres fragmentos estudiados. .... 53	53
<b>Figura 12.</b> Número de subfamilias compartidas de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en los tres fragmentos estudiados. .... 54	54
<b>Figura 13.</b> Dendrograma de similitud (Bray-Curtis) de las morfoespecies de Braconidae encontradas en los tres fragmentos estudiados. .... 55	55
<b>Figura 14.</b> Dendrograma de similitud (Bray-Curtis) de las subfamilias de Braconidae encontradas en los tres fragmentos estudiados. .... 56	56
<b>Figura 15.</b> Análisis de CA para la composición de subfamilias de Braconidae entre los fragmentos estudiados. .... 57	57

<b>Figura 16.</b> Análisis de RDA para la composición de subfamilias de Braconidae entre los fragmentos estudiados.....	59
<b>Figura 17.</b> Modelo operativo para la planificación de conservación, que incorpora fases de evaluación, planificación y gestión (Grantham <i>et al.</i> , 2010; Knight <i>et al.</i> , 2006). .....	65

## ÍNDICE DE ANEXOS

<b>Anexo I.</b> Valores promedios por mes de las variables climáticas en los tres fragmentos estudiados.....	86
<b>Anexo II.</b> Variables ambientales usadas en el análisis de Redundancia.....	87

## **ABREVIATURAS**

ACP: Autoridad del Canal de Panamá

ALB: Albrook

ANAM: Autoridad Nacional de Ambiente

CA: Análisis de Correspondencia Simple

COR: Corozal

EM: Efecto de masa

MIAMBIENTE: Ministerio de Ambiente

MN: paradigma “Neutral”

OE: Ordenamiento de Especies

PNM: Parque Natural Metropolitano

RDA: Análisis de Redundancia

UNESCO: Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura

## RESUMEN

La degradación y destrucción de los ecosistemas naturales son las causas primarias de la declinación global de la biodiversidad. En Panamá, se ha perdido el 45% de la superficie total de los bosques naturales del país. Si no se hace lo necesario para evaluar el estado del ecosistema y buscar maneras que el ambiente sea más conservado, las especies llegarán a la extinción. Los experimentos de fragmentación son herramientas útiles que se usan para proporcionar pruebas claras de los fuertes impactos y típicamente degradantes de la pérdida de la biodiversidad. En los bosques tropicales, uno de los grupos de organismos que responden más rápido a las alteraciones ambientales son los insectos y entre ellos la presencia de parasitoides juega un papel ecológico muy importante. Por lo que los objetivos de esta investigación es evaluar el efecto de los hábitats fragmentados en la composición de la familia Braconidae y determinar qué factores ambientales influyen en su riqueza y abundancia. Utilizando trampas Malaise tipo Townes, se realizaron once meses de muestreo de mayo del 2019 a marzo del 2020 en tres sitios en la ciudad de Panamá: el Parque Natural Metropolitano (PNM), Albrook (ALB) y Corozal (COR). Se registraron 1697 individuos, 74 morfoespecies y 16 subfamilias. Se encontró que la riqueza y la abundancia de morfoespecies de avispas fueron significativamente diferentes entre los fragmentos. El fragmento del PNM, presentó la mayor riqueza de morfoespecies. Las morfoespecies más abundantes en este fragmento fueron morfoespecie150 (Doryctinae), morfoespecie117 (Adeliinae), morfoespecie118 (Microgastrinae), morfoespecie130 (Aphidiinae) y morfoespecie1 (Rogadinae). La abundancia de subfamilias de avispas podrá ser explicada por el número de especies de Lepidoptera; sin embargo, no encontramos diferencias estadísticas significativas ( $p > 0.05$ ). Los tres fragmentos estudiados son similares en la composición de morfoespecies y subfamilias de avispas, además, son poco afectados por la fragmentación, por lo cual se pueden servir como “stepping stones” /corredores rotos y aportar recursos para mantener poblaciones de avispas.

## SUMMARY

The degradation and destruction of natural ecosystems are the primary causes of global decline in biodiversity. In Panama, 45% of the total area of the country's natural forests have been lost. If what is necessary is not done to assess the state of ecosystems in order to innovate conservation methods for environments, species will go extinct. Fragmentation experiments are useful tools used to provide clear evidence of strong and typically degrading impacts of biodiversity loss. In tropical forests, one of the groups of organisms that quickly respond to environmental alterations are insects; among them the presence of parasitoids plays an important ecological role. Hence, the objectives of this research are to evaluate the effect of fragmented habitats on the composition of the Braconidae family and to determine what environmental factors influence species richness and abundance. Using Malaise traps, eleven months of sampling were carried out from May 2019 to March 2020 at three sites in Panama City: Parque Natural Metropolitano (PNM), Albrook (ALB) and Corozal (COR). A total of 1697 individuals, 74 morphospecies and 16 subfamilies were recorded. The richness and abundance of wasp morphospecies and subfamilies were significantly different between the fragments studied. The PNM fragment presented highest richness of morphospecies. The most abundant morphospecies in this fragment were morphospecies150 (Doryctinae), morphospecies117 (Adeliinae), morphospecies118 (Microgastrinae), morphospecies130 (Aphidiinae) y morphospecies1 (Rogadinae). The abundance of wasp families can probably be explained by the number of Lepidoptera species; however, statistical difference was not found ( $p > 0.05$ ). The composition of wasp species and subfamilies was similar between the fragments studied but are not very sensitive to the effects of fragmentation, which is why the fragments studied can serve as "stepping stones" / broken corridors and provide resources to maintain wasp populations.

## **I. INTRODUCCIÓN**

El efecto que tiene la fragmentación de los bosques naturales en la composición y diversidad de las comunidades de animales es desde hace años uno de los campos más desarrollados dentro de la biología de la conservación (Causse, 2001; San Vicente y Valencia, 2006; Santos y Tellería, 2006; Fontúrbel, 2007; Montico, 2013; Osorio *et al.*, 2012; Zurita, 2014; Wekesa *et al.*, 2018). La fragmentación se define como el proceso de división de un hábitat natural continuo en secciones y es un proceso clave para explicar cómo ocurre la dinámica de ocupación de la tierra y los cambios de la densidad de los bosques y la diversidad de la fauna (López-Barrera *et al.*, 2006). También, es uno de los dos problemas ambientales más importantes en la actualidad (Fontúrbel, 2007; Zurita, 2014). La fragmentación es un fenómeno complejo que engloba tres procesos simultáneos e interdependientes de alteración del paisaje: (1) la pérdida progresiva de superficie de hábitat; (2) la subdivisión creciente del hábitat remanente; y (3) los efectos de borde (Fahrig y Merriam, 1994; Murcia, 1995; López-Barrera, 2004; García, 2011; Haddad *et al.*, 2015).

Los efectos de la fragmentación aumentan a lo largo de los años, alterando gravemente el ecosistema y produciendo aislamiento geográfico que restringe el movimiento natural de las especies. Más de 50% de los bosques tropicales se han degradado a nivel mundial y con el uso de nuevas imágenes satelitales, se revela que casi el 43% de la superficie del mundo terrestre se ha convertido de su estado natural para fines antropogénicos (Chazdon *et al.*, 2009; Barnosky *et al.*, 2012). En el período 2000 a 2010, se registró una pérdida neta de bosques de 7 millones de hectáreas anuales en los países tropicales del mundo (FAO, 2016). En Panamá, la cobertura boscosa ha disminuido desde 5,245,000 hectáreas en 1947 a 3,364,591 hectáreas en 2000, lo que representa el 45% de la superficie total del país (ANAM, 2010). Si el proceso de fragmentación continúa a un ritmo exponencial, los bosques tropicales del mundo podrían desaparecer por completo (Haddad *et al.*, 2015).

Una de las consecuencias a nivel mundial más evidente de la fragmentación de los ecosistemas es la desaparición de numerosas especies de flora y fauna nativas (Mas y Sandoval, 2000; Haddad *et al.*, 2015). Los estudios que investigan la influencia de la fragmentación del hábitat en la biodiversidad y el riesgo de extinción de especies es de

suma importancia y han sido un foco principal de investigación de conservación de la biodiversidad ( Laurance, 1990; Conner y Rudolph, 1991; Newmark, 1991; Didham *et al.*, 1998; Bergman *et al.*, 2018; Andrade *et al.*, 2019) y por lo tanto, son temas frecuentes en la literatura científica actual. En los bosques tropicales, la evidencia indica que uno de los grupos que responden más rápido a las alteraciones ambientales son los insectos (Basset *et al.*, 2003; Medianero *et al.*, 2017; Basset y Lamarre, 2019). Dentro de los insectos, los parasitoides son uno de los grupos que se ven más afectados. Los parasitoides se pueden usar para evaluar los efectos de la fragmentación de los bosques porque juegan un papel ecológico en la regulación de las poblaciones de otros insectos debido a la densodependencia de sus presas (Haddad *et al.*, 2015).

Un grupo muy diverso e importante de parasitoides son las avispas de la familia Braconidae. Ghaharia *et al.* (2006), estiman que hay aproximadamente 20,000 especies que constituyen a 50 subfamilias. Estas especies varían en tamaño desde 0,1 cm de longitud hasta 3-4 cm. La mayoría de los braconidos son endo o exo parasitoides que se alimentan de los estadios larvales de Coleoptera, Diptera y Lepidoptera, principalmente (Whitfield, 2002). Esto hace que los parasitoides de la familia Braconidae sean buenos indicadores biológicos para medir las alteraciones del hábitat. La familia Braconidae es un agente regulador de diversos grupos de insectos herbívoros que indica la presencia o ausencia de otras especies a través de la cadena alimenticia (Sharkey *et al.*, 1997).

Para establecer vínculos más directos con los procesos de los ecosistemas, se requieren más estudios para investigar los patrones de diversidad de rasgos funcionales y la diversidad taxonómica con indicadores biológicos. Los experimentos de fragmentación son herramientas útiles que se usan para proporcionar pruebas claras de los impactos fuertes y típicamente degradantes de la pérdida de biodiversidad (Wright y Muller-Landau, 2006). González y Ruíz (2000), propusieron el uso de los himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) como indicadores en un estudio de la diversidad biológica de las selvas deciduas y en la evaluación y monitoreo de los efectos de las actividades antropogénicas en los ecosistemas. Sin embargo, hace falta estudios sobre la sistémica y biología de las

especies que hay en el trópico con fin de subsanar las carencias existentes de información (González y Ruíz, 2000).

El efecto que tiene la fragmentación del hábitat sobre las comunidades de avispas de la familia Braconidae en los bosques de tierras bajas de Panamá ha sido poco estudiado, lo que muestra las carencias existentes de información sobre estas comunidades. Esta investigación pretende contribuir a la construcción de la línea base evaluando la vulnerabilidad de las poblaciones de los himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) que lleven a hacer planes estratégicos para la sostenibilidad y conservación de los ecosistemas. Por lo tanto, este estudio pretende responder las siguientes preguntas: ¿La riqueza, abundancia y composición de las avispas de la familia Braconidae difieren entre los remanentes/fragmentos de hábitat en los bosques de tierras bajas en la ciudad de Panamá?, ¿Cuál es el efecto que tiene los hábitats fragmentados sobre la composición de las avispas de la familia Braconidae en los fragmentos estudiados? y ¿Qué variable ambiental está influenciando en la composición de las avispas de la familia Braconidae. Se espera que paisajes con un grado de fragmentación intermedio haya provocado una separación de las comunidades de avispas de la familia Braconidae y esto se refleje en una baja similaridad de la mismas.

Para responder estas preguntas nos planteamos los siguientes objetivos:

## **OBJETIVOS**

### **1.1 General**

- Evaluar el efecto de los hábitats fragmentados en la composición de la familia Braconidae.

### **1.2 Específicos**

- Identificar las especies de la familia Braconidae en tres fragmentos de vegetación en los bosques de tierras bajas de Panamá.
- Describir la composición de las comunidades de la familia Braconidae en tres fragmentos de vegetación en los bosques de tierras bajas de Panamá.
- Estimar la diversidad alfa ( $\alpha$ ) y beta ( $\beta$ ) de las comunidades de la familia Braconidae en los tres fragmentos de vegetación en los bosques de tierras bajas de Panamá.
- Determinar cuál de las variables ambientales explica la abundancia de subfamilias de Braconidae en tres fragmentos de vegetación en los bosques de tierras bajas de Panamá.

## **II. REVISIÓN DE LITERATURA**

## 2.1 Fragmentación de hábitat

La investigación en fragmentación de hábitats es desde hace años uno de los campos más desarrollados dentro de la biología de la conservación (Causse, 2001; Fontúrbel, 2007; Montico, 2013; Osorio et al., 2012; San Vicente & Valencia, 2006; Santos & Tellería, 2006; A. Valdés, 2011; Wekesa et al., 2018; Zurita, 2014). Se centra en la división de un hábitat continuo en secciones de hábitats menos continuos, primariamente debido a disturbios antropogénicos. Hay diferentes maneras en que se puede definir la fragmentación de hábitat, que son: (1) la reducción y aislamiento de parches de un entorno natural (Morrison *et al.*, 2006); (2) una alteración de la configuración espacial de los hábitats que involucra una perturbación externa que altera el parche grande para crear parches aislados o tenuemente conectados del hábitat original que no están intercalados con un mosaico extenso de otros tipos de hábitat (Wiens, 1989); (3) transformación del paisaje que incluye la ruptura de hábitats grandes en parches más pequeños (Forman, 1995); (4) cuando un campo grande y bastante continuo de vegetación se convierte en otro tipo de vegetación, de modo que solo quedan fragmentos dispersos del original (Franklin *et al.*, 2002); y (5) la discontinuidad, resultante de un conjunto dado de mecanismos, en la distribución espacial de los recursos y condiciones presentes en un área a una escala dada que afecta la ocupación, reproducción o supervivencia de una especie en particular (Franklin *et al.*, 2002).

La fragmentación del hábitat es la heterogeneidad en su forma más simple: la mezcla de hábitat y no hábitat (Franklin *et al.*, 2002). En realidad, es un fenómeno complejo que engloba tres procesos simultáneos e interdependientes de alteración del paisaje, debido a los cuales se incrementa el riesgo de extinción de las poblaciones de los hábitats originales: (1) la pérdida progresiva de superficie de hábitat; (2) la subdivisión creciente del hábitat remanente; y (3) los efectos de borde. El efecto de borde es el resultante del incremento de la relación perímetro/superficie de los fragmentos, que consisten en cambios en las condiciones biológicas y físicas en las zonas cercanas a los límites de los fragmentos, y pueden alterar los ciclos de vida de las especies que viven en ellos (Fahrig y Merriam,

1994; Murcia, 1995; López-Barrera, 2004; García, 2011; Haddad *et al.*, 2015). Como consecuencia, el proceso produce otros efectos sobre los parches: un aumento en la cantidad, una disminución en los tamaños y un aumento en el aislamiento entre ellos. Estos tres procesos están interrelacionados, y en general la subdivisión del hábitat son mayores en áreas con disponibilidad de hábitat intermedia.

## **2.2 Impactos de la fragmentación de hábitat sobre la biodiversidad**

La fragmentación de hábitat es uno de los dos problemas más importantes en la actualidad y es reconocido como uno de los impulsores clave en la pérdida de biodiversidad global (Fahrig, 2003; Fontúrbel, 2007; Rands *et al.*, 2010; Zurita, 2014; Macedo-Reis *et al.*, 2019; Rogan & Lacher, 2018). Las evaluaciones globales han demostrado que la fragmentación del hábitat está provocando una disminución del tamaño de la población y un aumento del riesgo de desaparición/extinción de numerosas especies de flora y fauna (Mas y Sandoval, 2000; Tittensor *et al.*, 2014). Donovan y Flather (2002), descubrieron que las especies que demuestran tendencias decrecientes en la abundancia global tienen más probabilidades de ocurrir en áreas con alta pérdida de hábitat que las especies con tendencias crecientes o estables. En un estudio similar, Bergman *et al.* (2018) demostró una tendencia comparable en donde la presencia de muchas mariposas en pastizales seminaturales aumentó con el aumento de la cobertura boscosa en el paisaje circundante.

La fragmentación del hábitat muchas veces ocurre debido a algún mecanismo de perturbación (agricultura, deforestación, urbanización, fuegos, etc.) o puede ser estática, como resultado de diferencias topográficas (Franklin *et al.*, 2002). A medida que la población mundial aumenta continuamente, las áreas urbanas crecen rápidamente y amenazan el hábitat de especies nativas de flora y fauna a nivel mundial. Por ejemplo, Salomão *et al.* (2019), indicó que la urbanización tiene efectos negativos en los ensamblajes de escarabajos de estiércol en los bosques dentro de una ciudad tropical. Se seleccionaron nueve sitios de muestreo con diferentes porcentajes de urbanización, que estaban rodeados por diferentes matrices (poblaciones urbanas, tierras agrícolas, manglares

o un mosaico de tales cubiertas de tierra). Se observó que la abundancia de los escarabajos de estiércol coprófagos disminuyó con el aumento de la cobertura del suelo urbano. Esto reveló que los escarabajos de estiércol coprófagos son sensibles a la urbanización.

Igualmente, Andrade *et al.* (2019), describió el efecto de la urbanización sobre los lagartos teídos (*Ameiva ameiva*, *Tupinambis marianae* y *Kentropyx calcarata*) que viven en los bosques tropicales. Se colocaron un total de 44 transectos en fragmentos urbanos y rurales de bosque semi-caducifolio. No se observó *K. calcarata* en los pequeños parches forestales, y las otras especies no alcanzaron un tamaño de muestra mínimo ( $n \geq 40$ ) para modelar la densidad. Sin embargo, *K. calcarata* fue recogido en los fragmentos en los 80's y fue observado en los 90's. Por lo tanto, pueden haberse extinguido localmente. Por consiguiente, el estudio mostró que los fragmentos de bosque urbano de pequeño tamaño (5–8 ha) no podían mantener poblaciones de *K. calcarata* y *A. ameiva*, a pesar de la proximidad a fragmentos más grandes.

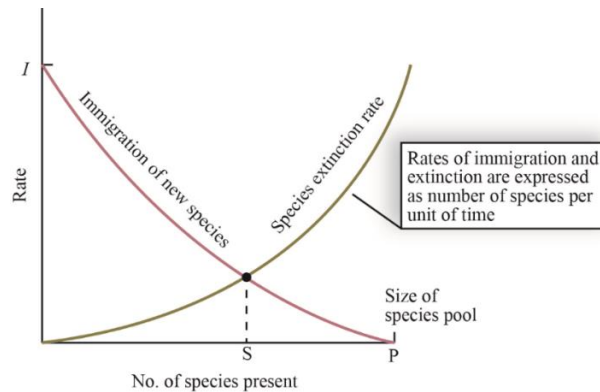
## **2.3 Modelos de la fragmentación**

### **2.3.1 El modelo de equilibrio de Biogeografía de Islas**

Los conceptos de fragmentación del hábitat surgieron de la expansión de las teorías de la biogeografía de islas. La Teoría de la Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson, 1963) supuso una primera aproximación a la dinámica de la composición de las comunidades en fragmentos (San Vicente y Valencia, 2006). La premisa básica del modelo es que el número de especies que ocurren en una isla representa un balance entre la inmigración recurrente de nuevas especies y la extinción recurrente de especies residentes (MacArthur y Wilson, 1963). Cuando las tasas de inmigración y extinción son iguales, el número de especies están en equilibrio.

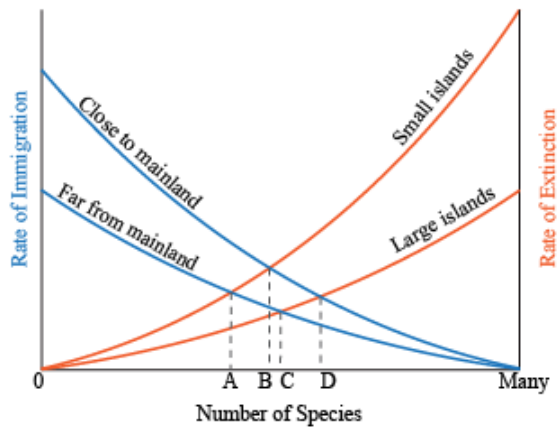
El modelo de equilibrio asume que hay una fuente (piscina) permanente de especies en tierra firme (continente) que pueden potencialmente colonizar una isla. El equilibrio depende del tamaño de la piscina-fuente (continente) de especies (P) y en las tasas máximas

de inmigración (I) y extinción (E). Este equilibrio del número de especies corresponde al punto en el eje de las  $x$  debajo de la intersección de las curvas de I y E (Figura 1). En la intersección, la tasa a la cual las especies nuevas llegan se corresponde con la tasa a la cual las especies presentes en la isla sufren extinción (punto estable). Si la tasa de inmigración excede la tasa de extinción, el número de especies se incrementaría; y si la tasa de extinción excede la tasa de inmigración, el número de especies se disminuiría.



**Figura 1.** Número de especies de equilibrio en el modelo MacArthur-Wilson (1963). La intersección de las curvas de inmigración y extinción determina el número de especies en equilibrio (S). P es el número de especies de la piscina-fuente.

El intercambio en las poblaciones de islas en equilibrio es una característica clave del modelo; sin embargo, para explicar el efecto de especie-área se deben incorporar dos supuestos adicionales acerca de la demografía de la colonización de especies. El primer supuesto es que el tamaño total de la población para cada especie es proporcional al área de la isla. El segundo es que la probabilidad de que la extinción de las poblaciones se reduzca con un decrecimiento del tamaño de la población (Gotelli, 2008). Los tamaños poblacionales serán más grandes en islas grandes que en las pequeñas, y las tasas de extinción van a ser más bajas en islas grandes (Figura 2).



**Figura 2.** El efecto de área y distancia en el modelo MacArthur-Wilson (1963). Efecto de área: A y B. Efecto de distancia: C y D.

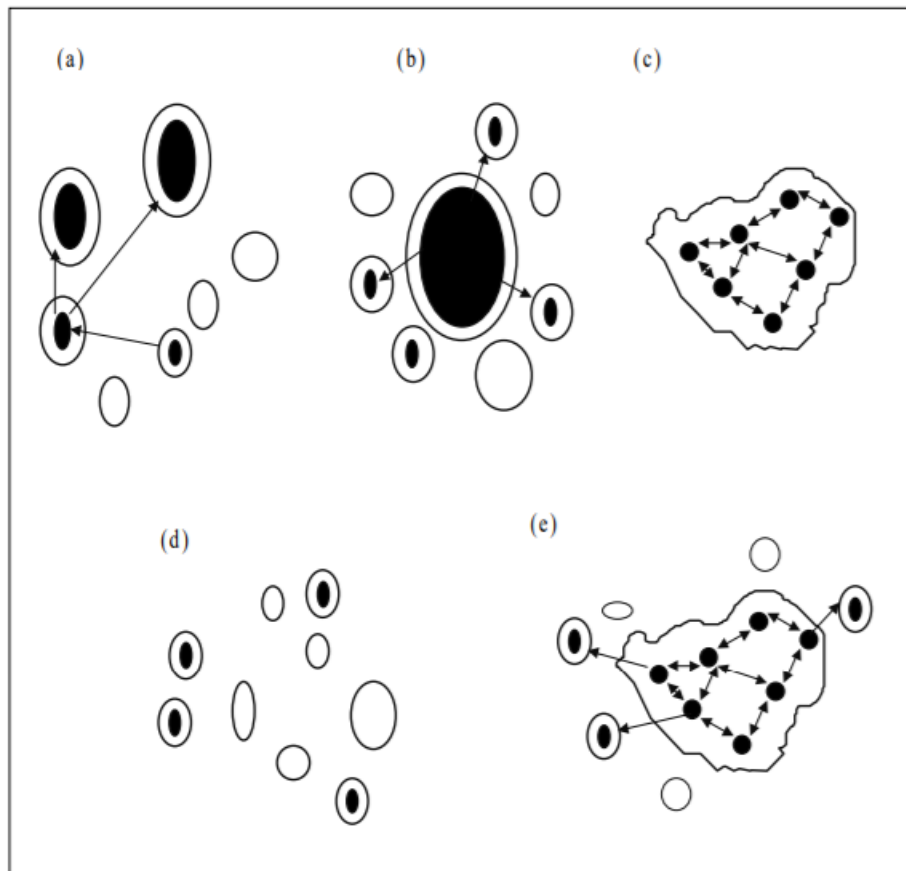
En el modelo, también se puede ver un efecto de distancia modificando las curvas de inmigración para islas distantes y cercanas (Figura 2). Las islas lejanas de la piscina-fuente tendrán una tasa de inmigración reducida, lo que llevaría a un equilibrio de especies más bajo. Por lo tanto, las islas cercanas tendrán más especies en el equilibrio que la isla lejana y estará caracterizada por un mayor intercambio.

Los supuestos del modelo de equilibrio a nivel poblacional son (Gotelli, 2008):

- (a). Una isla potencialmente puede ser colonizada por una porción de  $P$  piscina-fuente de especies que tienen tasa de extinción  $i$  colonización similares;
- (b). La probabilidad de colonización es inversamente proporcional al aislamiento o distancia de la piscina-fuente de especies;
- (c). El tamaño de la población de una especie en particular es proporcional al área de la isla;
- (d). La probabilidad de que una población se extinga es inversamente proporcional a su tamaño; y
- (e). La colonización y extinción de poblaciones locales es independiente de la composición de especies en la isla.

### 2.3.2 Metapoblaciones

Una metapoblación es un conjunto de poblaciones próximas que están conectadas a través de una migración limitada. El modelo clásico de las metapoblaciones (Figura 3a), en el que todas las poblaciones locales tienen la misma probabilidad de extinción local y persiste a través de la recolonización fue propuesto por Levins (1969). Sin embargo, este modelo no se encuentra a menudo en la naturaleza. Más comunes son los otros modelos: isla-continente (Figura 3b), poblaciones parchadas (Figura 3c), y en desequilibrio (Figura 3d).



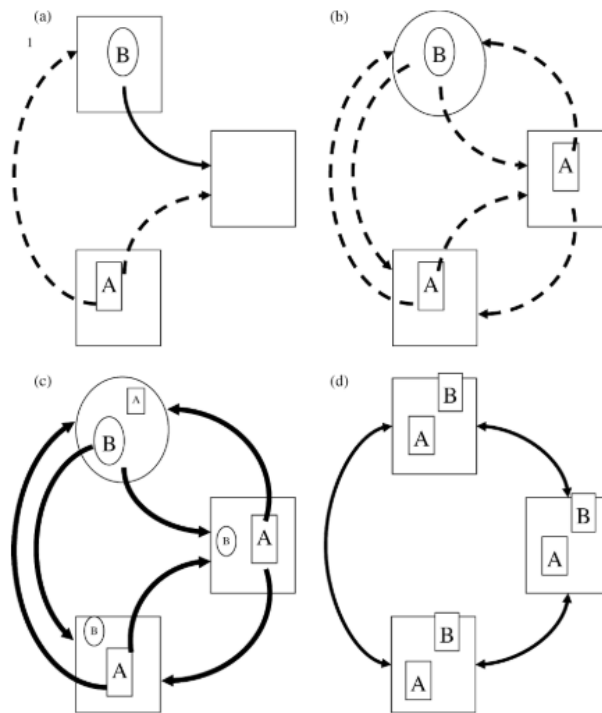
**Figura 3.** Representación esquemática de los cuatro modelos de metapoblaciones (Harrison y Hastings, 1996). Los esquemas ilustrados son (a) modelo clásico de Levins, (b) isla-continente, (c) poblaciones parchadas, (d) metapoblación en desequilibrio y (e) metapoblación con características combinadas de los anteriores. Los símbolos llenos demarcan hábitats ocupados y las flechas demarcan el movimiento de la dispersión de las especies.

En el modelo isla-continente las poblaciones locales pueden ser desiguales en tamaño y longevidad, en donde hay un gran parche desde el que los dispersores migran hacia el resto de los parches. En el modelo poblaciones parchadas los fragmentos pueden estar fuertemente interconectados por la dispersión que rara vez ocurre extinciones locales. En este modelo las metapoblaciones son muy dinámicas con parches similares en donde no hay una distinción clara entre fuentes y sumideros, las migraciones son más equilibradas. En el modelo de metapoblaciones en desequilibrio no existe un modelo estable porque ningún fragmento actúa como una fuente importante para mantener al resto y predominan las extinciones. Si esto no cambia, la metapoblación pueda desaparecer por completo.

Además de los modelos comunes, existe un caso de las metapoblaciones que combine varios modelos (Figura 3e). Se deduce que las especies se distribuyen de acuerdo a tres tipos básicos: i) poblaciones locales, que se agrupan en metapoblaciones; ii) poblaciones locales que son únicas; y iii) poblaciones de la misma especie que no cumplen con los requisitos de una metapoblación (López-Pérez y Becerril-Morales, 1991). Este tipo de metapoblaciones se está siendo más común, debido a la alta fragmentación del hábitat producido por la actividad humana (López-Pérez y Becerril-Morales, 1991).

### **2.3.3 Metacomunidades**

La capacidad de las especies nativas para utilizar hábitats antropogénicos o moverse a través de ellas es uno de los principales determinantes de la conectividad funcional del paisaje (Tischendorf & Fahrig, 2000; Antongiovanni & Metzger, 2005; Zurita et al., 2012). Eso se ve en las metacomunidades. Una metacomunidad ecológica es un ensamble espacial de comunidades interrelacionadas entre sí por consumidores móviles y dispersores de semillas. Hay cuatro marcos teóricos que detallan procesos específicos útiles para predecir los patrones empíricos de las comunidades (Figura 4). Estos son: Dinámica de Parche, Ordenamiento de Especies (OE), Efecto de Masa (EM), y el paradigma “Neutral” (MN).



**Figura 4.** Representación esquemática de los cuatro marcos teóricos para la teoría de metacomunidades para dos especies en competencia con las poblaciones A y B (Leibold *et al.*, 2004). Las flechas conectan las poblaciones de donantes con los sitios de colonización potenciales, mostrados como cajas grandes u óvalos. La caja u óvalo más pequeño denota su nicho de tipo de hábitat. Las flechas sólidas indican un movimiento unidireccional (flechas de un solo rumbo) y las flechas discontinuas un movimiento bidireccional (flechas de dos cabezas). Los cuatro paradigmas ilustrados son (a) dinámica de parches, (b) OE, (c) EM y (d) MN.

En el paradigma de la dinámica de parches se muestra con condiciones que permiten la coexistencia. El modelo asume que los parches son homogéneos en recursos y condiciones, por lo que propone la dinámica espacial es dominada por la extinción y la colonización local (Leibold *et al.*, 2004; Mathew A Leibold y Geddes, 2005). Las extinciones estocásticas en las comunidades locales pueden detener la llegada al punto clímax esperado en el proceso de ensamble y, asimismo, permitir lugares vacíos. De esta manera, los competidores inferiores pueden existir en las comunidades locales solo si tienen una tasa de dispersión más alta que la de los competidores superiores (Levins y Culver, 1971; Leibold *et al.*, 2004). Este paradigma tiende a ocurrir con mayor probabilidad cuando las tasas de dispersión son lentas comparadas con las tasas de extinción estocástica que este modelo asume.

La perspectiva del modelo de OE asume que hay heterogeneidad ambiental. Las especies se separan en nichos espaciales y la dispersión no es suficiente para alterar su distribución. Los factores locales son los que determinan el ordenamiento de las especies en el espacio, persistiendo en cada ambiente solamente las especies tolerantes (o de mayor *fitness*). Las especies son capaces de llegar a cualquier tipo de hábitat (dispersión no localizada) y percibir la heterogeneidad ambiental en toda la metacomunidad (Chase *et al.*, 2005), pero los factores locales terminan ordenando las especies en los hábitats.

El modelo de EM considera la existencia de heterogeneidad ambiental, y que la estructura y dinámica de las comunidades están fuertemente influenciadas por la tasa de dispersión de las especies entre los ambientes (Leibold *et al.*, 2004), e influye en la diversidad local y regional (Chase *et al.*, 2005). Específicamente este modelo asume que la dispersión sucede más rápido que los mecanismos locales, por lo tanto la exclusión de individuos de una comunidad es continuamente reemplazada por nuevos individuos que provienen de otras comunidades en las que son competidores superiores muy productivos (Leibold *et al.*, 2004). De esta manera, una comunidad local mantiene poblaciones que se extinguirían sin inmigración. En el modelo de EM los efectos masivos hacen que las especies estén presentes en los hábitats tanto de origen como de hundimiento.

A diferencia de los 3 modelos anteriores, el MN asume que las especies son equivalentes en todos los aspectos ecológicamente relevantes; en vez de asumir que hay numerosas maneras en que las especies puedan diferir entre ellas (Mathew A Leibold y Geddes, 2005). Esto incluye las habilidades para interactuar con el ambiente a escala local, y también la habilidad de dispersión a través de las metacomunidades. Entonces lo que determina la dinámica es impulsada por procesos de deriva estocásticos y no por el ordenamiento ecológico (Mathew A Leibold y Geddes, 2005). Todas las especies están actualmente presentes en todos los parches; las especies se perderían gradualmente de la región y serían reemplazadas por la especiación.

## 2.4 Conectividad y manejo del paisaje

Los objetivos de las políticas de la conservación de la naturaleza han evolucionado desde el énfasis de la protección de especies emblemáticas y paisajes únicas a las tendencias hacia la conservación de los procesos ecológicos y las que están relacionadas con el funcionamiento del paisaje. No se trata solo de conservar la riqueza de especies, sino también de mantener su dinámica natural de una manera sostenible. Esto incluye la conservación de sus hábitats que se requiere para su supervivencia. La conectividad del paisaje es un término más general que incorpora los conceptos de los corredores y barreras, e indica como los flujos ecológicos responden a la estructura del paisaje (Kubeš, 1996). La conectividad depende de la configuración espacial del paisaje y la permeabilidad de sus componentes. Corredores ecológicos y “stepping stones” / corredores rotos son estructuras que facilitan la conectividad del paisaje.

Corredores ecológicos son resultados del funcionamiento natural del paisaje o resultan de la influencia humana. Hay tres definiciones que se considera (Guerra *et al.*, 2002):

- 1.El concepto estructural: elemento lineal o alargado del paisaje, siendo cualitativamente diferente de las unidades adyacentes,
2. El concepto funcional: ruta preferencial de dispersión o migración en la que una especie se encuentra cierto nivel de protección para realizar sus movimientos, y
3. El concepto legal o gerencial: espacios naturales que gozan de algún tipo de protección legal, por su valor como hábitat lineal y/o función conectiva, y habiendo sido definidos con la intención de evitar el aislamiento de áreas naturales protegidas.

Existe tres tipos básicos que se puede distinguir en concordancia de su origen y estructura: corredores de arroyos, de líneas y de bandas (Kupfer, 1995; Kubeš, 1996).

Los “stepping stones” / corredores rotos son fragmentos de hábitats separados por una distancia pequeña, estando dispuestos de modo que las especies pueden desplazarse entre ellos a través de la matriz del paisaje (Baum *et al.*, 2004). Las especies se puede

utilizar los “stepping stones” para desplazarse en el paisaje principalmente si son móviles y capaces de cubrir distancias mayores. Hay diferentes tipos que se puede considerar dependiendo del ecosistema (por ejemplo, charcos esparcidos o remanentes de bosque en el paisaje). “Stepping stones” depende del estado de alteración de la matriz en la que se incluye.

El manejo de ecosistemas fragmentados tiene dos componentes básicos: el manejo del sistema natural o la dinámica interna de áreas remanentes y el manejo de influencias externas sobre el sistema natural (Saunders *et al.*, 1991). La dinámica interna se refiere a las interacciones bióticas (interespecíficas e intraespecíficas), el ambiente físico (vegetación) y el ambiente químico (nutrientes, luz, temperatura u otros); y la dinámica externa se refiere a las presiones antropogénicas (agricultura, urbanización, industrialización). Los cambios en la dinámica externa y/o interna pueden aumentar o disminuir el crecimiento y la reproducción de un organismo, lo que influye en el tamaño y la productividad de las poblaciones y las interacciones con las especies en una comunidad. De una perspectiva ecológica, los remanentes de bosques más favorables para conservar son los que tienen hábitats distintos, una composición florística y un microclima similar a un bosque primario. Se debe tomar en cuenta la capacidad de desplazamiento para las especies promoviendo su protección.

## **2.5 Familia Braconidae**

La familia Braconidae constituye una de las familias de insectos más ricas en especies. Esta familia es la segunda más grande del Orden Hymenoptera, y junto con su familia hermana Ichneumonidae forman la superfamilia más diversa de todos los insectos (Garro, 2013; Santos-Murgas y Muñoz, 2021). Se estiman que hay aproximadamente 19 434 especies descritas, aunque se estima que hay más de 100 000 especies (Ghahari *et al.*, 2006). Recientemente, Sharkey *et al.* (2021) se describió/redescribió 416 especies de Costa Rica, de las cuales 13 son especies nuevas. La familia al parecer data del Cretácico temprano, diversificándose ampliamente en el Cretáceo temprano y el Terciario temprano,

cuando las plantas florecientes y sus herbívoros holometábolos asociados abundaron (Whitfield, 2002).

La mayoría de los braconídeos son parasitoides primarios de otros insectos, especialmente en las etapas huevo-larvales o larvas de Coleoptera, Diptera y Lepidoptera. Algunos atacan Hemiptera, y raramente Hymenoptera. Como parasitoides, casi invariablemente matan a sus huéspedes, aunque unos pocos solo hacen que sus huéspedes se vuelvan estériles y menos activos. Los braconídeos pueden ser endo o ecto parasitoides (Whitfield, 2002; Aguilar *et al.*, 2006) que varían en tamaño desde aproximadamente 1 mm de longitud hasta 3-4 cm..

Muchas especies son parasitoides de larvas de huevos, que ponen huevos dentro de los huevos del huésped y luego no se desarrollan hasta que el huésped se encuentra en la etapa larvaria. A diferencia de las avispas icneumónicas, muchos se crían en capullos de seda fuera del cuerpo del huésped y otros hacen que los capullos se separen completamente del huésped. Además, a diferencia de las avispas icneumonides, muy pocos braconídeos utilizan pupas del huésped para completar sus ciclos de vida, excepto los parasitoides de mosca en Alysiinae y Opiinae. Por lo cual, algunas han sido utilizadas de control biológico.

## **2.6 Estudios sobre el efecto de la fragmentación en las poblaciones de himenopteros.**

Kruess y Tschardtke (2000) estudiaron el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la diversidad de especies y las interacciones herbívoro-parasitoide en las vainas de arveja arbustiva (*Vicia sepium L.*) en prados grandes y pequeños. Se observaron que las especies mas abundantes colonizaron los prados pequeños. Además, se reportaron que la disminución de la riqueza de especies con prados más pequeños fue más pronunciada para los parasitoides que los herbívoros. El aislamiento del hábitat de mas o menos 100 metros afectó negativamente la colonización de los insectos y desestabilizó las interacciones herbívoro-parasitoide. Kruess y Tschardtke (2000) concluyeron que los remanentes de habitats grandes juegan un papel importante en la conservación de la riqueza de especies.

Graça y Somavilla (2018) estudiaron el efecto de la fragmentación del bosque en la comunidades de avispa sociales (Hymenoptera: Vespidae) en la Amazonia Central. Se investigó como cambiaron las comunidades de avispa sociales de paisajes continuos a paisajes fragmentados en la selva tropical de la Amazonia. Se encontraron más individuos de avispa sociales en los paisajes continuos que los paisajes fragmentados. Se observaron diferencias significativas estadísticamente en la abundancia, riqueza y composición de las avispa sociales entre los paisajes; sin embargo, no se observaron diferencias significativas estadísticamente en la diversidad de especies entre los hábitats. Además, Graça y Somavilla (2018) destacaron que la fragmentación amenaza las especies abundantes tanto las especies raras.

Nemésio y Silveira (2010) evaluaron la influencia del tamaño y forma de los fragmentos sobre las comunidades de abejas orquídeas (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). Se observaron que la abundancia y la riqueza no se correlacionaron con el perímetro de los fragmentos estudiados; sin embargo, se correlacionaron positivamente con el tamaño de las áreas centrales. Basados en estos resultados, Nemésio y Silveira (2010), enfatizaron la importancia de la preservación de los fragmentos con áreas centrales lo más grandes posibles para la conservación de las comunidades de abejas orquídeas.

Stangler *et al.* (2016) estudiaron los patrones de la diversidad vertical e interacciones bióticas de las abejas que anidan a lo largo de un gradiente de remanentes de bosques secundarios. Se observó que el tamaño del fragmento no afectó la abundancia, diversidad, parasitismo y tasas de mortalidad de las abejas. No obstante, los estratos en el bosque y efecto de borde influyeron en las comunidades de las abejas que anidan. Las abejas fueron más abundantes en el dosel y el sotobosque en comparación con el estrato intermedio; y la diversidad fue mayor en el dosel. Stangler *et al.* (2016), mostraron que el efecto de borde tendrá consecuencias negativas para las comunidades de abejas que anidan.

Smith y Mayfield (2018) estudiaron el efecto de la fragmentación del hábitat en los conjuntos de abejas visitantes de tres especies de árboles de la selva tropical australiana. Se examinó la diversidad taxonómica y funcional de las abejas que visitan flores de tres especies de árboles en pequeños y grandes fragmentos de bosques tropicales en paisajes tropicales australianos. Se observó que las especies y la diversidad funcional diferían significativamente entre los fragmentos pequeños y grandes. Hubo una menor diversidad taxonómica de las abejas que visitaban las flores en pequeños fragmentos. Además, las abejas nativas no fueron comunes en los restos pequeños a pesar de la presencia de recursos florales similares a los muestreados en los restos grandes (Smith y Mayfield, 2018).

En un estudio similar, Galbraith *et al.* (2020), estudiaron cómo la diversidad y composición de las poblaciones de abejas nativas difieren entre las plantaciones de teca, agroforestería de café (granjas de café), y pastos en la Península de Nicoya de Costa Rica durante la estación seca y lluviosa. Se colectaron más abejas durante la estación seca que la lluviosa. Se observó que la abundancia de abejas fue significativamente diferente entre los usos de tierra y estaciones. Además, se observó que hubo mayor abundancia de morfoespecies en los pastos de elevación baja, seguida por las granjas de café, los pastos de elevación alta y las plantaciones de teca, respectivamente. Según Galbraith *et al.* (2020), estos hallazgos reflejaron la disponibilidad de recursos estacional en los hábitats. La teca se maneja como un monocultivo y florece durante la estación lluviosa cuando hay menos abejas activas. Por lo contrario, los árboles de sombra en los pastos tienen néctar, polen y sustratos de nidificación disponible durante todo el año.

Ruiz-Guerra *et al.* (2015), estudiaron la abundancia, la riqueza de especies, la similitud y el predominio de las avispas parasitoides braconíidas para cuatro tipos de uso de la tierra (bosque secundario, plantaciones, cercas vivas y pastos) y los restos de bosque tropical húmedo preservado en el sur de México. Se observó que la riqueza y la abundancia de especies eran mayores en bosques preservados y secundarios que en otros tipos de uso de la tierra. Sin embargo, la similitud de las comunidades de las avispas parasitoides

bracónidas fue baja entre los tipos de uso de la tierra; presentando la mayor similitud entre el bosque secundario y los restos del bosque tropical húmedo.

### **III. MATERIALES Y MÉTODOS**

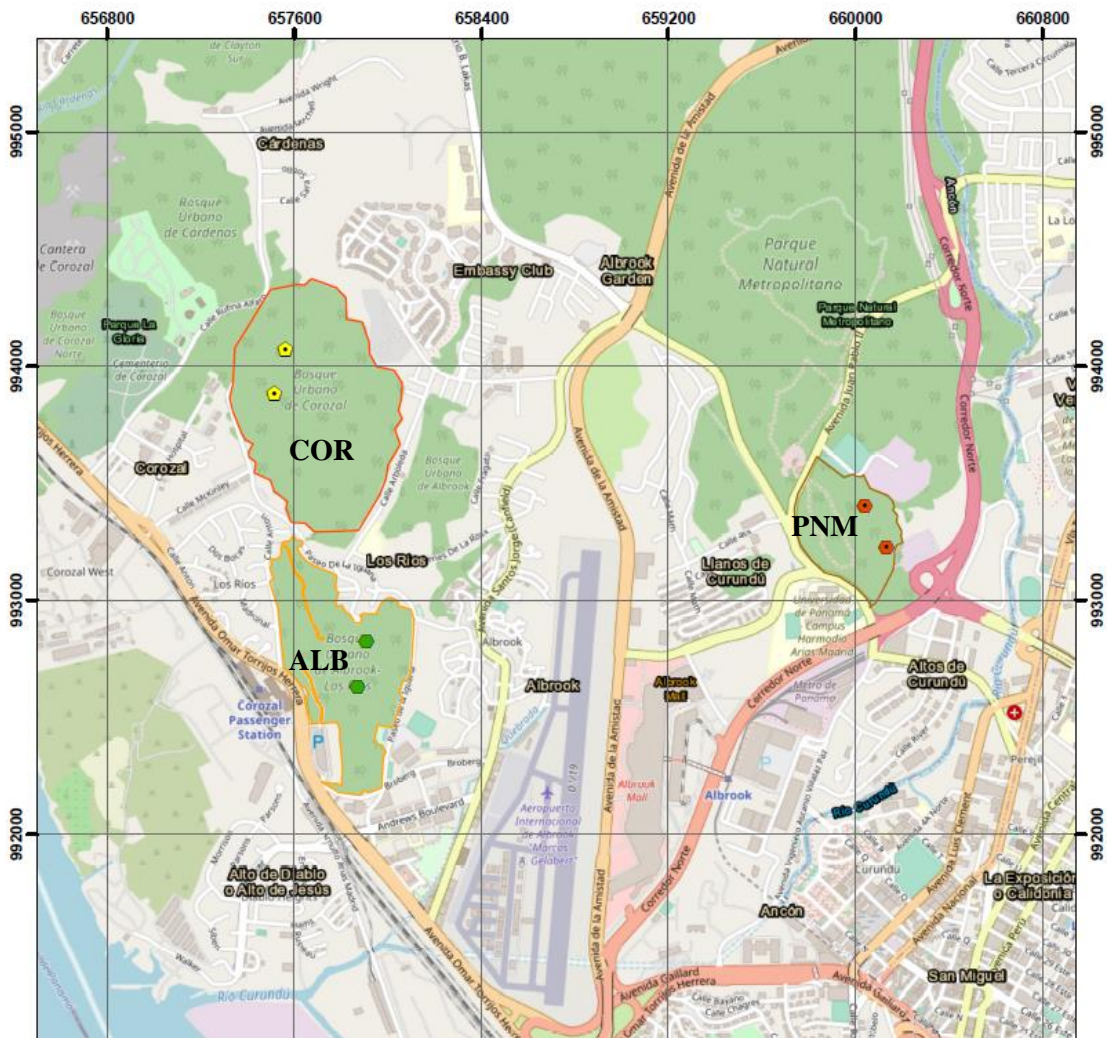
### 3.1 Sitios del estudio

El estudio se realizó en tres localidades de la ciudad de Panamá: Parque Natural Metropolitano (PNM), Albrook (ALB) y Corozal (COR) (Figura 5). Los tres sitios forman parte de un corredor biológico que se extiende a lo largo de la ribera Este del Canal de Panamá (MIAMBIENTE, 2017). Los bosques de la Cuenca del Canal de Panamá se encuentran dentro de áreas protegidas y presentan una estación lluviosa que generalmente va de mayo a noviembre y una seca de diciembre a abril. Estos bosques presentan diferentes tipos de vegetación, pero en la vertiente del Pacífico, próxima a la ciudad de Panamá, predomina el bosque seco.

El Parque Natural Metropolitano está dividido en siete zonas de manejo definidas: de uso primitivo, de interés arqueológico prioritario, de uso intensivo, de uso extensivo, de uso especial, de coordinación del río Curundú y de amortiguamiento e influencia (*Plan de Manejo - Parque Natural Metropolitano*, 2010). El sitio elegido para estudio en el PNM es un fragmento utilizado para hacer senderismo y está delimitado por la avenida Juan Pablo II, la avenida de la Amistad y el Club Ecuestre Metropolitano. El sitio estudiado en Corozal esta manejado por el Servicio de Protección Institucional (SPI) y es utilizado para práctica y entrenamiento en la selva. El sitio estudiado en la localidad de ALB está manejado por la Autoridad del Canal de Panamá. Estos fragmentos seleccionados están próximos entre sí, lo que garantiza que los resultados que se obtengan son efectos de la fragmentación de una matriz original y no el resultado natural provocado por las distancias entre ellos.

En este estudio utilizó la definición de fragmentos de Saunders *et al.* (1991), quienes exponen un fragmento como cualquier parche de vegetación nativa alrededor del cual se haya eliminado la mayor parte de la vegetación original. Estos fragmentos poseen diferentes tipos de suelo y vegetación, y varían en tamaño, forma y aislamiento. Por ello, se considera como fragmento los lugares bastante conservados que están separados por una matriz de zonas urbanas. Se seleccionaron los sitios desde una perspectiva cualitativa,

considerando la similitud entre las características bióticas y físicas de cada sitio. Los tres sitios de muestreos seleccionados presentan bosques secundarios bastante conservados con vegetación similar, siendo fragmentados por las actividades antropogénicas y están relacionados con la protección del Canal de Panamá



**Figura 5.** Mapa de ubicación de los sitios de recolecta: Corozal (COR), Albrook (ALB), y el Parque Natural Metropolitano (PNM).

### 3.1.1 Parque Natural Metropolitano (PNM)

Ubicado en la Provincia de Panamá, distrito de Panamá, dentro del corregimiento de Ancón (8°59' 41.55" N y 79°32' 35.22" O), con una altitud entre 50 a 150 metros sobre el nivel del mar (msnm). La temperatura promedio anual es de 28°C y la precipitación promedio anual es de 1740 milímetros (mm). El PNM tiene una extensión de aproximadamente 232 hectáreas (ha). La vegetación está formada por bosque húmedo tropical y bosque seco tropical de tierras bajas, con áreas de rastrojos y herbazales. La estación seca es el período durante el cual el bosque presenta características de semicaducifolio. Además, se clasifica como un bosque bastante intervenido (ANAM, 2012) y la vegetación está formada por bosque húmedo tropical y bosque seco tropical de tierras bajas, con áreas de rastrojos y herbazales (Tossi, 1971).

El Parque Natural Metropolitano (PNM) cuenta con cinco senderos debidamente identificados: Los Momótides, Los Caobos, El Roble, La Cieneguita y Mono Tití (Correa *et al.*, 2010). Los muestreos realizados en este estudio fueron en el sendero de Los Momótides. El fragmento estudiado tiene una superficie de aproximadamente 18.12 ha y un perímetro de 1756.07 metros (m). La vegetación de este sendero corresponde a un Bosque Semicaducifolio Tropical con estratos bien definidos. Los árboles grandes más comunes son el *Anacardium excelsum*, *Luehea semannii*, *Bursera simaruba*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Astronium graveolens*, *Spondias mombin*, *S. radlkolfen*, *Calycophyllum candidissimum* y *Ficus insípida*. El sotobosque es relativamente cerrado, usualmente dominado por especies herbáceas como: *Cuphea carthagenensis* (Lythraceae), *Phyllanthus urinaria* (Phyllantaceae) *Ichmanthus pallens* (Poaceae), *Heliconia platystachys* (Heliconiaceae), *Calathea latifolia* (Marantaceae), *Commelina erecta* (Commelinaceae), *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae) y *Episcia lilacina* (Gesneriaceae); especies arbustivas de *Lantana camara* (Verbenaceae), *Palicourea triphylla* (Rubiaceae), *Conostegia speciosa* (Melastomataceae), *Miconia ciliata* (Melastomataceae) y algunos bejucos de *Smilax mollis* (Smilacaceae), *Serjania* sp. (Sapindaceae), *Passiflora coriacea* (Passifloraceae), *Philodendron jacquinii* (Araceae) y *Merremia umbellata* (Convolvulaceae) (Correa *et al.*, 2010).

### 3.1.2 Albrook (ALB) (cerro ingeniero)

Ubicado en la Provincia de Panamá, distrito de Panamá, dentro del corregimiento de Ancón (8°58' 37.49"N y 79°33' 43.82"O), con una altitud entre 20 a 80 msnm. La temperatura promedio anual es de 26.5°C y la precipitación promedio anual es de 1800 mm. El fragmento estudiado en ALB tiene una superficie de aproximadamente 34.79 ha y un perímetro de 5003.88 m. El tipo de vegetación encontrada de acuerdo a la clasificación de la UNESCO del año 2000 es de Bosque Semicaducifolio Tropical de tierras bajas bastante intervenido (Atlas Ambiental, 2010). La vegetación que comprende el área muestreada es bastante heterogénea, compuesta por pastizales abiertos, rastrojos, vegetación de bordes y bosques secundarios. En los pastizales predominan individuos de especies herbáceas de la familia Asteraceae (*Sphagneticola trilobata*, *Neurolaena lobata*, *Cyanthillium cinereum*, *Synedrella nodiflora*, *Melanthera cf. nivea* y *Tridax procumbens*), Lamiaceae (*Salvia occidentalis*, *Hyptis capitata*), Acanthaceae (*Ruellia inundata* y *Blechum brownei*), Poaceae (*Saccharum spontaneum*, *Panicum trichoides* y *Panicum pilosum*), Onagraceae (*Ludwigia* spp.), Commelinaceae (*Commelina diffusa*) y en menor medida arbustos y bejucos de la familia Fabaceae (*Inga vera*, *Mimosa invisa*, *Mimosa* sp y *Desmodium axillare*). Los rastrojos están compuestos principalmente por arbustos y árboles de *Cecropia obtusifolia* (Urticaceae), *Solanum subinerme* (Solanaceae), *Matayba scrobiculata* (Sapindaceae), *Psychotria* spp. (Rubiaceae), *Isertia haenkeana* (Rubiaceae), *Piper* spp. (Piperaceae), *Muntingia calabura* (Muntingiaceae), *Miconia impetolaris* (Melastomataceae), *Luehea seemanii* (Malvaceae), *Enterolobium cyclocarpum* (Fabaceae) y *Croton draco* (Euphorbiaceae); hierbas de *Bambusa vulgaris* (Poaceae), *Oplismenus burmannii* (Poaceae), *Panicum pilosum* (Poaceae), *Musa × paradisiaca* (Musaceae), *Calathea latifolia* (Marantaceae), *Heliconia latispatha* (Heliconiaceae), *Costus laevis* (Costaceae) y *Costus villosissimus* (Costaceae) e individuos trepadores de *Cissus verticillata* (Vitaceae), *Davilla nitida* (Dilleniaceae), *Smilax mollis* (Smilacaceae), *Smilax spinosa* (Smilacaceae) y *Serjania* sp. (Sapindaceae) (Valdés, 2018). Por su parte, el bosque secundario se caracteriza por presentar tres estratos bien definidos, acompañado de algunos individuos emergentes. El sotobosque es abierto, dominado

principalmente por helechos, hierbas (*Ichnanthus pallens*, *Scleria melaleuca*, *Cyperus congestus* y *Olyra latifolia*), arbustos pequeños de 1 a 3 m (*Psychotria sp.*, *Hirtella racemosa* e individuos juveniles de *Xylopia frutescens*) y algunas lianas de menor tamaño (*Connarus panamensis*, *Serjania sp.* y *Davilla nitida*). El estrato dominado, el cual presenta árboles pequeños de 7 a 13 m, se encuentran principalmente las especies *Amaioua corymbosa* (Rubiaceae), *Pera arborea* (Euphorbiaceae), *Cassipourea elliptica* (Rhizophoraceae), *Mabea occidentalis* (Euphorbiaceae), *Matayba scrobiculata* (Sapindaceae) y *Xylopia frutescens* (Annonaceae); el estrato dominante (15-25 m) se caracteriza por presentar algunos individuos de *Protium panamense* (Burseraceae), *Virola surinamensis* (Myristicaceae) y *Roupala montana* (Proteaceae). En cuanto al estrato emergente, se encuentran pocos individuos de la especie *Enterolobium schomburgkii* (Fabaceae). En el borde del bosque, abundan árboles de *Xylopia frutescens*, *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae), *Luehea seemanii* (Malvaceae), *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae), *Trema micrantha* (Cannabaceae) y *Miconia ampla* (Melastomataceae); arbustos de *Carica papaya* (Caricaceae), *Vasconcellea cauliflora* (Caricaceae), *Piper reticulatum* (Piperaceae), *Solanum hayesii* (Solanaceae) y algunas especies de palmas introducidas (*Roystonea regia* y *Cocos nucifera*) y abundantes hierbas de la familia Poaceae y Cyperaceae (Valdés, 2018).

### 3.1.3 Corozal (COR)

Ubicado en la Provincia de Panamá, distrito de Panamá, dentro del corregimiento de Ancón (8°59' 19.34"N y 79°34' 11.83"O), con una altitud entre 30 a 60 msnm. La temperatura promedio anual es de 26.4°C y la precipitación promedio anual es de 1501 a 1800 mm. El fragmento estudiado en COR tiene una superficie de aproximadamente 56.31 ha y un perímetro de 3 028.55 m. El tipo de vegetación encontrada según la clasificación de la UNESCO del año 2000 es de Bosque Semicaducifolio Tropical de tierras bajas con intervención antrópica elevada (Atlas Ambiental, 2010). La vegetación de este sitio de muestreo comprende algunas áreas abiertas con vegetación herbácea y de bosque secundario tardío. Las áreas abiertas presentan principalmente individuos herbáceos de *Laportea aestuans* (Urticaceae), *Physalis cordata* (Solanaceae), *Geophila sp.* (Rubiaceae), *Ludwigia decurrens* (Onagraceae), *Musa × paradisiaca* (Musaceae), *Cyperus laxus* (Cyperaceae), *Kyllinga odorata*

(Cyperaceae), *Tridax procumbens* (Asteraceae) y *Eclipta alba* (Asteraceae). El bosque secundario tardío presenta un sotobosque bastante abierto y tres estratos definidos con árboles emergentes que llegan hasta los 40 metros de altura. El sotobosque está compuesto primordialmente por individuos herbáceos de *Pharus latifolius* (Poaceae), *Calathea panamensis* (Marantaceae), *Heliconia sp.* (Heliconiaceae); arbustos de Piperaceae (*Piper tuberculatum*, *Piper peltatum* y *Piper reticulatum*), *Guapira costaricana* (Nyctaginaceae) y abundantes palmas de *Oenocarpus mapora*. El estrato dominado que comprende árboles menores de 12 metros presenta individuos de *Triplaris cumingiana* (Urticaceae), *Pera arborea* (Euphorbiaceae), *Eugenia sp.* (Myrtaceae), *Ardisia sp.* (Primulaceae), *Bellucia pentamera* (Melastomataceae) y *Lindackeria laurina* (Achariaceae). El estrato dominante (15 a 25 m de altura) comprende árboles de *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae), Sapindaceae (*Matayba scrobiculata* y *Cupania glabra*), Rubiaceae (*Calycophyllum candidissimum*, *Alseis blackiana*, *Amaioua corymbosa*, *Pittoniotis trichantha*), *Ficus insipida* (Moraceae), Meliaceae (*Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*), Malvaceae (*Pachira sessilis* y *Pseudobombax septenatum*), *Enterolobium schomburgkii* (Fabaceae), *Garcinia intermedia* (Clusiaceae) y *Astronium graveolens* (Anacardiaceae). Los árboles emergentes (mayores de 35 m alto) son de *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae) y *Sterculia apetala* (Malvaceae). La vegetación cercana al bosque presenta árboles y arbustos de *Cecropia obtusifolia* (Urticaceae), *Solanum sp.* (Solanaceae), *Isertia haenkeana* (Rubiaceae), Melastomataceae (*Miconia impetolaris*, *Miconia argentea*) y palmas exóticas de *Roystonea regia* (Arecaceae) (Valdés, 2018).

### 3.2 Método de captura y análisis de las muestras



**Figura 6.** Modelo de la trampa utilizada para la recolecta de braconidos (Townes, 1972).

El estudio tuvo una duración de once meses, iniciando en mayo del 2019 y finalizando en marzo del 2020. Para las capturas de las especies de la familia Braconidae se utilizó una trampa Malaise tipo Townes (1972), cuyas dimensiones son las siguientes: 5,4 pies de largo por 5,8 m de alto (Figura 6). Esta es una trampa diseñada para coleccionar insectos de vuelo rápido cuyo comportamiento es desplazarse hacia arriba cuando toca una superficie. La trampa tipo Townes ha sido extensamente utilizado en estudios de diversidad de la familia Braconidae en Centro América y el mundo (Marchiori y Pentead-Dias, 2002; Querino *et al.*, 2011; An *et al.*, 2014; Reséndiz-Flores *et al.*, 2014; Rodríguez-Mota *et al.*, 2015). Se eligió un área razonablemente plana y sin troncos de alrededor de 2 m<sup>2</sup> para la ubicación de cada trampa. El recipiente recolector se ubicó en un extremo de la trampa hacia el norte magnético y el mismo se aforará con etanol al 95%. Las trampas fueron ubicadas en lugares abiertos y que de preferencia sirvan de corredor a los insectos.

En el centro de cada fragmento se instalaron dos trampas permanentes separadas por 200 m. Se utilizaron dos trampas en cada fragmento estudiado para obtener una replicación

dentro del sitio. Las trampas se colocaron a esta distancia para hacer la colecta en forma independiente y ser una muestra representativa del fragmento estudiado. Para excluir el efecto de borde, se definió una distancia de seguridad de aproximadamente 200 m desde el límite de cada fragmento hacia el interior de la misma. Las trampas se dejaron expuestas permanentemente durante once meses. Las recolectas se realizaron cada siete días. El producto de este muestreo se tuvo 44 muestras, que representa una colecta de 301 días y 7,224 horas por el total de las trampas.

La recolecta de la muestra siguió la metodología establecida desde hacen 30 años por D. Windsor ( Basset *et al.*, 1997). Una vez tomó la muestra se llevó al laboratorio de la maestría en Entomología de la Universidad de Panamá donde los especímenes de Braconidae fueron separados del resto de la muestra y colocados en viales de un drán con etanol al 95%. La muestra era guardada en un congelador a 0° para preservar los especímenes. Todos los individuos fueron montados en alfileres entomológico número 2 o 3. Los individuos fueron ordenados en morfoespecies e identificados a subfamilias utilizando la clave de Sharkey y Campos del libro Aguilar *et al.* (2006) y el manual de Sharkey *et al.* (1997).

En este trabajo se utilizó el concepto de Oiver y Beattie (1996) de morfoespecie. Las morfoespecies pueden ser utilizadas como substitutas de las especies porque la base de dato generada se utiliza para hacer las estimaciones de riqueza y evaluación de la tasa de intercambio (Oliver y Beattie, 1996). Siempre que cada morfoespecie tenga una identificación única, se pueden definir ensamblajes, evaluar el recambio de especies y determinar los representantes de los sitios estudiados. Se pueden hacer comparaciones utilizando un ensamblaje de morfoespecies sin conocer los nombres de las especies para evaluar los remanentes de hábitat; esto también puede resultar en una mayor capacidad de detectar diferencias y predecir impactos que el uso de datos generados para la evaluación de impacto convencional de flora y fauna (Oliver y Beattie, 1996). Oliver y Beattie (1996), mostraron esta proposición usando hormigas, escarabajos y arañas.

### 3.3 Variables ambientales

Con el propósito de explicar la riqueza, la abundancia y la composición de las comunidades encontradas en fragmento, el estudio consideró como variables de respuesta: el número de morfoespecies, la abundancia (el número de individuos) de cada morfoespecie, la abundancia de cada subfamilia, la densidad de cada morfoespecie por fragmento y la densidad de cada subfamilia por fragmento. La densidad de las morfoespecies y las subfamilias se calculó en base al tamaño real de los fragmentos estudiados. Se tomaron en cuenta las morfoespecies tanto las subfamilias para mostrar las diferencias a nivel taxonómico (propiedades emergentes). Las diferencias entre las subfamilias y morfoespecies se pueden considerar para mostrar una medida de distancia o similitud entre los niveles taxonómicos.

Para determinar el efecto de las variables ambientales sobre las variables de respuestas mencionadas se registró: temperatura (°C), humedad relativa (%), cobertura boscosa (%), tamaño del fragmento (ha), el perímetro del fragmento (m), abundancia de Lepidoptera y número de especies de Lepidoptera. Además, se registró la posición geográfica de cada fragmento estudiado utilizando un GPS Garmin eTrex. Las posiciones geográficas se tomaron a lado de las trampas. Se utilizó un equipo multiparámetro para medir la temperatura, humedad relativa y velocidad de viento. Cada vez que se iba a recoger una muestra, antes de retirar el frasco colector se procedía a realizar las medidas de estas variables ambientales.

La cobertura boscosa se definió como la superficie ocupada por vegetación (ANAM, 2010b). Para calcular la cobertura boscosa, se tomaron fotos del dosel desde la trampa con una cámara Canon G9 y otra EOS REBEL T5. Se imprimió las fotos (5x7") de cada trampa en blanco y negro de cada fragmento en papel milimetrado y se contaron las celdas negras y blancas. Para estimar el porcentaje de cobertura boscosa de cada fragmento estudiado se utilizó la siguiente formula:  $((\text{sumatoria de celdas negras de trampa 1} + \text{sumatoria de celdas$

negras de trampa 2) / la sumatoria de las celdas negras y blancas de ambas trampas) x 100%.

El tamaño y perímetro de los fragmentos se estimaron en el programa ArcGIS. Se utilizó la herramienta Medir en el programa para estimar el tamaño y perímetro de los fragmentos estudiados. Esta herramienta se permitió medir las líneas y áreas sobre el mapa en donde se dibujó un polígono sobre el mapa para obtener el perímetro y el área.

Para complementar la información ambiental con otras variables biológicas, la información sobre la abundancia y número de especies de Lepidoptera fueron tomados de Valdés (2018). Estas variables se utilizaron en el Análisis de Redundancia (RDA).

### **3.4 Análisis estadístico**

#### **3.4.1 Diversidad alfa ( $\alpha$ )**

La diversidad alfa ( $\alpha$ ) es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que consideramos homogénea. Actualmente existen muchos índices para medir la  $\alpha$ . Para determinar la  $\alpha$  de cada fragmento, se estimaron los siguientes índices y técnicas:

- Curva de acumulación de especies: se estima la representatividad del número de especies recolectadas conforme al número de muestreos o el esfuerzo de muestreo realizado. Se construyó tres curvas: la de los datos observados (la real), la de CHAO1 y la de ACE. Se calculó la eficiencia de muestreo de cada una de las curvas dividiendo los datos observados entre los índices multiplicado por 100. Los detalles sobre los cálculos se encuentran en capítulo 4 del libro de Biological Diversity (Gotelli y Colwell, 2011). Se calcularon los índices con el programa EstimateS y se construyó las curvas en Excel.

- Curva de rarefacción desarrollada corregida por Hulbert (1971): se compara el número de especies entre comunidades cuando el tamaño de la muestra no es igual.

$$E(S) = \sum 1 - \frac{(N - N_i)/n}{N/n}$$

Donde:

E (S) = Número esperado de especies

N = Número total de individuos en la muestra

N<sub>i</sub> = Número de individuos de la iésima especies

n = tamaño de la muestra estandarizado

- Índice de dominancia de Simpson (D') 1-D: representa la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar de una muestra se pertenezcan a especies diferentes.

$$D' = 1 - \sum (p_i)^2$$

Donde:

p<sub>i</sub> = abundancia proporcional de la especie *i* (el número de individuos de la especie *i* dividido entre el número total de individuos de la muestra)

- Índice de Shannon-Weiner (H'): combina la información de la riqueza de especies y la equidad en lo que se llama diversidad o heterogeneidad (Magurran, 2004; Moreno *et al.*, 2006). Se mide el grado promedio de incertidumbre para predecir la especie a la que pertenece un individuo dado elegido al azar dentro de una comunidad biótica.

$$H' = - \sum_{i=1} p_i \ln p_i$$

Donde:

S = Número de especies

ln = logaritmo natural

p<sub>i</sub> = abundancia proporcional de la especie *i* (el número de individuos de la especie *i* dividido entre el número total de individuos de la muestra)

- Índice de equitatividad o equidad Pielou ( $J'$ ): es la diversidad máxima posible para un número dado de especies ocurre si todas las especies están presentes en números iguales. Su valor va de 0 a 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes.

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}}$$

Donde:

$H'_{max} = \ln S$

$H'$  = Índice de Shannon-Weiner

$S$  = Riqueza de especies

- Índice de diversidad Margalef: estima la biodiversidad de una comunidad con base a la distribución numérica de los individuos de las diferentes especies en función del número de individuos existentes en la muestra analizada.

$$D_{Mg} = \frac{S - 1}{\ln N}$$

Donde:

$N$  = Número total de individuos

$S$  = Número de especies

- Índice de Alfa Fisher: representa la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar de una muestra se pertenezcan a especies diferentes.

$$S = \alpha \text{Log}_e\left(1 + \frac{N}{\alpha}\right)$$

### 3.4.2 Diversidad beta ( $\beta$ )

La diversidad beta ( $\beta$ ) es la diversidad de especies entre comunidades. Es el grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales (Peet, 1974; Moreno *et al.*, 2018). Para determinar la  $\beta$  de cada fragmento, se utilizaron los siguientes índices:

- Índice de Bray y Curtis: es una versión modificada del Índice de Sorensen (Chao *et al.*, 2005).

$$S_s = \frac{2a}{2a + b + c}$$

Donde:

a = Número de especies presentes en ambas muestras

b = Número de especies encontradas en la comunidad A

c = Número de especies encontradas en la comunidad B

- Índice de Whittaker: estima el grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales (Koleff, 2005).

- Coeficiente de similitud de Jaccard: estima el número de especies compartidas entre sitios. El intervalo para este índice va de 0 a 1; 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies (Chao *et al.*, 2005).

$$I_j = \frac{c}{a + b - c}$$

Donde:

a = Número de especies presentes en el sitio A

b = Número de especies presentes en el sitio B

c = Número de especies presentes en ambos sitios A y B

Los índices de diversidad  $\alpha$  y  $\beta$  se estimaron utilizando los programas EstimateS y RStudio.

Se realizó una comparación de la composición de morfoespecies y subfamilias de los tres fragmentos estudiados mediante los cálculos del índice de similaridad múltiple (Diserud y Odegaard, 2007) y el índice de disimilaridad múltiple (Baselga, 2012). El índice de similaridad múltiple (Diserud y Odegaard, 2007) se calculó utilizando la fórmula:

$$C_S^T = \frac{T}{T-1} \left( 1 - \frac{S_T}{\sum_i a_i} \right)$$

Donde  $a_i$  es el número de especies en el sitio  $A_i$ ,  $i = 1, \dots, T$ ;  $A_{ij}$  es la cantidad de especies compartidas por los sitios  $A_i$  y  $A_j$  y  $a_{ijk}$  es el número de especies compartidas por los sitios  $A_i$ ,  $A_j$  y  $A_k$ , etc.

El índice de disimilaridad múltiple (Baselga, 2012), se estimó utilizando la función “batch.calculations” del paquete “Multiple-site Biodiversity Indices” en RStudio. Los detalles sobre los cálculos se encuentran en el artículo Baselga (2010).

### 3.4.3 Índice de fragmentación

Se evaluó el grado de fragmentación de los tres fragmentos estudiados mediante el índice de fragmentación (San Vicente, 2003).

$F = \text{Superficie total del hábitat} / (\text{número de manchas} * \text{dispersión de las manchas})$

Donde:

$\text{Dispersión de manchas} = 2 d_c (\lambda/\pi)$

$d_c$  = distancia media desde una mancha (su centro o centroide) hasta la mancha más cercana

$\lambda$  = densidad media de manchas = (número de manchas/ superficie total del área de estudio en ha) x 100

### **3.5 Prueba estadística**

Para determinar si existe diferencia entre el número de individuos registrados en los sitios se realizó una prueba de Kruskal-Wallis con el programa STATISTICA. Esta prueba se usó para comparar las medianas de los rangos de las muestras independientes. Para determinar si existe asociación entre las subfamilias de Braconidae y los sitios se realizó el análisis de correspondencia simple (CA) con el programa XL-Stat. Para determinar cuál de las variables ambientales explica mejor la abundancia de las subfamilias de Braconidae en los fragmentos estudiados se realizó el RDA con el programa RStudio, utilizando el paquete “vegan”.

## **IV. RESULTADOS**

#### 4.1 Riqueza y abundancia general de las comunidades de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en los tres fragmentos estudiados

A lo largo de once meses de muestreo se recolecto un total de 1697 individuos de la familia Braconidae pertenecientes a 74 morfoespecies y 16 subfamilias (Cuadro 1). El número promedio de individuos de himenopteros recolectados por semana en el bosque de tierras bajas fue 39, el mínimo fue 8 y el máximo fue 115, (el intervalo de confianza para el promedio de individuos al 95% de confianza fue de  $\pm 7$ ).

**Cuadro 1.** Número de morfoespecies e individuos por subfamilia de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) colectados en los tres fragmentos estudiados durante los años 2019-2020.

Subfamilia	No. de morfoespecies	% de morfoespecies	No. de individuos	% de individuos
Doryctinae	23	31.08	168	9.9
Rogadinae	16	21.62	456	26.87
Microgastrinae	7	9.46	108	6.36
Hormiinae	6	8.11	62	3.65
Adeliinae	4	5.41	254	14.97
Cheloninae	4	5.41	26	1.53
Alysiinae	2	2.7	391	23.04
Aphidiinae	2	2.7	154	9.07
Opiinae	2	2.7	7	0.41
Silgophinae	2	2.7	3	0.18
Ichneutinae	1	1.35	40	2.36
Miracinae	1	1.35	14	0.82
Braconinae	1	1.35	8	0.47
Helconinae	1	1.35	3	0.18
Meteorinae	1	1.35	2	0.12
Euphorinae	1	1.35	1	0.06
<b>TOTAL</b>	<b>74</b>		<b>1697</b>	

#### **4.1.1 Riqueza de morfoespecies**

La subfamilia Doryctinae presentó el mayor número de morfoespecies 23 (31.08% de la riqueza), seguida por la subfamilia Rogadinae con 16 morfoespecies (21.62%), Microgastrinae con 7 morfoespecies (9.46%), Hormiinae con 6 morfoespecies (8.11%) y con el menor número de morfoespecies las subfamilias Braconinae, Euphorinae, Helconinae, Ichneutinae, Meteorinae y Miracinae con una sola morfoespecie en cada una (Cuadro 1).

#### **4.1.2 Abundancia de subfamilias y morfoespecies**

De las 16 subfamilias encontradas en los tres fragmentos estudiados, las más abundantes fueron Rogadinae con 456 individuos registrados (26.87%), seguida por Alysiinae con 391 individuos (23.04%), Adeliinae con 254 individuos (14.97%), Doryctinae con 168 individuos (9.90%), Aphidiinae con 154 individuos (9.07%) y Microgastrinae con 108 individuos (6.36%) (Cuadro 1).

De las 74 morfoespecies encontradas en los tres fragmentos estudiados, la morfoespecie112 (Rogadinae) fue la mejor representada en cuanto el número de individuos, esta morfoespecie representó el 16.85% del total de individuos colectados, seguida por la morfoespecie1 (Rogadinae) con 13.55%, morfoespecie128 (Doryctinae) con 10.61%, y morfoespecie118 (Microgastrinae) con 5.72% (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Número de individuos por morfoespecies de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) colectados de los tres fragmentos estudiados.

No. de morfoespecies			No. de morfoespecies		
(Subfamiiia)	Abundancia	Relativa	(Subfamiiia)	Abundancia	Relativa
112 (Rogadine)	286	16.85	65 (Opiinae)	3	0.18
1 (Rogadinae)	230	13.55	78 (Rogadinae)	3	0.18
128 (Doryctinae)	180	10.61	91 (Doryctinae)	3	0.18
117 (Adeliinae)	162	9.55	6 (Rogadinae)	2	0.12
118 (Microgastrinae)	97	5.72	7 (Doryctinae)	2	0.12
130 (Aphidiinae)	91	5.36	10 (Microgastrinae)	2	0.12
113 (Aphidiinae)	63	3.71	15 (Doryctinae)	2	0.12
5 (Rogadinae)	60	3.54	21 (Doryctinae)	2	0.12
116 (Adeliinae)	59	3.48	33 (Meteorinae)	2	0.12
2 (Rogadinae)	40	2.36	35 (Rogadinae)	2	0.12
119 (Icheutinae)	40	2.36	36 (Doryctinae)	2	0.12
4 (Rogadinae)	39	2.30	45 (Rogadinae)	2	0.12
3 (Rogadinae)	34	2.00	90 (Microgastrinae)	2	0.12
138 (Doryctinae)	28	1.65	110 (Silgophinae)	2	0.12
68 (Braconinae)	22	1.30	13 (Doryctinae)	1	0.06
121 (Cheloninae)	18	1.06	16 (Doryctinae)	1	0.06
151 (Doryctinae)	18	1.06	17 (Rogadinae)	1	0.06
139 (Adeliinae)	17	1.00	25 (Microgastrinae)	1	0.06
120 (Adeliinae)	16	0.94	26 (Doryctinae)	1	0.06
137 (Alysiinae)	16	0.94	27 (Rogadinae)	1	0.06
144 (Doryctinae)	15	0.88	32 (Cheloninae)	1	0.06
19 (Miracinae)	14	0.82	34 (Doryctinae)	1	0.06
140 (Rogadinae)	12	0.71	37 (Doryctinae)	1	0.06
51 (Hormiinae)	11	0.65	39 (Hormiinae)	1	0.06
52 (Hormiinae)	11	0.65	43 (Hormiinae)	1	0.06
50 (Rogadinae)	9	0.53	87 (Doryctinae)	1	0.06
20 (Doryctinae)	8	0.47	89 (Silgophinae)	1	0.06
66 (Braconinae)	8	0.47	92 (Doryctinae)	1	0.06
31 (Cheloninae)	6	0.35	94 (Microgastrinae)	1	0.06
8 (Microgastrinae)	5	0.29	96 (Doryctinae)	1	0.06
12 (Doryctinae)	5	0.29	105 (Doryctinae)	1	0.06
77 (Rogadinae)	4	0.24	108 (Hormiinae)	1	0.06
80 (Rogadinae)	4	0.24	109 (Cheloninae)	1	0.06
81 (Opiinae)	4	0.24	123 (Microgastrinae)	1	0.06
11 (Doryctinae)	3	0.18	124 (Microgastrinae)	1	0.06
18 (Helconinae)	3	0.18	126 (Euphorinae)	1	0.06
40 (Doryctinae)	3	0.18			
57 (Rogadinae)	3	0.18			

## 4.2 Riqueza, abundancia y composición de las comunidades de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) por fragmentos estudiados

El fragmento del PNM, presentó la mayor riqueza de morfoespecies, seguido por el fragmento de ALB y COR, respectivamente (Cuadro 3). El fragmento de ALB presentó el mayor número de subfamilias, seguido por el fragmento de PNM y COR, respectivamente (Cuadro 3). El fragmento más abundante fue el fragmento del PNM, seguido por COR y ALB, respectivamente (Cuadro 3). Los resultados descritos por medio de la prueba de Kruskal-Wallis determinó que la riqueza de morfoespecies de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) observada fue estadísticamente diferente entre los fragmentos estudiados ( $H = 6.053$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0.04692$ ). La riqueza de subfamilias de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) observada, también fue estadísticamente diferente entre los fragmentos estudiados ( $H = 8.22$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0.01503$ ). En cuanto la abundancia de los himenopteros (Hymenoptera: Braconidae), los resultados descritos por medio de la prueba de Kruskal-Wallis determinó que existe diferencia significativa entre los fragmentos estudiados ( $H = 12.95$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0.001513$ ).

**Cuadro 3.** Número de morfoespecies, subfamilia e individuos de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) por fragmentos estudiados durante los años 2019-2020.

<b>Sitio</b>	<b>No. de morfoespecies</b>	<b>No. de subfamilia</b>	<b>No. de individuos</b>	<b>% de individuos</b>
PNM	53	14	664	39.13
COR	41	13	603	35.53
ALB	49	16	430	25.34

### 4.2.1 Albrook (ALB):

Se registró 430 individuos de himenopteros en el fragmento de ALB pertenecientes a 49 morfoespecies y 16 subfamilias (Cuadro 3). El número promedio de individuos de

hymenopteros recolectados por semana en este fragmento fue 10, el mínimo fue 0 y el máximo fue 35, (el intervalo de confianza para el promedio de individuos al 95% de confianza fue de  $\pm 2$ ).

Las morfoespecies más abundantes en este fragmento fueron morfoespecie1 (Rogadinae), morfoespecie117 (Adeliinae), morfoespecie5 (Rogadinae), morfoespecie2 (Rogadinae), morfoespecie128 (Doryctinae), morfoespecie116 (Adeliinae) y morfoespecie112 (Rogadinae), respectivamente (Cuadro 4). La subfamilia más abundante fue Rogadinae con 191 individuos, seguida por Adeliinae con 87, Alysinae con 34 y Aphidiinae con 27 (Figura 7). En este fragmento se encontraron todas las subfamilias registradas en el muestreo.

#### **4.2.2 Corozal (COR):**

Se registró 603 individuos de la familia Braconidae en el fragmento de COR pertenecientes a 41 morfoespecies y 13 subfamilias (Cuadro 3). El número promedio de individuos de hymenopteros recolectados por semana en este fragmento fue 14, el mínimo fue 0 y el máximo fue 92, (el intervalo de confianza para el promedio de individuos al 95% de confianza fue de  $\pm 6$ ).

Las morfoespecies más abundantes en este fragmento fueron morfoespecie112 (Rogadinae), morfoespecie1 (Rogadinae), morfoespecie113 (Aphidiinae), morfoespecie117 (Adeliinae) y morfoespecie4 (Rogadinae), respectivamente (Cuadro 4). La subfamilia más abundante fue Alysinae con 268 individuos, seguida por Rogadinae con 159, Aphidiinae con 53 y Adeliinae con 48 (Figura 7). Las tres subfamilias que no se encontraron en este fragmento fueron Braconinae, Euphorinae y Helconinae (Figura 7).

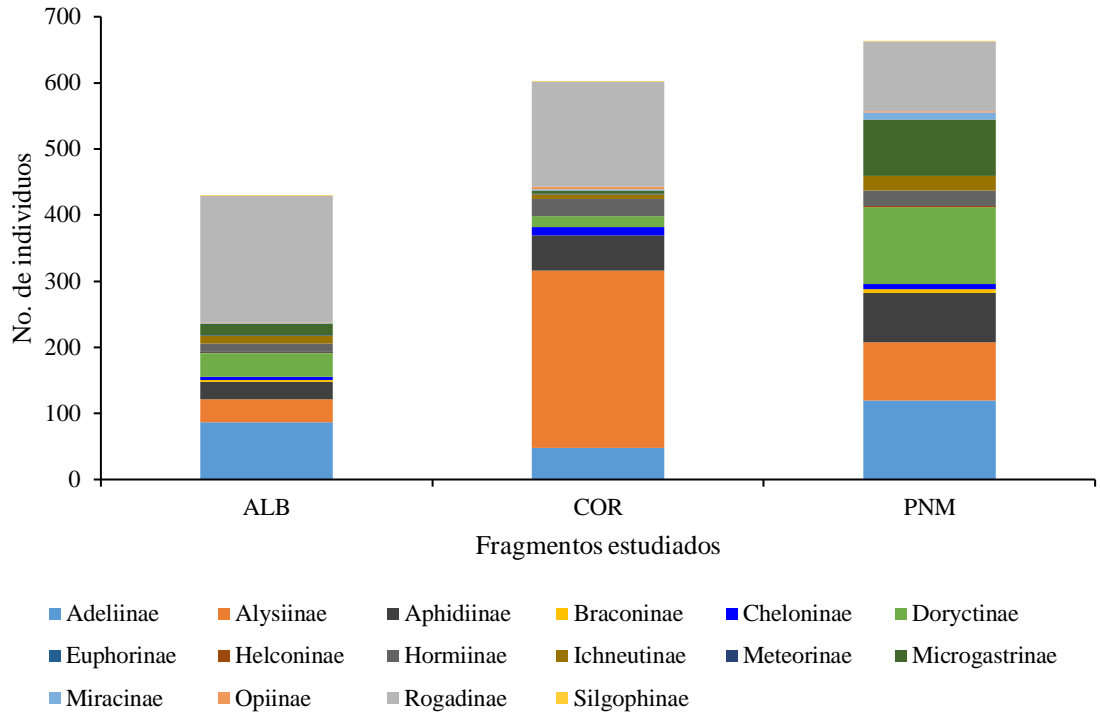
### 4.2.3 Parque Natural Metropolitano (PNM):

Se recolectó 664 individuos de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en el fragmento del PNM pertenecientes a 53 morfoespecies y 14 subfamilias (Cuadro 4). El número promedio de individuos de Braconidae colectados por semana en este fragmento fue 15, el mínimo fue 1 y el máximo fue 46, (el intervalo de confianza para el promedio de individuos al 95% de confianza fue de  $\pm 3$ ).

Las morfoespecies más abundantes en este fragmento fueron morfoespecie150 (Doryctinae), morfoespecie117 (Adeliinae), morfoespecie118 (Microgastrinae), morfoespecie130 (Aphidiinae) y morfoespecie1 (Rogadinae), respectivamente (Cuadro 4). La subfamilia más abundante fue Adeliinae con 119 individuos, seguida por Doryctinae con 116, Rogadinae con 106, Alysiinae con 89, Microgastrine con 85 y Aphidiinae con 74 (Figura 7). Las dos subfamilias que no se encontraron en este fragmento fueron Euphorinae y Meteorinae (Figura 7).

**Cuadro 4.** Número de morfoespecies de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) registrados por fragmentos.

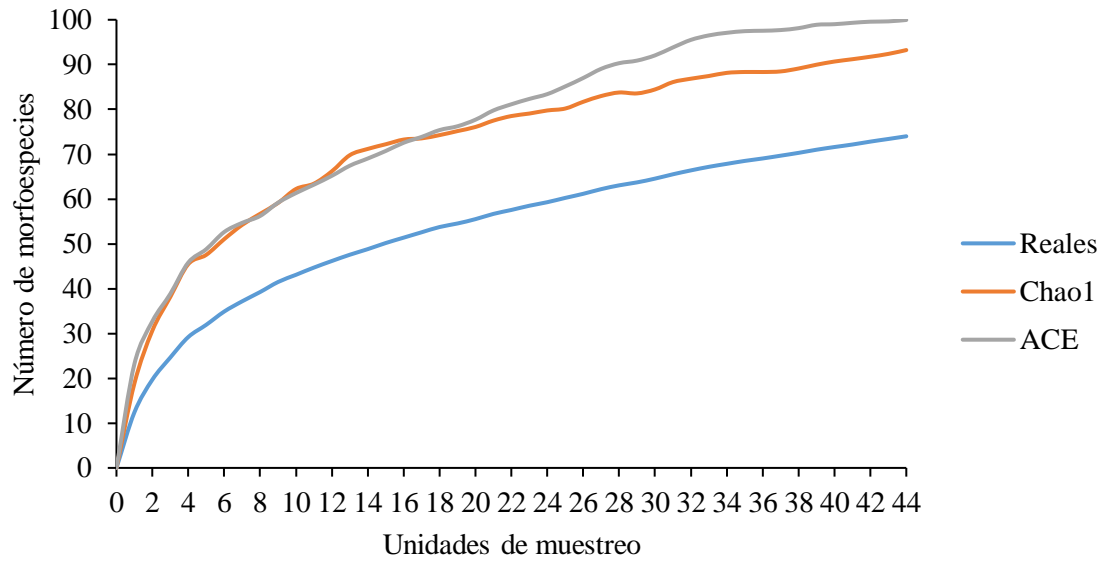
No. de morfoespecie (Subfamilia)	ALB	COR	PNM	No. de morfoespecie (Subfamilia)	ALB	COR	PNM
112 (Rogadinae)	20	265	1	57 (Rogadinae)	1	1	1
1 (Rogadinae)	91	93	46	78 (Rogadinae)	1	1	1
128 (Doryctinae)	23	7	150	40 (Doryctinae)	2	0	1
117 (Adeliinae)	53	29	80	91 (Doryctinae)	2	0	1
118 (Microgastrinae)	16	1	80	10 (Microgastrinae)	0	0	2
130 (Aphidiinae)	16	21	54	21 (Doryctinae)	0	0	2
113 (Aphidiinae)	11	32	20	45 (Rogadinae)	0	0	2
5 (Rogadinae)	40	20	0	6 (Rogadinae)	0	1	1
116 (Adeliinae)	21	12	26	15 (Doryctinae)	1	0	1
119 (Icheutinae)	11	7	22	110 (Silgophinae)	1	0	1
2 (Rogadinae)	31	5	4	36 (Doryctinae)	0	2	0
4 (Rogadinae)	10	24	5	90 (Microgastrinae)	0	2	0
3 (Rogadinae)	8	3	23	33 (Meteorinae)	1	1	0
138 (Doryctinae)	6	7	15	35 (Rogadinae)	1	1	0
68 (Braconinae)	0	14	8	7 (Doryctinae)	2	0	0
151 (Doryctinae)	3	3	12	17 (Rogadinae)	0	0	1
121 (Cheloninae)	3	12	3	26 (Doryctinae)	0	0	1
139 (Adeliinae)	7	2	8	32 (Cheloninae)	0	0	1
137 (Alysiinae)	3	0	13	39 (Hormiinae)	0	0	1
120 (Adeliinae)	6	5	5	43 (Hormiinae)	0	0	1
144 (Doryctinae)	3	0	12	108 (Hormiinae)	0	0	1
19 (Miracinae)	1	2	11	109 (Cheloninae)	0	0	1
140 (Rogadinae)	1	4	7	123 (Microgastrinae)	0	0	1
52 (Hormiinae)	1	8	2	124 (Microgastrinae)	0	0	1
51 (Hormiinae)	9	0	2	25 (Microgastrinae)	0	1	0
50 (Rogadinae)	1	3	5	27 (Rogadinae)	0	1	0
66 (Braconinae)	2	0	6	37 (Doryctinae)	0	1	0
20 (Doryctinae)	3	2	3	89 (Silgophinae)	0	1	0
31 (Cheloninae)	2	1	3	92 (Doryctinae)	0	1	0
8 (Microgastrinae)	1	1	3	105 (Doryctinae)	0	1	0
12 (Doryctinae)	2	0	3	13 (Doryctinae)	1	0	0
77 (Rogadinae)	0	0	4	16 (Doryctinae)	1	0	0
81 (Opiinae)	0	4	0	34 (Doryctinae)	1	0	0
80 (Rogadinae)	4	0	0	87 (Doryctinae)	1	0	0
11 (Doryctinae)	0	1	2	94 (Microgastrinae)	1	0	0
18 (Helconinae)	1	0	2	96 (Doryctinae)	1	0	0
65 (Opiinae)	1	0	2	126 (Euphorinae)	1	0	0



**Figura 7.** Abundancia de individuos por subfamilias de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en los tres fragmentos estudiados.

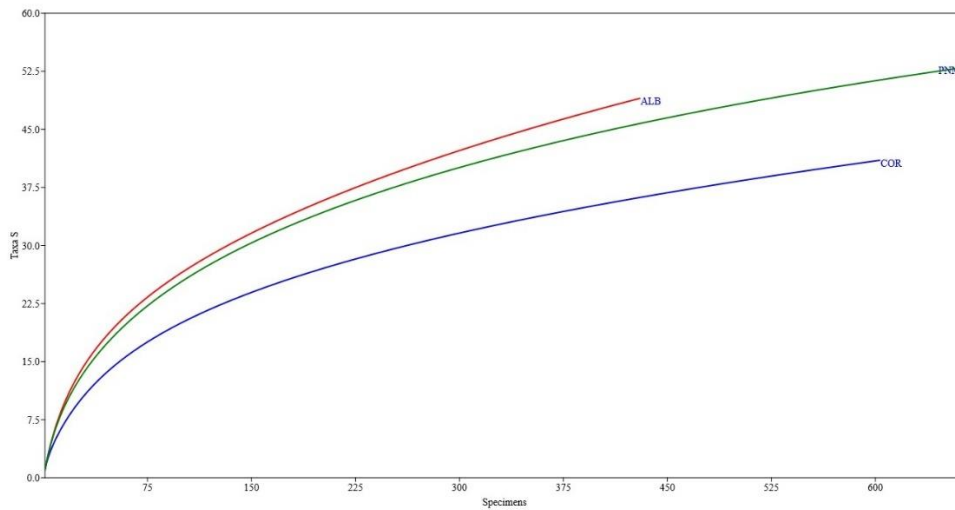
### 4.3 Curvas de acumulación de especies y de rarefacción de los tres fragmentos estudiados

La curva de acumulación de especies obtenida por medio del coeficiente de determinación al 90% ( $R^2=0.9$ ) se acercó la asíntota, indicando que el esfuerzo de muestreo realizado permite hacer inferencias fiables de la comunidad estudiada (Figura 8). Aunque, las curvas de CHAO1 y ACE subestimaron las morfoespecies encontradas a comparación con la curva de los datos colectados (curva real), la eficiencia del muestreo con CHAO1 fue 79.37% y con ACE fue 74.04%.



**Figura 8.** Curvas de acumulación de las morfoespecies de Braconidae en los tres fragmentos estudiados.

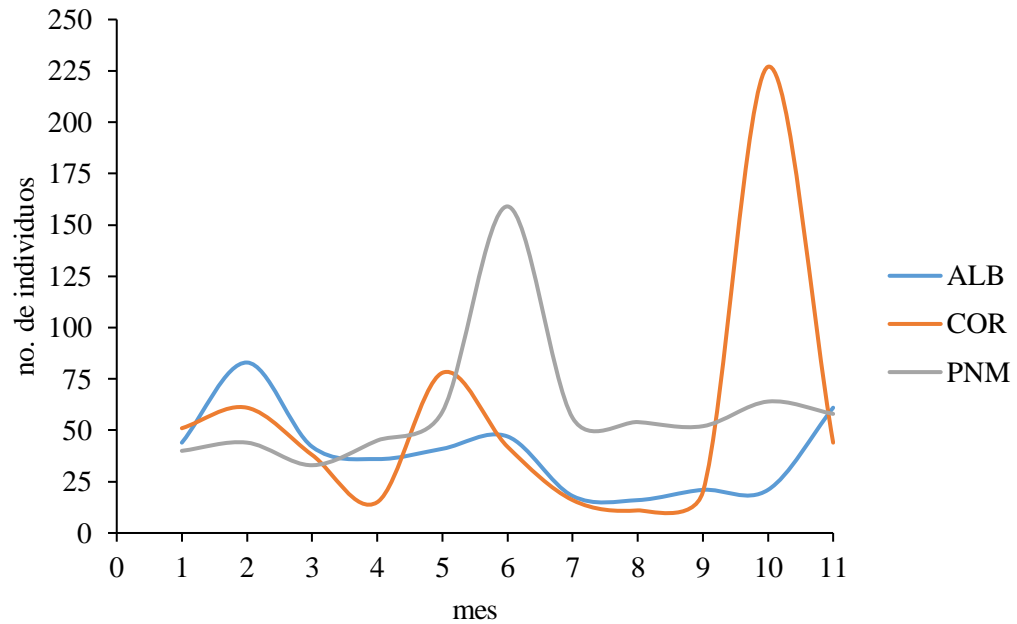
La comparación de las curvas de rarefacción demostró que el fragmento del PNM alcanzó la mayor asíntota, lo que muestra una mayor representatividad de las especies. Se observó un comportamiento similar en los fragmentos de COR y ALB en cuanto al número de especies esperadas (Figura 9).



**Figura 9.** Curvas de rarefacción de las morfoespecies de Braconidae encontrados en los tres fragmentos estudiados.

#### 4.4 Estacionalidad general de los individuos de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en los muestreos realizados en los fragmentos estudiados

En la fluctuación anual (Figura 10) se describió tres periodos de abundancia. Los mayores picos de abundancia coincidieron con los meses de mayo a julio, agosto a octubre, y enero a marzo. El fragmento de ALB se manifestó el mayor pico durante los meses de mayo a julio. Aunque el fragmento del PNM se manifestó el mayor pico durante los meses de septiembre a octubre; el periodo empezó en el mes de agosto en el fragmento de COR. El último periodo de abundancia se resaltó en el fragmento de COR.



**Figura 10.** Número de individuos de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) reportados en los tres fragmentos estudiados. Los muestreos del 1 al 11 corresponden a los siguientes meses visitados: 1: mayo, 2: junio, 3: julio, 4: agosto, 5: septiembre, 6: octubre, 7: noviembre, 8: diciembre, 9: enero, 10: febrero, y 11: marzo.

## 4.5 Índices de biodiversidad

### 4.5.1 Diversidad Alfa ( $\alpha$ )

Los valores obtenidos de riqueza de morfoespecies, mediante el cálculo del índice de Margalef indicó una mayor riqueza de morfoespecies en el fragmento de PNM, seguido por los fragmentos de ALB y COR, respectivamente (Cuadro 5). Sin embargo, los valores obtenidos de riqueza de morfoespecies, mediante el cálculo del índice de Alfa Fisher indicó una mayor riqueza de morfoespecies en el fragmento de ALB, seguido por los fragmentos de PNM y COR, respectivamente (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Índices de diversidad  $\alpha$  de Braconidae en los tres fragmentos estudiados.

	<b>ALB</b>	<b>COR</b>	<b>PNM</b>
<b>Simpson_1-D</b>	0.91	0.77	0.90
<b>Simpson (D)</b>	0.09	0.23	0.10
<b>Shannon_H</b>	2.95	2.24	2.87
<b>Brillouin</b>	2.79	2.14	2.74
<b>Menhinick</b>	2.36	1.67	2.06
<b>Margalef</b>	7.92	6.25	8.00
<b>Equitability_J</b>	0.76	0.60	0.72
<b>Fisher_alpha</b>	14.24	9.95	13.55

El índice de dominancia de Simpson (D) tiende a 0, lo que indica que la dominancia en los fragmentos fue baja: ALB (0.09), COR (0.23) y PNM (0.10). Por su parte el índice de Diversidad de Simpson (1-D), también conocido como el Índice recíproco de Simpson, indica que el fragmento de ALB fue el más diverso (0.91), seguido por el del PNM (0.90). El fragmento de COR fue el menos diverso según este índice (0.77), ya que también es donde se registró una ligera dominancia de alguna morfoespecie (Cuadro 5).

Los valores calculados de los índices de Shannon ( $H'$ ) y Brillouin, para los fragmentos de ALB y PNM observaron mayor equidad entre las localidades, mientras el fragmento

de COR presentó la menor equidad. Esto es consistente con los que se refleja con el índice de dominancia de Simpson (D).

#### **4.5.2 Densidad**

Con respecto al número de morfoespecies por área por muestreo, se registró la mayor densidad de morfoespecies en el fragmento de PNM (9.55 morfoespecies por ha), seguido por el fragmento de ALB (4.20), y la menor densidad de morfoespecies se registró en el fragmento de COR (2.24) (Cuadro 6). La prueba estadística realizada indicó que existe diferencia estadística en la densidad de morfoespecies de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) entre los fragmentos estudiados ( $H = 28.01$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 7.978 e^{-07}$ ).

Con respecto al número de subfamilias por área por muestreo, se registró la mayor densidad de morfoespecies en el fragmento de PNM (5.41 morfoespecies por ha), seguido por el fragmento de ALB (2.56), y la menor densidad de morfoespecies se registró en el fragmento de COR (1.26) (Cuadro 7). La prueba estadística realizada indicó que existe diferencia estadística en la densidad de subfamilias de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) entre los fragmentos estudiados ( $H = 24.51$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 4.511 e^{-06}$ ).

En cuanto al número de individuos por área por muestreo, los fragmentos con mayor densidad de individuos registrada fueron ALB (12.36 individuos por ha), seguido por PNM (11.79), mientras que la menor densidad de individuos se registró en el fragmento de COR (10.71) (Cuadro 8). A pesar de los resultados presentados, no hubo diferencia estadística en la densidad de individuos de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) entre los fragmentos estudiados ( $H = 2.525$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0.2828$ ).

**Cuadro 6.** Densidad de morfoespecies de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae), en los muestreos realizados en los tres fragmentos estudiados.

<b>Muestreo</b>	<b>Mes</b>	<b>ALB</b>	<b>COR</b>	<b>PNM</b>	<b>Total</b>
1	mayo	0.29	0.14	0.55	<b>0.98</b>
2	junio	0.43	0.28	0.72	<b>1.43</b>
3	julio	0.32	0.20	0.55	<b>1.06</b>
4	agosto	0.37	0.12	0.66	<b>1.16</b>
5	septiembre	0.37	0.20	0.77	<b>1.34</b>
6	octubre	0.52	0.32	1.10	<b>1.94</b>
7	noviembre	0.32	0.21	0.88	<b>1.41</b>
8	diciembre	0.34	0.14	0.99	<b>1.48</b>
9	enero	0.37	0.20	1.16	<b>1.73</b>
10	febrero	0.40	0.25	1.16	<b>1.81</b>
11	marzo	0.46	0.18	0.99	<b>1.63</b>
<b>Total</b>		<b>4.2</b>	<b>2.24</b>	<b>9.55</b>	<b>15.98</b>

**Cuadro 7.** Densidad de subfamilias de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae), en los muestreos realizados en los tres fragmentos estudiados.

<b>Muestreo</b>	<b>Mes</b>	<b>ALB</b>	<b>COR</b>	<b>PNM</b>	<b>Total</b>
1	mayo	0.20	0.11	0.28	<b>0.58</b>
2	junio	0.23	0.12	0.44	<b>0.80</b>
3	julio	0.20	0.09	0.44	<b>0.73</b>
4	agosto	0.26	0.09	0.16	<b>0.51</b>
5	septiembre	0.26	0.12	0.44	<b>0.82</b>
6	octubre	0.32	0.16	0.55	<b>1.03</b>
7	noviembre	0.14	0.09	0.50	<b>0.73</b>
8	diciembre	0.17	0.07	0.55	<b>0.80</b>
9	enero	0.23	0.12	0.66	<b>1.02</b>
10	febrero	0.23	0.18	0.55	<b>0.96</b>
11	marzo	0.32	0.11	0.50	<b>0.92</b>
<b>Total</b>		<b>2.56</b>	<b>1.26</b>	<b>5.07</b>	<b>8.89</b>

**Cuadro 8.** Densidad de individuos de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae), en los muestreos realizados en los tres fragmentos estudiados.

<b>Muestreo</b>	<b>Mes</b>	<b>ALB</b>	<b>COR</b>	<b>PNM</b>	<b>Total</b>
1	mayo	1.26	0.91	0.71	<b>2.88</b>
2	junio	2.39	1.08	0.78	<b>4.25</b>
3	julio	1.21	0.67	0.59	<b>2.47</b>
4	agosto	1.03	0.27	0.80	<b>2.10</b>
5	septiembre	1.18	1.39	1.05	<b>3.61</b>
6	octubre	1.35	0.75	2.82	<b>4.92</b>
7	noviembre	0.52	0.28	0.99	<b>1.80</b>
8	diciembre	0.46	0.20	0.96	<b>1.61</b>
9	enero	0.60	0.36	0.92	<b>1.88</b>
10	febrero	0.60	4.03	1.14	<b>5.77</b>
11	marzo	1.75	0.78	1.03	<b>3.56</b>
<b>Total</b>		<b>12.36</b>	<b>10.71</b>	<b>11.79</b>	<b>34.86</b>

#### 4.5.3 Diversidad Beta ( $\beta$ )

##### *Índice de Whittaker*

Según el índice de Whittaker el mayor valor de recambio en la composición de morfoespecies registrado fue entre los fragmentos de COR y PNM, seguido por COR y ALB, y por último están los fragmentos de ALB y PNM (Cuadro 9).

**Cuadro 9.** Índice de diversidad  $\beta$  de Whittaker de las morfoespecies de los tres fragmentos estudiados.

	<b>ALB</b>	<b>COR</b>	<b>PNM</b>
<b>ALB</b>		0	0.356
<b>COR</b>			0
<b>PNM</b>			

El mayor valor de recambio en la composición de subfamilias registrado fue entre los fragmentos de COR y PNM, seguido por COR y ALB, y por último están los fragmentos de ALB y PNM (Cuadro 10).

**Cuadro 10.** Índice de diversidad  $\beta$  de Whittaker de las subfamilias de los tres fragmentos estudiados.

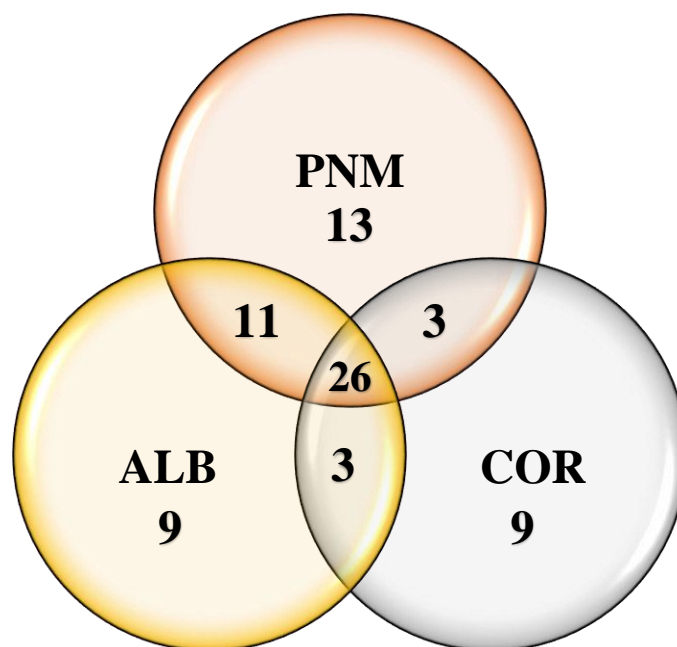
	<b>ALB</b>	<b>COR</b>	<b>PNM</b>
<b>ALB</b>		0	0.103
<b>COR</b>			0
<b>PNM</b>			

*Índice de Jaccard*

Según el índice de Jaccard los fragmentos de ALB y PNM compartieron la mayor cantidad de morfoespecies, y los fragmentos con menor cantidad de morfoespecies compartidas son COR y PNM, y COR y ALB (Cuadro 11). Sin embargo, todos los valores del coeficiente de similitud de Jaccard de los tres fragmentos fueron mayor de 90%, lo que demuestra un grado alto de morfoespecies compartidas entre todos los fragmentos. De las 74 morfoespecies encontradas, 26 son compartidas entre los tres fragmentos estudiados, 11 entre los fragmentos de ALB y PNM, 3 entre los fragmentos de ALB y COR, y 3 entre los fragmentos de PNM y COR (Figura 11). Se registró 13 morfoespecies en el fragmento de PNM que no está compartida entre los tres fragmentos estudiados, 9 de ALB, y 9 de COR.

**Cuadro 11.** Índice de diversidad  $\beta$  de Jaccard de las morfoespecies de los tres fragmentos estudiados.

	<b>ALB</b>	<b>COR</b>	<b>PNM</b>
<b>ALB</b>		1	0.932
<b>COR</b>			1
<b>PNM</b>			

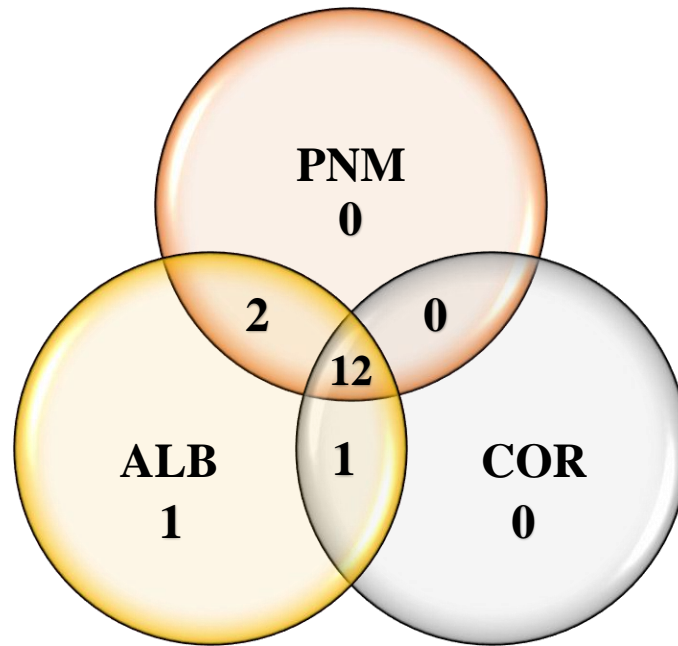


**Figura 11.** Número de morfoespecies compartidas de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en los tres fragmentos estudiados.

Los fragmentos de ALB y PNM compartieron la mayor cantidad de subfamilias, y los fragmentos con menor cantidad de subfamilias compartidas son COR y PNM (Cuadro 12). Sin embargo, todos los valores del coeficiente de similitud de Jaccard de los tres fragmentos fueron mayor de 80%, lo que demuestra un grado alto de subfamilias compartidas entre todos los fragmentos. De las 16 subfamilias encontradas, 12 son compartidas entre los tres fragmentos estudiados, 2 entre los fragmentos de ALB y PNM, y 1 entre los fragmentos de ALB y COR (Figura 12). Se registró 1 subfamilia en el fragmento de ALB que no está compartida entre los tres fragmentos estudiados.

**Cuadro 12.** Índice de diversidad  $\beta$  de Jaccard de las subfamilias de los tres fragmentos estudiados.

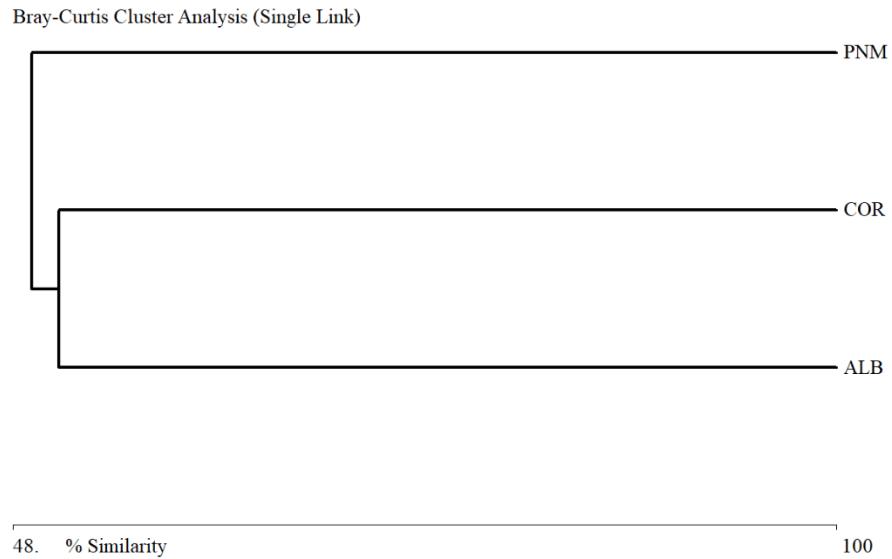
	ALB	COR	PNM
ALB	1	0.813	0.875
COR		1	0.800
PNM			1



**Figura 12.** Número de subfamilias compartidas de himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) en los tres fragmentos estudiados.

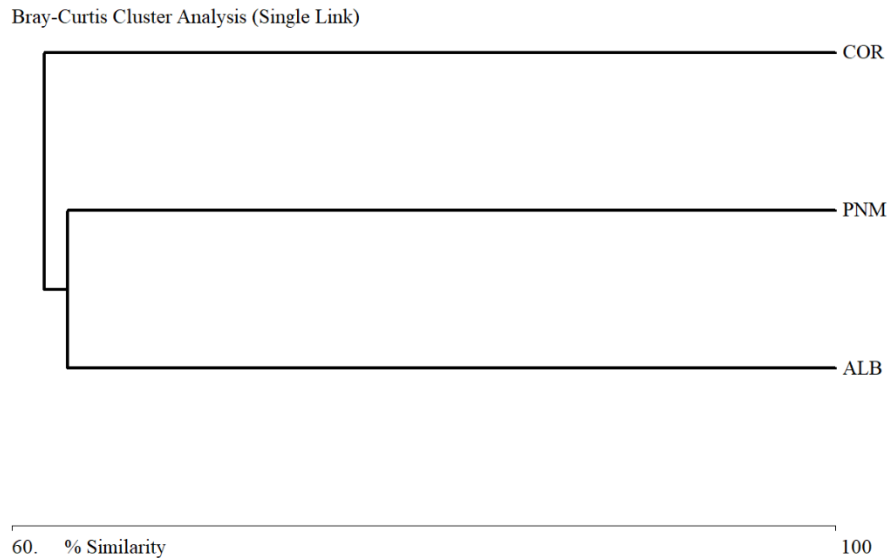
### *Índice de Bray-Curtis*

El análisis de similitud de Bray-Curtis mostró una similitud y variación de morfoespecies de aproximadamente 0.5706 entre los tres fragmentos estudiados (Figura 13). Esto significa que los sitios se presentaron una composición similar en donde se compartieron casi todas las morfoespecies. En el dendrograma se puede notar que hay dos agrupaciones en donde la composición de morfoespecie es más similar entre los fragmentos de COR y ALB con 0.51 (Figura 13).



**Figura 13.** Dendrograma de similitud (Bray-Curtis) de las morfoespecies de Braconidae encontradas en los tres fragmentos estudiados.

El análisis de similitud de Bray-Curtis mostró una similitud y variación de subfamilias de aproximadamente 0.6496 entre los tres fragmentos estudiados (Figura 14). Esto significa que los sitios se presentaron una composición similar en donde se compartieron casi todas las subfamilias. En el dendrograma se puede notar que hay dos agrupaciones en donde la composición de subfamilia es más similar entre los fragmentos de PNM y ALB con 0.63 (Figura 14).



**Figura 14.** Dendrograma de similitud (Bray-Curtis) de las subfamilias de Braconidae encontradas en los tres fragmentos estudiados.

#### *Índice de similitud/disimilitud múltiple*

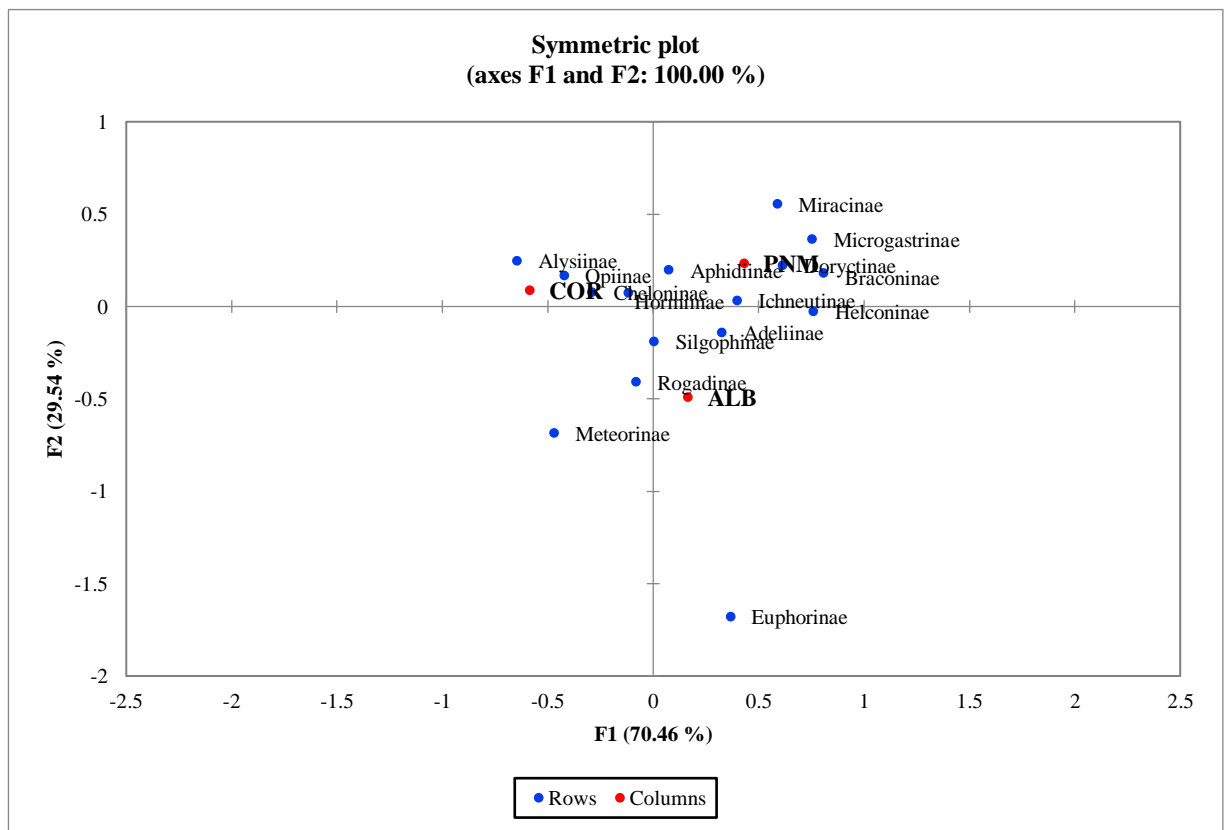
Utilizando el índice de Diserud-Odegaard de similitud múltiple, se estimó entre los fragmentos estudiados una similitud en la composición de morfoespecies de 0.9924 (99%). De igual manera, se estimó entre los fragmentos estudiados una similitud en la composición de subfamilias de 0.9922 (99%). Esto significa que los fragmentos estudiados tienen la misma composición de morfoespecies.

Utilizando el índice de disimilitud múltiple (Baselga, 2012), se estimó entre los fragmentos estudiados una disimilitud en la composición de morfoespecies de 0.4182. De igual manera, se estimó entre los fragmentos estudiados una similitud en la composición de subfamilias de 0.1267.

#### **4.6 Asociación entre las subfamilias de Braconidae y los fragmentos estudiados**

En el análisis de CA se indicó que existe una dependencia entre las subfamilias y los fragmentos estudiados ( $X^2= 485.74$ ,  $gl= 30$ ,  $p= <0.0001$ ). Se formaron tres grupos de

subfamilias que están más asociadas a los fragmentos estudiados (Figura 15). El análisis resuelve el 100% de la inercia con los factores (el valor de inercia fue 0.286). El fragmento de ALB compartió más subfamilias con el del PNM. Además, el análisis de CA mostró que la subfamilia Euphorinae solo estuvo presente el fragmento de ALB. La subfamilia Meteorinae solo estaba presente en los fragmentos de ALB y COR. La subfamilia Rogadinae solo estaba presente en los fragmentos de ALB y COR. La subfamilia Rogadinae estuvo más abundante en los fragmentos de ALB y COR.



**Figura 15.** Análisis de CA para la composición de subfamilias de Braconidae entre los fragmentos estudiados.

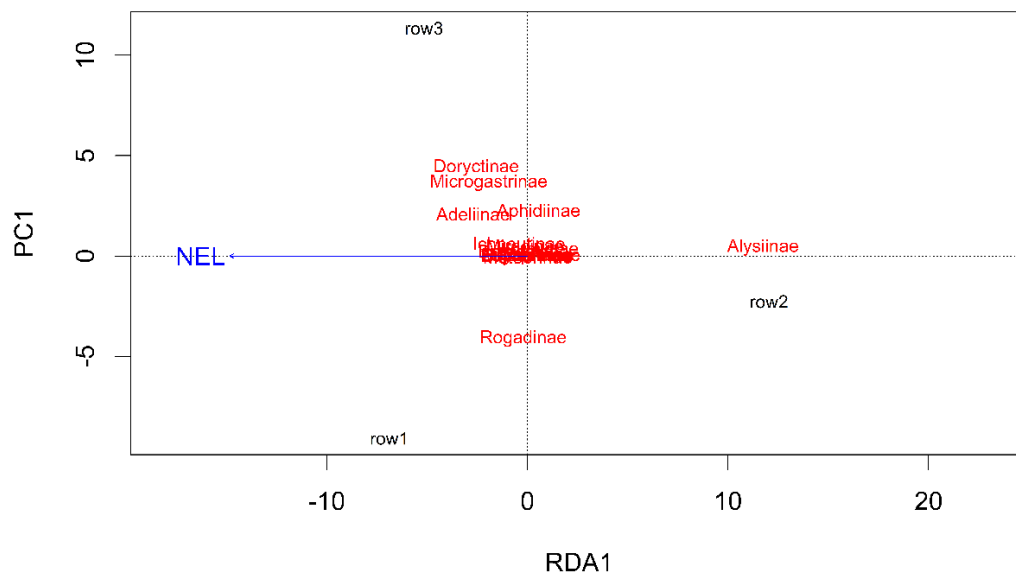
#### 4.7 Índice de fragmentación

Los rangos de variación del índice de fragmentación (F) para los bosques se encuentra desde 0 y se sitúan encima de 10. Los valores que se acercan a 0 muestran máxima

fragmentación y los valores que se llegan por encima de 10 muestran mínima fragmentación. El valor de F obtenido en este estudio fue 6.95, lo que demuestra una disminución del grado de fragmentación. Los fragmentos estudiados se encontraron intermedicamente fragmentados. Esto significa que las presiones antropogénicas no están influenciando predominante en los fragmentos y que los bosques están bastante conservados.

#### **4.8 Asociación entre las variables ambientales y las subfamilias de Braconidae en los tres fragmentos estudiados**

En el análisis de Redundancia, ninguna de las variables ambientales utilizadas consiguió explicar la abundancia de las subfamilias de la familia Braconidae en los sitios. La única variable que considero el análisis fue el número de especies de lepidópteras registradas en los sitios, sin embargo, esta no llegó a ser significativa ( $p = 0.1667$ ). Las subfamilias de importancia relativa en el RDA son Rogadine, Alysiinae, Doryctinae, Microgastrinae, Aphidiinae y Adeliinae (Figura 16). Estas subfamilias fueron las más abundantes en esta investigación, lo que significa que se pueden usar como indicadores biológicos en estudios futuros.



**Figura 16.** Análisis de RDA para la composición de subfamilias de Braconidae entre los fragmentos estudiados. NEL es el número de especies de Lepidoptera.

## **V. DISCUSIÓN**

Los resultados de este estudio sobre el efecto de la fragmentación del hábitat sobre comunidades de avispas (Hymenoptera: Braconidae) en los bosques tropicales de tierras bajas de Panamá, indicó que las comunidades de Braconidae son aún muy similares (99%). Lo que indica que para efectos de bosques intermediamente fragmentados ( $F = 6.95$ , en una escala de 0-10), la composición de las comunidades de estos parasitoides no se ven drásticamente afectadas. Estos resultados son consistentes con los obtenidos por Valdez (2018), Ruiz-Guerra *et al.* (2015) y Graça y Somavilla (2018). Ruiz-Guerra *et al.* (2015), mostraron que las comunidades de Braconidae son muy similares en los remanentes de bosques tropicales preservados y bosques secundarios de México. Graça y Somavilla (2018), mostraron que las comunidades de avispas sociales (Hymenoptera: Vespidae) son similares en los fragmentos de bosques de la Amazonia Central. Valdez (2018), demostró que las comunidades de mariposas son muy similares en los bosques tropicales de tierras bajas de Panamá. En este estudio donde se compararon 4 fragmentos, 3 de los cuales que corresponden a los utilizados en el presente estudio, los resultados indicaron que cuando se compara los tres sitios próximos a la Cuenca del Canal, se obtenía una similitud de 97% de las comunidades de mariposa, sin embargo, cuando se incluía el cuarto sitio en el análisis esta similitud se reducía al 67%. Estos resultados pueden ser explicado por dos vías, primero, que la fragmentación del bosque de tierras bajas estudiado es reciente y aun las comunidades de estas avispas y mariposas guardan una elevada similitud como lo reflejan los resultados. La segunda explicación se desprende de la habilidad de desplazamiento que tienen los dos grupos de insectos estudiados, ya que al tener la capacidad de volar encuentran la manera de desplazarse entre los diferentes fragmentos y mantener similitudes altas entre las comunidades.

Los resultados también nos indican que existe diferencia en la diversidad alfa de las comunidades de avispas de los tres fragmentos. Siendo la comunidad del PNM la más diversa. Esta mayor diversidad se explica por la proximidad del fragmento a una fuente como es el resto del Parque Natural de Metropolitano. Los resultados también indican una dominancia en el fragmento de COR, donde la diversidad es la menor y es donde se da la mayor diferencia en cuanto a la composición de las subfamilias de Braconidae. Este

resultado se puede deber a la distancia de este fragmento con respecto a los otros o porque se está dando inicio al proceso de pérdida de diversidad debido a la fragmentación. Es importante reiterar que, según los valores del índice de fragmentación, los fragmentos estudiados están bastante conservados (intermediamente fragmentados). El fragmento estudiado en el PNM es el sitio más conservado con respecto a los demás fragmentos por ser un sendero en un área protegida próximo a la matriz, lo que muestra la importancia de mantener bosques continuos próximos a otros remantes. El fragmento de COR ha sido utilizado para el desarrollo de actividades de reclutamiento de personal para el estamento de seguridad del estado (SPI), lo que significa que hay mínimo presión antropogénica dentro de este sitio. El fragmento de ALB contiene una reserva de agua y mínimo tráfico de personas entrando y saliendo del fragmento, lo que también significa que hay mínimo presión antropogénica dentro de este sitio.

Los resultados en cuanto a la densidad de avispas indican que existen diferencias significativas en los fragmentos. El tamaño de los fragmentos y la matriz circundante puede influir en la dinámica poblacional de un organismo (Guerra *et al.*, 2002). En este estudio, la complejidad de los fragmentos estudiados fue mediana (7-35 ha) según el tamaño relativo y no explicó la abundancia de las comunidades de Braconidae. Resultados similares fueron encontrados por Stangler *et al.* (2016), en el que el tamaño del fragmento no afectó la abundancia ni la diversidad de las comunidades de abejas que anidan en los remanentes de bosques secundarios en Costa Rica. Por lo cual, la dinámica poblacional probablemente sea impulsada predominantemente por factores internos que por factores externos. En este estudio, la variable ambiental que tal vez este influenciando en la dinámica poblacional es el número de especies de Lepidoptera. Kruess y Tschamtker (2000), indicaron que las poblaciones de parasitoides son relativas a las poblaciones de herbívoros en los remanentes de bosques.

Los resultados de este estudio indican que las comunidades de avispas (Hymenoptera: Braconidae) en los fragmentos de bosques de tierras bajas de Panamá está constituida principalmente por las subfamilias de Rogadinae, Alysiinae, Adeliinae, Doryctinae,

Aphidiinae y Microgastrinae. La presencia de estas subfamilias es de resaltar ya que implica relaciones interespecíficas por parasitismo entre las especies y otros artrópodos e implica que los fragmentos son diversos. Las subfamilias Microgastrinae, Adeliinae y Rogadinae son endoparasitoides de larvas del orden Lepidoptera (Aguilar *et al.*, 2006). La subfamilia Alysinae son endoparasitoides de las larvas o huevos del orden Diptera (Aguilar *et al.*, 2006). La subfamilia Aphidiinae son endoparasitoides de las ninfas y adultos del orden Stenorrhyncha, en particular la familia Aphididae (Aguilar *et al.*, 2006). La subfamilia Doryctinae nos indica relaciones interespecíficas tanto diversificación en los fragmentos ya que son ectoparasitoides de las larvas de los órdenes Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Embioptera y Fitofagia (Aguilar *et al.*, 2006). La subfamilia Doryctinae ha sido reportada dominando en un bosque tropical seco de México (Coronado-Blanco y Zaldívar-Riverón, 2014) y en un bosque semidecíduos de Venezuela (Briceño *et al.*, 2009).

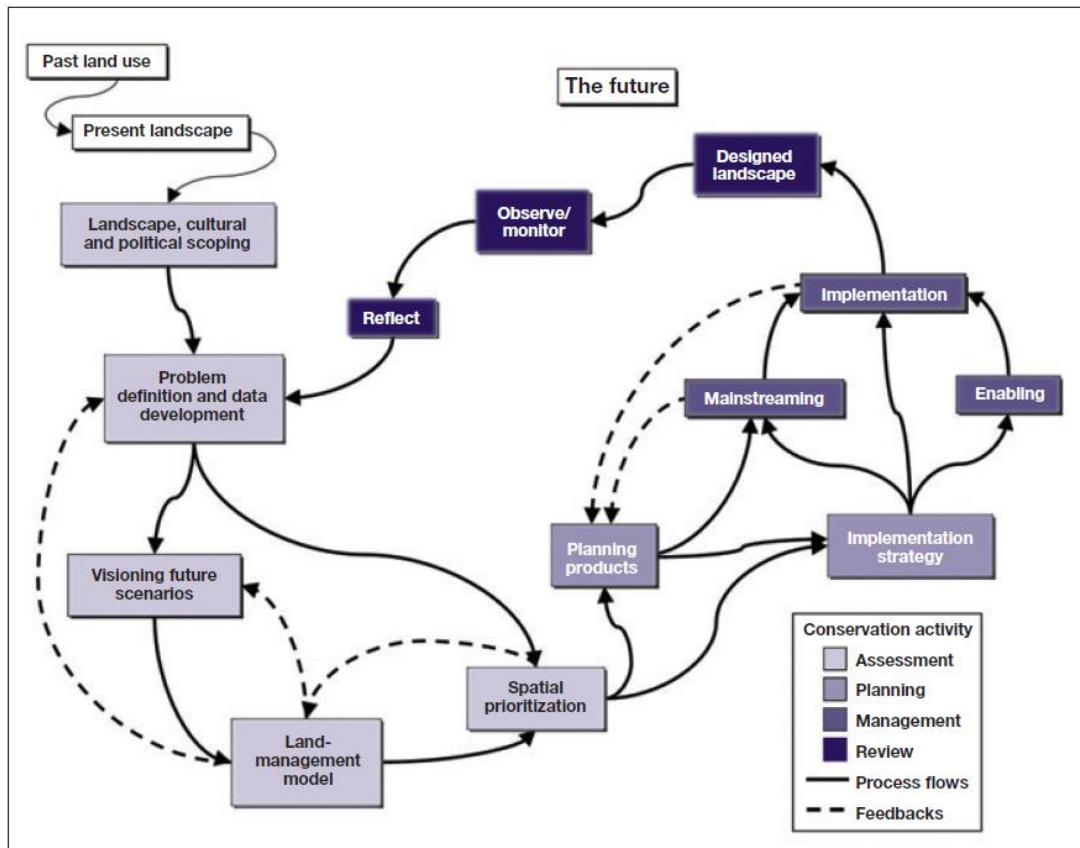
Una explicación sugerida para las fluctuaciones estacionales de Braconidae en los fragmentos estudiados es la abundancia de hospedadores. Esta idea se sustentó por el modelo de competencia Volterra-Lotka (1925), que describe las interacciones depredador-presa. Dependiendo de la interacción, la aplicación de este modelo puede tomar la forma de consumidor-recurso, planta-herbívoro, parásito-huésped, entre otras interacciones. En este estudio, se toma en cuenta la interacción parásito-huésped, ya que la mayoría de las avispas de la familia Braconidae encontradas en este estudio son endoparasitoides de las larvas del orden Lepidoptera. Valdés (2018) reportó que la mayor abundancia de mariposas diurnas (Lepidoptera) reportadas se puede ver a finales del mes de junio hasta inicios de octubre. Durante estos meses la abundancia de los Braconidae se disminuyó, lo que explica la disminución observada en el parasitoides Braconidae y el correspondiente aumento en el hospedador Lepidoptera en los fragmentos estudiados. Muriel *et al.* (2014) evaluaron el efecto del tipo de parche y el sistema de producción sobre la abundancia de las mariposas y el parasitoidismo, y la densodependencia parasitoides-hospedero en un sistema agroforestal de café. Se encontraron que los parasitoides estudiados fueron positivamente afectados por la abundancia de larvas y el

sistema agroforestal favoreció la abundancia de ambas especies; las mariposas silvestres y sus parasitoides.

Además, la teoría que aporta el hallazgo de las comunidades de avispa (Hymenoptera: Braconidae) es la de las metapoblaciones (Hanski y Gilpin, 1997), la cual supone que las especies se distribuyen por un espacio heterogéneo, y no todo el territorio es habitable para cada especie; cómo podemos ver con las subfamilias Euphorinae, Braconinae, Helconinae y Meteorinae. La subfamilia Euphorinae solo se registró en el fragmento de ALB, lo que significa que los otros fragmentos quizás no son habitables para esta subfamilia. Las subfamilias Braconinae, Helconinae y Meteorinae no se registraron en el fragmento de COR, lo que significa que este fragmento quizás no es habitable para estas subfamilias. Los fragmentos estudiados fueron divididos en parches en un momento dado primariamente por efectos de la urbanización e industrialización, lo que separó las poblaciones de los himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) formando las metapoblaciones de ellas. El modelo de la teoría que soporta este hallazgo es el de las poblaciones parchadas (Hanski y Gilpin, 1997), donde hay parches similares sin una distinción clara entre fuentes y sumideros. Una sugerencia por la cual no hay una distinción puede ser que los fragmentos estudiados tienen la probabilidad de ser colonizados por las avispa, porque poseen la misma vegetación, están separados por distancias similares y todos los fragmentos estudiados tienen tamaños similares. Los fragmentos estudiados se consideran como áreas suficientemente grandes para mantener las metapoblaciones de las avispa en equilibrio. Sin embargo, faltaría probar cómo es que se realiza la dinámica de la dispersión de los himenopteros (Hymenoptera: Braconidae) entre los fragmentos estudiados para probar que efectivamente los fragmentos son poblaciones parchadas.

Tomando eso en cuenta, la planificación eficaz de la conservación de los fragmentos estudiados requiere aprendizaje y adaptación. Se ha desarrollado un conjunto sustancial de guías teóricas y prácticas para mantener la biodiversidad y la función del ecosistema (Margules y Sarkar, 2007), así como modelos operativos que utilizan estas guías para

proporcionar orientación a la conservación sistemática (Knight *et al.*, 2006). En esta investigación se utiliza el modelo operativo para la planificación de conservación, que incorpora fases de evaluación, planificación y gestión de Knight *et al.* (2006; Figura 17).



**Figura 17.** Modelo operativo para la planificación de conservación, que incorpora fases de evaluación, planificación y gestión (Grantham *et al.*, 2010; Knight *et al.*, 2006).

El modelo tiene como objetivo representar la manera en que los procesos de planificación pragmáticos funcionan, promoviendo el contexto para la evaluación sistemático que lo vincula a otras actividades esenciales para la acción de conservación efectiva. El modelo ayuda a las iniciativas de planificación a escala regional (por ejemplo, implementación de corredores, “stepping stones”, reservas). El modelo asegura una planificación eficaz teniendo en cuenta la población y las instituciones, las evaluaciones de conservación y una acción segura-eficaz.

La acción más eficaz para preservar las poblaciones es detener los procesos que conducen a la destrucción y degradación del hábitat (Hanski y Gilpin, 1997; Sawchik *et al.*, 2002). Los fragmentos estudiados se pueden considerar como “stepping stones” / corredores rotos. Los “stepping stones” puede mejorar la persistencia de las metapoblaciones, lo que permite el flujo de individuos entre fragmentos asegurando el recambio entre la extinción local estocástica y las recolonizaciones (Sawchik *et al.*, 2002). Baum *et al.* (2004) demostró que una matriz puede determinar si, y en qué medida, los corredores y “stepping stones” aumenta la conectividad de un paisaje para la sobrevivencia de una especie utilizando *Prokelisia crocea* y *Spartina pectinata* como indicadores. La preservación de estos fragmentos bastante conservados, con vegetación bastante heterogénea, puede favorecer la presencia de los organismos ofreciendo varios hábitats para asegurar la viabilidad de las metapoblaciones. Los fragmentos pequeños y medianos juegan un papel fundamental; de tal forma que, es necesario identificar y conservar estos fragmentos. La configuración espacial es particularmente importante para la dinámica regional y debe tenerse en cuenta en los planes de gestión.

## **VI. CONCLUSIONES**

- La composición de las comunidades de las avispas (Hymenoptera: Braconidae) no se ven afectados en los remanentes de bosques de tierras bajas en la ciudad de Panamá con un grado de fragmentación intermedio.
- Los fragmentos estudiados albergan una composición de avispas (Hymenoptera: Braconidae) semejantes que son poco sensibles al efecto de la fragmentación. Los estudiados se pueden servir como “stepping stones” para mantener las poblaciones restantes.
- Las subfamilias con mayor importancia que se pueden usar como indicadores biológicos reportadas dentro de los tres fragmentos estudiados son Rogadine, Alysiinae, Doryctinae, Microgastrinae, Aphidiinae y Adeliinae.
- La riqueza, abundancia y composición de las avispas (Hymenoptera: Braconidae) difieren entre los fragmentos de hábitat en los bosques de tierras bajas en la ciudad de Panamá. Los fragmentos de ALB y PNM compartieron la mayor cantidad de morfoespecies y subfamilias. De acuerdo con la comparación de los índices de la diversidad  $\beta$ , las comunidades de Braconidae son muy similares, mostrando una baja tasa de recambio de especies.
- La abundancia de subfamilias de Braconidae en los fragmentos estudiados en los bosques de tierras bajas de Panamá puede ser explicada por el número de especies de Lepidoptera asociado.
- Utilizar las especies indicadoras para evaluar el efecto de la fragmentación en bosques remanentes requiere estudios a largo plazo. Conocer la composición de las especies indicadoras a nivel local y regional es el primer paso para promover la conservación de los fragmentos remanentes; facilitando la conservación de las especies y sus interacciones bióticas y abióticas.

## **VII. RECOMENDACIONES**

- Realizar inventarios anualmente para comprobar el cambio real de las poblaciones de avispas (Hymenoptera: Braconidae) en los fragmentos remanentes.
- Determinar el tamaño crítico mínimo que debe tener un ecosistema para preservar la diversidad y composición de especies.
- Incorporar estudios genéticos para relacionar la variación genética de las especies al tamaño poblacional y las variables ambientales; con el fin de determinar el efecto a nivel genético por el aislamiento de las comunidades fragmentadas.
- Construir una cadena trófica hipotética con el fin de determinar las dinámicas internas (relaciones interespecíficas e intraespecíficas) en los fragmentos remanentes. Estudiar las interacciones tritróficas complementando los resultados obtenidos con la colecta de las trampas Malaise.
- Estudiar el desplazamiento de las avispas (Hymenoptera: Braconidae), para evaluar el impacto real de la fragmentación de hábitat, especialmente en especies indicadoras del grado de conservación.
- Los fragmentos estudiados albergan una composición de avispas (Hymenoptera: Braconidae) semejantes que son poco sensibles al efecto de la fragmentación. Por lo cual, los fragmentos estudiados se pueden servir como “stepping stones” para mantener las poblaciones restantes.
- Incentivar la conservación de fragmentos aledaños a los bosques remanentes, que permiten la persistencia de las comunidades de especies.

## **VIII. LITERATURA CITADA**

- Aguilar, A., Brothers, D. J., Amarante, S., Buffington, M., Arias-Penna, D., Campos, D., Cantor, F., Arias-Penna, T., Carmean, D., Carpenter, J., Finnamore, A., Cure, J. R., Fontal-Cazalla, F., Darling, D. C., Gates, M., Deans, A., Gibson, G., Delvare, G., Gonzales, V., ... Sharkey, M. (2006). *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical* (F. Fernández & M. J. Sharkey (eds.); Vol. 53, Número 9).
- An, T., Belokobylskij, S. A., Kim, H., Kim, K., Seo, H., & Ku, D. (2014). New faunistic data on the family Braconidae (Hymenoptera) from Korea. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 7, 489–492.
- ANAM. (2010). *Atlas Ambiental de la República de Panamá* (S. A. Novo Art (ed.); Primera Ed).
- Andrade, A. C., Franzini, L. D., & Mesquita, D. O. (2019). Assessing the effect of urbanization on tropical forest dwelling teiid lizards. *Ecological Indicators*, 99, 225–229.
- Antongiovanni, M., & Metzger, J. P. (2005). Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 122, 441–451.
- Barnosky, A. D., Hadly, E. A., Bascompte, J., Berlow, E. L., Brown, J. H., Fortelius, M., Getz, W. M., Harte, J., Hastings, A., Marquet, P. A., Martinez, N. D., Mooers, A., Roopnarine, P., Vermeij, G., Williams, J. W., Gillespie, R., Kitzes, J., Marshall, C., Matzke, N., ... Smith, A. B. (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature*, 486(7401), 52–58.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.

- Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1223–1232.
- Basset, Y., Springate, N. D., Aberlenc, H. P., & Delvare, G. (1997). A review of methods for sampling arthropods in tree canopies. En *Canopy Arthropods* (pp. 27–52). Chapman & Hall.
- Basset, Yves, & Lamarre, G. P. A. (2019). Toward a world that values insects. *Science*, 364(6447), 1230–1231.
- Basset, Yves, Novotny, V., Miller, S. E., & Kitching, R. L. (2003). *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy* (Yves Basset, V. Novotny, S. E. Miller, & R. L. Kitching (eds.); 1st ed.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Baum, K. A., Haynes, K. J., Dilleuth, F. P., & Cronin, J. T. (2004). The Matrix Enhances the Effectiveness of Corridors. *Ecology*, 85(10), 2671–2676.
- Bergman, K. O., Dániel-Ferreira, J., Milberg, P., Öckinger, E., & Westerberg, L. (2018). Butterflies in Swedish grasslands benefit from forest and respond to landscape composition at different spatial scales. *Landscape Ecology*, 33, 2189–2204.
- Briceño, R., Torres, D., & Zaldívar-Riveron, A. (2009). Primer reporte de la familia braconidae (hymenoptera: ichneumonoidea) en los parques cerro saroche y terepaima, Estado Lara, Venezuela. *Bioagro*, 21(3), 223–226.
- Causse, J. F. M. (2001). *Fragmentación de hábitats y evaluación de la biodiversidad en la región Los Petenes, Campeche*.

- Chao, A., Chazdon, R. L., & Shen, T. J. (2005). A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8, 148–159.
- Chase, J., Amarasekare, P., Cottenic, K., Gonzalez, A., Holt, R., Holyoak, M., Hoopes, M., Leibold, M., Loreau, M., Mouquet, N., Shurin, J., & Tilman, D. (2005). Competing Theories for Competitive Metacommunities. En M. Holyoak, M. A. Leibold, & R. D. Holt (Eds.), *Metacommunity Ecology: Emerging views of community structure and dynamics above the local scale* (pp. 335–354). University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., Harvey, C. A., Komar, O., Griffith, D. M., Ferguson, B. G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., Van Breugel, M., & Philpott, S. M. (2009). Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica*, 41(2), 142–153.
- Conner, R. N., & Rudolph, D. C. (1991). Forest habitat loss, fragmentation, and red-cockaded woodpecker populations. *NCASI Technical Bulletin*, 103(3), 446–457.
- Coronado-Blanco, J. M., & Zaldívar-Riverón, A. (2014). Biodiversidad de Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 372–378.
- Correa, M., Stapf, M., DeSedas, A., Hernández, F., & Carranza, R. (2010). *Árboles y Arbustos del Parque Natural Metropolitano, Panamá* (F. J. Morales (ed.); 1a ed.). Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio.
- Didham, R. K., Hammond, P. M., Lawton, J. H., Eggleton, P., & Stork, N. E. (1998). Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*, 68(3), 295–323.

- Diserud, O. H., & Odegaard, F. (2007). A multiple-site similarity measure. *Biology Letters*, 3, 20–22.
- Donovan, T. M., & Flather, C. H. (2002). Relationships among North American songbird trends, habitat fragmentation, and landscape occupancy. *Ecological Applications*, 12(2), 364–374.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.
- Fahrig, L., & Merriam, G. (1994). Conservation of Fragmented Populations. *Conservation Biology*, 8(1), 50–59.
- FAO. (2016). *El estado de los bosques del mundo*.
- Fontúrbel, F. E. (2007). Evaluation of the Loss of the Chaqueño Dry Forest Coverage in Torotoro's Municipality and in Torotoro National Park (Potosí, Bolivia), through Remote Sensing. *Ecología Aplicada*, 6(1,2), 59–66.
- Forman, R. T. T. (1995). Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions. En L. Hansson, L. Fahrig, & G. Merriam (Eds.), *Mosaic Landscapes Ecological Processes*. Cambridge University Press.
- Franklin, A. B., Noon, B. R., & George, T. L. (2002). What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology*, 25, 20–29.
- Galbraith, S. M., Griswold, T., Price, W. J., & Bosque-Pérez, N. A. (2020). Biodiversity and community composition of native bee populations vary among human-dominated land uses within the seasonally dry tropics. *Journal of Insect*

- Conservation*, 24(6), 1045–1059.
- García, D. (2011). Efectos biológicos de la fragmentación de hábitats: nuevas aproximaciones para resolver un viejo problema. *Ecosistemas*, 20(2), 1–10.
- Garro, L. A. S. (2013). Distribución De Rogadinae (Hymenoptera: Braconidae) En Una Gradiente Altitudinal En Los Andes Del Sur Del Perú. *Ecología Aplicada*, 12(2), 141–145.
- Ghahari, H., Yu, D. S., & Achterberg, C. Van. (2006). *Bibliography of the family Braconidae*. National Natuurhistorisch Museum Naturalis.
- González, H. D., & Ruíz, D. B. (2000). Los braconidos (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parametro de biodiversidad en las selvas deciduas del tropico: una discusion acerca de su posible uso. *Acta zoológica mexicana*, 79, 43–56.
- Gotelli, N. J. (2008). *A Primer of Ecology* (Fourth). Sinauer Associates Inc. MA, U.S.A.
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2011). Estimating species richness. En A. E. Magurran & B. J. McGill (Eds.), *Biological Diversity: frontiers in measurement and assessment* (pp. 39–54). Oxford University Press.
- Graça, M. B., & Somavilla, A. (2018). Effects of forest fragmentation on community patterns of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in Central Amazon. *Austral Entomology*, 58(3), 657–665.
- Grantham, H. S., Bode, M., McDonald-Madden, E., Game, E. T., Knight, A. T., & Possingham, H. P. (2010). Effective conservation planning requires learning and adaptation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(8), 431–437.
- Guerra, M. M., Vicente de Lucio Fernández, J., Alandi, C. M., Olmos, S., Atauri-

- Mezquida, J. A., & Montel del Olmo, C. (2002). *Territorial integration of natural protected areas and ecological connectivity within Mediterranean landscapes*. Dirección General de la RENP y Servicios Ambientales.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Applied Ecology*.
- Hanski, I., & Gilpin, M. E. (1997). Metapopulation Dynamics: from concepts and observations to predictive models. En *Metapopulation Biology* (pp. xv–xvi). Academic Press.
- Harrison, S., & Hastings, A. (1996). Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology and Evolution*, 3, 180–183.
- Hurlbert, S. H. (1971). The Nonconcept of Species Diversity : A Critique and Alternative Parameters. *Ecology*, 52(4), 577–586.
- Knight, A. T., Cowling, R. M., & Campbell, B. M. (2006). An operational model for implementing conservation action. *Conservation Biology*, 20(2), 408–419.
- Koleff, P. (2005). Conceptos y medidas de la diversidad. En *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*.
- Kruess, A., & Tschardtke, T. (2000). Species richness and parasitism in a fragmented landscape: Experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia*, 122(1), 129–137.

- Kubeš, J. (1996). Biocentres and corridors in a cultural landscape. A critical assessment of the “territorial system of ecological stability”. *Landscape and Urban Planning*, 35(4), 231–240.
- Kupfer, J. A. (1995). Landscape ecology and biogeography. *Progress in Physical Geography*, 19(1), 18–34.
- Laurance, W. F. (1990). Comparative Responses of Five Arboreal Marsupials to Tropical Forest Fragmentation. *Journal of Mammalogy*, 71(4), 641–653.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613.
- Leibold, Mathew A, & Geddes, P. (2005). El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral*, 15, 117–129.
- Levins, R. (1969). Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, 237–240.
- Levins, R., & Culver, D. (1971). Regional Coexistence of Species and Competition between Rare Species. En *Proc. Nat. Acad. Sci.* (Vol. 68, Número 6, pp. 1246–1248).
- López-Barrera, F. (2004). Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas*, 13(1), 67–77.
- López-Barrera, F., Zurita, G., Pe'er, G., Bellocq, M. I., Hansbauer, M. M., Fontúrbel, F. E., Caussel, J. F. M., Valdés, A., Vila, J., Varga, D., Llausàs, A., Ribas, A., Montico,

- S., San Vicente, M. G., Valencia, P. J. L., Maheshwari, S., Wekesa, C., Maranga, E. K., Kirui, B. K., ... Zurita, M. E. C. Z. (2006). Efectos de la fragmentación de hábitats y pérdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial. *Ecosistemas*, 2(2), 35–54.
- López-Pérez, R., & Becerril-Morales, F. (1991). ¿ Meta ... qué ? ; Metapoblación ! *Ciencia y Mar*, 7.
- Lotka, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins Company.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373–387.
- Macedo-Reis, L. E., Quesada, M., & de Siqueira Neves, F. (2019). Forest cover drives insect guild diversity at different landscape scales in tropical dry forests. *Forest Ecology and Management*, 443, 36–42.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing. Oxford-U.S.A.
- Marchiori, C. H., & Pentead-Dias, A. M. (2002). Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonidae) Collected in a Native Forest Area in Itumbiara, Goiás, Brazil. *SciELO*, 647–649.
- Margules, C. R., & Sarkar, S. (2007). *Systematic conservation planning*. Cambridge University Press.
- Mas, J.-F., & Sandoval, J. C. (2000). Análisis de la fragmentación del paisaje en el área protegida "Los Petenes", Campeche, *Investigaciones Geográficas*, 6, 42–59.

- Medianero, E., Carrasco, G., Pérez, E., Araúz-Araúz, B., Castaño-Meneses, G., & Martínez-Torres, A. O. (2017). Composición De La Comunidad De Artrópodos Que Habitan En El Dosel En Un Bosque Tropical De Tierras Bajas En Panamá. *Scientia*, 27(2), 51–67.
- Montico, S. (2013). Vulnerabilidad de unidades de paisaje en una cuenca de Santa Fe, Argentina. *CUADERNOS del CURIHAM*, 19, 15–24.
- Moreno, C. E., Patrón, J. C., Regalado, N. M., Falcón, A. P. M., Martínez, I. J. O., Díaz, C. L. R., & Rosas, F. (2018). Measuring species diversity in the tropics: a review of methodological approaches and framework for future studies. *BIOTROPICA*, 50(6), 929–941.
- Moreno, C., Zuria, I., García-zenteno, M., Sánchez-rojas, G., Castellanos, I., Martínez-morales, M., & Rojas-martínez, A. (2006). Trends in the measurement of alpha diversity in the last two decades. *Interciencia*, 31(1).
- Morrison, M. L., Marcot, B. G., & Manna, R. W. (2006). *Wildlife-habitat Relationships: Concepts and Applications* (3rd ed.). Island Press.
- Murcia, C. (1995). Edge Effects in Fragmented Forests : Implications for Conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(2), 58–62.
- Muriel, S. B., Muñoz, J., & Restrepo, A. (2014). Parasitoidismo de dos especies de mariposas en dos sistemas de producción de café. *Revista Colombiana de Entomología*, 40(2), 251–258.
- Nemésio, A., & Silveira, F. A. (2010). Forest fragments with larger core areas better sustain diverse orchid bee faunas (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). *Neotropical Entomology*, 39(4), 555–561.

- Newmark, W. D. (1991). Tropical Forest Fragmentation and the Local Extinction of Understory Birds in the Eastern Usambara Mountains, Tanzania. *Conservation Biology*, 5, 67–78.
- Oliver, I., & Beattie, A. J. (1996). Invertebrate morphospecies as surrogates for species: A case study. *Conservation Biology*, 10(1), 99–109.
- Osorio, C. R., Hernández, D. C., & Duque, J. L. (2012). Corredores biológicos una estrategia de recuperación en paisajes altamente fragmentados. *Revista Gestión y Ambiente*, 15(1), 7–18.
- Peet, R. (1974). The Measurement of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 285–307.
- Plan de Manejo - Parque Natural Metropolitano*. (2010).
- Querino, R., Couceiro, S., Queiroz, L., & Pentead-Dias, A. (2011). The spatial distribution of Hymenoptera parasitoids in a forest reserve in Central Amazonia, Manaus, AM, Brazil. *Braz. J. Biol.*, 71(4), 865–871.
- Rands, M. R. W., Adams, W. M., Bennun, L., Butchart, S. H. M., Clements, A., Coomes, D., Entwistle, A., Hodge, I., Kapos, V., Scharlemann, J. P. W., Sutherland, W. J., & Vira, B. (2010). Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010. *Science*, 329, 1298–1303.
- Reséndiz-Flores, A., Nunes, J. F., García-Paris, & Zaldivar-Riverón, A. (2014). Six new species of the parasitoid wasp genus *Notiospathius* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) from Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 391–401.

- Rodriguez-Mota, A. J., Ruiíz-Cancino, E., Ivanovich-Khalaim, A., Coronado-Blanco, J. M., & Treviño-Carreón, J. (2015). Diversidad de Ichneumonidae (Hymenoptera) en un bosque de Pinus spp. y Juniperus flaccida en Jaumave, Tamaulipas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 972–980.
- Rogan, J. E., & Lacher, T. E. (2018). Impacts of Habitat Loss and Fragmentation on Terrestrial Biodiversity. En *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences* (pp. 1–18). Elsevier Inc.
- Ruiz-Guerra, B., López-Acosta, J. C., Zalsivar-Riverón, A., & Velázquez-Rosas, N. (2015). Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) abundance and richness in four types of land use and preserved rain forest in southern Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 164–171.
- Salomão, R. P., Alvarado, F., Baena-Díaz, F., Favila, M. E., Iannuzzi, L., Liberal, C. N., Santos, B. A., Vaz-de-Mello, F. Z., & González-Tokman, D. (2019). Urbanization effects on dung beetle assemblages in a tropical city. *Ecological Indicators*, 103, 665–675.
- San Vicente, M. G. (2003). *Índices de fragmentación y conectividad para el indicador de biodiversidad y paisaje de la Comunidad Autónoma del País Vasco*.
- San Vicente, M. G., & Valencia, P. J. L. (2006a). Efectos de la fragmentación de hábitats y pérdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial. *Revista de Geografía*, 16, 35–54.
- San Vicente, M. G., & Valencia, P. J. L. (2006b). Efectos de la fragmentación de hábitats y pérdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial. *Polígonos. Revista de Geografía*, 16, 35–54.

- Santos-Murgas, A., & Muñoz, D. G. C. (2021). Momificación en larvas de dos especies de lepidópteros, *Acharia fusca* Stoll (Lepidoptera: Limacodidae) y *Harrisina americana* (Lepidoptera: Zygaenidae), inducida por la avispa parasitoide *Rogas* sp. (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae) en Panamá. *Revista Nicaraguense de Entomología*, 223.
- Santos, T., & Tellería, J. L. (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 2, 3–12.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5(1), 18–32.
- Sawchik, J., Dufrêne, M., Lebrun, P., Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2002). Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: Modelling the effect of habitat fragmentation. *Acta Oecologica*, 23(5), 287–296.
- Sharkey, M., Dangerfield, P., Fernández-Triana, J., Kittel, R., Kula, R., Marsh, P., Quicke, D., Shaw, S., Achterberg, C. Van, Wharton, R., Whitfield, J., & Zaldivar-Riverón, A. (1997). Manual of the New World Genera of the Family Braconidae (Hymenoptera). En R. Wharton, P. Marsh, & M. Sharkey (Eds.), *Annals of the Entomological Society of America* (2nd ed.). The International Society of Hymenopterists.
- Sharkey, M. J., Janzen, D. H., Hallwachs, W., Chapman, E. G., Smith, M. A., Dapkey, T., Brown, A., Ratnasingham, S., Naik, S., Manjunath, R., Perez, K., Milton, M., Hebert, P., Shaw, S. R., Kittel, R. N., Solis, M. A., Metz, M. A., Goldstein, P. Z., Brown, J. W., ... Burns, J. M. (2021). Minimalist revision and description of 403 new species in 11 subfamilies of Costa Rican braconid parasitoid wasps, including host records for 219 species. *ZooKeys*, 1013, 1–665.

- Smith, T. J., & Mayfield, M. M. (2018). The effect of habitat fragmentation on the bee visitor assemblages of three Australian tropical rainforest tree species. *Ecology and Evolution*, 8204–8216.
- Stangler, E. S., Hanson, P. E., & Steffan-Dewenter, I. (2016). Vertical diversity patterns and biotic interactions of trap-nesting bees along a fragmentation gradient of small secondary rainforest remnants. *Apidologie*, 47, 527–538.
- Tischendorf, L., & Fahrig, L. (2000). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90, 7–19.
- Tittensor, D. P., Walpole, M., Hill, S. L. L., Boyce, D. G., Britten, G. L., Burgess, N. D., Butchart, S. H. M., Leadley, P. W., Regan, E. C., Alkemade, R., Baumung, R., Bellard, C., Bouwman, L., Bowles-Newark, N. J., Chenery, A. M., Cheung, W. W. L., Christensen, V., Cooper, H. D., Crowther, A. R., ... Ye, Y. (2014). A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science*, 346(6206), 241–244.
- Townes, H. (1972). A light-weight malaise trap. *Ent. News*, 83, 239–247.
- Valdés, A. (2011). Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Ecosistemas*, 20(2), 11–20.
- Valdés, L. (2018). *ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MARIPOSAS DIURNAS (LEPIDOPTERA: RHOPALOCERA) EN FRAGMENTOS DE VEGETACIÓN EN LA CIUDAD DE PANAMÁ*. Universidad de Panamá.
- Wekesa, C., Maranga, E. K., Kirui, B. K., Muturi, G. M., & Gathara, M. (2018). Interactions between native tree species and environmental variables along forest edge-interior gradient in fragmented forest patches of Taita Hills, Kenya. *Forest*

*Ecology and Management*, 409, 789–798.

Whitfield, J. B. (2002). Estimating the age of the polydnavirus/braconid wasp symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(11), 7508–7513.

Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3, 385–397.

Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. (2006). The future of tropical forest species. *Biotropica*, 38(3), 287–301.

Zurita, G., Pe'er, G., Bellocq, M. I., & Hansbauer, M. M. (2012). Edge effects and their influence on habitat suitability calculations: A continuous approach applied to birds of the Atlantic forest. *Journal of Applied Ecology*, 49, 503–512.

Zurita, M. E. C. Z. (2014). *Análisis de la fragmentación en el Parque Nacional Cerro Azul Meámbar ( PANACAM )*.

**ANEXO I** Valores promedios por mes de las variables climáticas en los tres fragmentos estudiados.

<b>Mes</b>	<b>Temperatura (C)</b>	<b>Humedad Relativa (%)</b>
mayo	31.09	87.39
junio	30.07	89.04
julio	28.51	95.10
agosto	28.49	89.40
septiembre	26.89	91.61
octubre	27.36	93.32
noviembre	27.41	93.87
diciembre	27.10	95.52
enero	27.15	90.14
febrero	27.53	82.10
marzo	27.55	83.54

**ANEXO II** Variables ambientales usadas en el análisis de Redundancia. NEL es el número de especies de Lepidoptera.

	<b>Abundancia de Lepidoptera</b>	<b>Area</b>	<b>Perimetro</b>	<b>Cobertura boscosa</b>	<b>Humedad Relativa</b>	<b>Temperatura</b>	<b>NEL</b>
<b>ALB</b>	936	34.79	5003.88	91.05	92.09	28.03	82
<b>COR</b>	476	56.31	3028.55	87.14	90.00	28.03	77
<b>PNM</b>	462	18.12	1756.07	92.07	93.20	28.27	81