

**UNIVERSIDAD DE PANAMÁ
VICE-RECTORIA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO
MAESTRÍA EN ENTOMOLOGÍA**



**Estratificación Vertical, Diversidad y Estacionalidad de Coleoptera:
Curculionoidea en la Isla Barro Colorado**

Licdo. MARIO ANTONIO GONZÁLEZ TORRES

PANAMÁ, REP. DE PANAMÁ
-2005-

13452 RESUMIO DEL AUIUR -6 MAR 2006 57

Estratificación Vertical, Diversidad y Estacionalidad de Coleoptera:
Curculionoidea en la Isla Barro Colorado

TESIS

Sometida para Optar al Título de Maestro en Ciencias con Especialización en
Entomología General

VICERRECTORIA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO

Permiso para su publicación y reproducción total o parcial debe ser sometido en la
Vicerrectoria de Investigación y Postgrado

APROBADO

_____ASESOR

_____JURADO

_____JURADO

Dedicatoria

*Con cariño dedico este trabajo a
Zoraida, Leovigildo, Maribel, Dallys
quienes con su ayuda y esfuerzo me
permitieron finalizarlo.*

Mano

Agradecimientos

Primeramente quiero agradecer públicamente a nuestros padres Leovigildo González y Petra Zoraida de González por habernos brindado la oportunidad de cursar los estudios de maestría, a mi hermana y gran mecenas la Licda Maribel González por su ayuda, con su tiempo y trabajo que permitieron que permaneciéramos y termináramos el programa de maestría. A Dallys Pérez quien me ha hecho compañía durante toda la maestría y me ha ayudado enormemente en muchos aspectos como de este trabajo como por ejemplo cortar etiquetas, montar insectos, escribir en la computadora, aguantarme mis ataques de desesperación (rabietas) cuando las cosas no resultaban como quería o desvelarse junto a mí sólo por acompañarme al realizar tantas otras tareas que componen este trabajo.

Al profesor Dr Héctor Barrios por sus consejos, y toda su ayuda al dirigir este trabajo de graduación. Al Dr Plutarco Ramos por su invaluable ayuda en la realización de la mayoría de los análisis estadísticos que se muestran en este trabajo de graduación. Al profesor Roberto Cambra quien nos abrió las puertas del museo para que pudiéramos consultar las colecciones de referencia y así poder identificar nuestro material de insectos. A la profesora Dra Yolanda Águila Coordinadora del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología por brindarnos un acogedor, cómodo y seguro cubículo asignado a ella para terminar la parte experimental de este trabajo así como su cooperación para que Dallys y Maribel pudieran entrar al edificio del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología tanto en días hábiles como en los largos fines de semana que pasamos trabajando y así pudieran brindarme la ayuda que tanto necesitaba para terminar.

A Steve Paton Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian (STRI) por su ayuda invaluable con los datos climáticos, la estadística circular, y la confección de estas figuras. Al Dr Joseph Whright y por facilitarnos los datos de floración, fructificación y caída de semillas.

También nuestro agradecimiento es para el Dr Henk Wolda del (STRI), a su equipo de investigadores y al Programa del Medio Ambiente del (STRI) por coleccionar las muestras para este trabajo.

A los Licdos Marcos Guerra y Lina González del departamento de fotografía del Instituto de (STRI) por las fotos de la isla Barro Colorado que aparece en la página 30 de nuestro trabajo como la figura 1.

Al Licdo Ricardo Beteta de la biblioteca del Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian por su ayuda en la búsqueda de material bibliográfico tan necesario para la culminación de este trabajo de graduación.

A nuestra compañera y apreciada amiga la Ingemera Agrónoma Laura D Guerra por su sincera amistad que nos ayudo a sobreponernos en el momento más crítico cuando las demás la cambiaron por el interés y por su ayuda con algunas identificaciones y llevar nuestra colección de Scolytidae a Costa Rica para que fuera identificada por el Dr H Kirkendall a quien también le agradecemos su ayuda.

A las Licdas Lucila Guillen y Vielka Murillo del Herbario de la Escuela de Biología de la Universidad de Panamá por su ayuda en la búsqueda bibliografía y al responder mis constantes preguntas sobre los árboles

A la Dra Oris Sanjur administradora del laboratorio de Biología Molecular del Dr Eldredge Bermingham (STRI) en la isla de NAOS, por su ayuda en la impresión del informe final

También le agradezco al personal administrativo del edificio Cesar, Mary, Vicky y Eufemia por todas las continuas ayudas y molestias que les solicite a los largo de mi permanencia en el edificio del programa

A mis compañeros de la 10ª promoción del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología Anovel, Flor, José, Marta, Aydee, Sara, Laura y Alberto, por su amistad y compañerismo la cual nos ayudo a seguir adelante y así poder concluir este largo camino que significaron los estudios de postgrado

Finalmente te agradezco a ti estimado lector(a) que te has molestado en buscar este trabajo en esta incomoda biblioteca de nuestra querida universidad, entre malos gestos, miradas y comentarios de yo no se de que me esta hablando o ese título en los años que tengo de trabajar aquí es la primera vez que lo he escuchado y la omnipresente excusa “no estamos seguros de que se encuentra en nuestros anaqueles, pero consulte el fichero” Finalmente espero sinceramente que este humilde trabajo no tenga muchos hongos y polvo acumulado cuando llegue a tus manos que puedan causarte alergias y sobre todo que te sea provechosa su lectura

ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTO	i
ÍNDICE GENERAL	iii
ÍNDICE DE CUADROS	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
ÍNDICE DE ANEXOS	x
LISTA DE ABREVIATURAS	xi
RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. ANTECEDENTES	3
2.1. Estratificación Vertical	3
2.1.1. El Estrato de la Hojarasca	3
2.1.2. Sotobosque	3
2.1.3. El Dosel	4
2.2. La Abundancia y Diversidad de Insectos	5
2.3. Estacionalidad	6
2.4. La Isla Barro Colorado	7
2.5. Biología de la superfamilia Curculionoidea	8
3. MATERIALES Y MÉTODOS	11
3.1. Sitio de Estudio	11
3.2. Metodología para Colectar las Muestras	12
3.3. Procesamiento de las Muestras	15
3.4. Análisis de los Datos	16
4. RESULTADOS	21
4.1. Descripción del Grupo de Curculionoidea	21
4.2. Estratificación Vertical	26
4.3. Diversidad y Abundancia	32
4.3.1. Curvas de Acumulación de Especies	32

4.4. Estacionalidad	37
4.4.1. Familia Anthribidae	40
4.4.2. Familia Apionidae	43
4.4.3. Familia Attelabidae	46
4.4.4. Familia Brentidae	49
4.4.5. Familia Curculionidae	52
4.4.6. Familia Platypodidae	55
4.4.7. Familia Scolytidae	58
4.5 Fluctuaciones Estacionales por Grupos Ecológicos	61
4.5.1. Los Barrenadores de Frutos y Semillas	61
4.5.2. Los Barrenadores de Tallos Leñosos y descortezadores	64
4.5.3. Los Barrenadores de Tallos y Raíces Herbáceas	68
4.5.4. Los Comedores de Flores y Brotes Florales	71
4.5.5. Los Comedores de Hojas	74
4.5.6. Los Comedores de Frutos	77
4.5.7. Los Formadores de Agallas	80
4.5.8. Los Minadores de Hojas	83
5. DISCUSIÓN	87
6. CONCLUSIONES	95
7. RECOMENDACIONES	96
8. LITERATURA CITADA	97
9. ANEXOS	109

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1: Cantidad de Curculionoidea por estrato y por año	21
Cuadro 2: Valores de F por años ($p<0,05$).	21
Cuadro 3: Cantidad por familia y por estrato	22
Cuadro 4: Abundancia por grupo ecológico y por estrato	24
Cuadro 5: Valores de \bar{F} entre las familias en ambos estratos ($p<0,05$)	27
Cuadro 6: Valores de \bar{F} entre grupos ecológicos por estratos ($p<0,05$)	28
Cuadro 7: La superfamilia Curculionoidea vs. Factores abióticos y bióticos	39
Cuadro 8: La familia Anthribidae vs. Factores abióticos y bióticos	42
Cuadro 9: La prueba de Rayleigh por años ($p<0,05$)	43
Cuadro 10: La familia Apionidae vs. Factores abióticos y bióticos	45
Cuadro 11: La prueba de Rayleigh por años ($p<0,05$)	46
Cuadro 12: La familia Attelabidae vs. Factores abióticos y bióticos	48
Cuadro 13: La prueba de Rayleigh por años ($p<0,05$)	49
Cuadro 14: La familia Brentidae vs. Factores abióticos y bióticos	51
Cuadro 15: La prueba de Rayleigh por años ($p<0,05$)	52
Cuadro 16: La familia Curculionidae vs. Factores abióticos y bióticos	54
Cuadro 17: La prueba de Rayleigh por años ($p<0,05$)	55
Cuadro 18: La familia Platypodidae vs. Factores abióticos y bióticos	57
Cuadro 19: La prueba de Rayleigh por años ($p<0,05$)	58
Cuadro 20: La familia Scolytidae vs. Factores abióticos y bióticos	60
Cuadro 21: La prueba de Rayleigh por años ($p<0,05$)	61
Cuadro 22: Los barrenadores de frutos y semillas vs. Factores abióticos y bióticos	64
Cuadro 23: La prueba de Rayleigh por años ($p<0,05$)	64
Cuadro 24: Los barrenadores de tallos y descortezadores vs. Factores abióticos y bióticos	67
Cuadro 25: La prueba de Rayleigh por años ($p<0,05$)	68
Cuadro 26: Los barrenadores de tallos y raíces vs. Factores abióticos y bióticos	71

Cuadro 27: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)	71
Cuadro 28: Los comedores de flores y brotes florales vs. Factores abióticos y bióticos	74
Cuadro 29: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)	74
Cuadro 30: Los comedores de hojas vs. Factores abióticos y bióticos	77
Cuadro 31: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)	77
Cuadro 32: Los comedores de frutos vs. Factores abióticos y bióticos	80
Cuadro 33: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)	80
Cuadro 34: Los formadores de agallas vs. Factores abióticos y bióticos	83
Cuadro 35: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)	83
Cuadro 36: Los minadores de hojas vs. Factores abióticos y bióticos	86
Cuadro 37: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)	86

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1: La isla Barro Colorado	8
Fig. 2: Ubicación geográfica de la isla Barro Colorado	11
Fig. 3: Ubicación de las trampas de luz en la isla Barro Colorado	12
Fig. 4: Esquema de las Trampas de Luz	13
Fig. 5: Árbol con las trampas de luz	14
Fig. 6: Las trampas de luz de la isla Barro Colorado	14
Fig. 7: Colección de referencia	15
Fig. 8: Procesamiento de las muestras de Curculionoidea	16
Fig. 9: Los diferentes grupos ecológicos que aparecen en este trabajo y el tejido vegetal que consumen o la estructura que forman en la hoja.	17
Fig. 10: Porcentaje total por familias capturados o durante los años 1987 a 1990.	23
Fig. 11: Porcentaje por familias capturadas en el sotobosque durante los años 1987 a 1990.	23
Fig. 12: Porcentaje por familias capturadas en el dosel durante los años 1987 a 1990.	24
Fig. 13: Porcentaje total por grupos ecológicos capturados durante los años 1987 a 1990.	25
Fig. 14: Porcentaje por grupos ecológicos capturados en el sotobosque durante los años 1987 a 1990.	25
Fig. 15: Porcentaje por grupos ecológicos capturados en el dosel durante los años 1987 a 1990.	26
Fig. 16: Curva de acumulación de especies por estratos.	27
Fig. 17: Comparación de la media de las familias en ambos estratos.	28
Fig. 18: Comparación de la media de los grupos ecológicos en ambos estratos.	29
Fig. 19: Correlación total de Curculionoidea atrapados por estratos	29
Fig. 20: Correlación entre familias	30
Fig. 21: Correlación entre grupos ecológicos	31
Fig. 22: Curva de acumulación de especies total	33
Fig. 23: Curva de acumulación de especies para el sotobosque	34

ÍNDICE DE ANEXOS

ANEXO I

Mapas de la Isla Barro Colorado.

- Fig.76. Muestra los diferentes componentes geológicos de la isla Barro Colorado. 107**
- Fig.77. Muestra la distribución de los bosques joven y más viejo en la isla Barro Colorado 108**
- Fig.78. Mapa francés de 1889 que muestra el curso del río Chagres, la Colina llamada Loma de Palenquilla en la cual se señala el área que ocupa la actual isla Barro Colorado. 109**

ANEXO II

Gráficas Circulares

- Fig. 79. Fluctuaciones de las familias 110**
- Fig. 80. Fluctuaciones de los grupos ecológicos 111**

LISTA DE ABREVIATURAS

ANT = Familia Anthribidae

API = Familia Apionidae

ATT = Familia Attelabidae

BRE = Familia Brentidae

CUR = Familia Curculionidae

PLA = Familia Platypodidae

RHY = Familia Rhynchitidae

SCO = Familia Scolytidae

BFS = Grupo ecológico de los barrenadores de frutos y semillas

BTD = Grupo ecológico de los barrenadores de tallos y descortezadores

BTR = Grupo ecológico de los barrenadores de tallos y raíces herbáceas

CFL = Grupo ecológico de los comedores de flores y brotes florales

CH = Grupo ecológico de los comedores de hojas

CFR = Grupo ecológico de los comedores de frutos

FA = Grupo ecológico de los formadores de agallas

MH = Grupo ecológico de los minadores de hojas

ANOVA = Análisis de varianza

r = Coeficiente de correlación

Z_R = Prueba de Rayleigh

r_c = Intensidad del vector

Resumen

Este trabajo se realizó con insectos pertenecientes a la superfamilia Curculionoidea capturados por dos trampas de luz ubicadas en la isla Barro Colorado, durante el periodo de 1987 a 1990, con el fin de investigar la existencia de la estratificación vertical, la abundancia y diversidad de las especies de esta superfamilia así como su estacionalidad. Una trampa se encontraba en el sotobosque a tres metros de altura y la otra en el dosel a 27 metros de altura. Se colectaron 36163 de estos 17077 se encontraron en el sotobosque y 19086 en el dosel. Estos insectos pertenecían a ocho familias, 23 sub-familias, 34 tribus, 106 géneros, 506 especies. Se observó la existencia de la estratificación vertical al analizar los datos de ambos estratos con un ANOVA cuyo resultado fue altamente significativo. La abundancia y diversidad de las especies se obtuvo mediante los índices de diversidad y la curva de acumulación de especies que coincidieron en que en el sotobosque existe una mayor diversidad de especies que en el dosel, hay una mayor abundancia de individuos. Finalmente la estacionalidad o la falta de ella en las familias y los grupos ecológicos se pudieron observar mediante las gráficas de las series de tiempo que debieron ser comprobadas por la prueba de Rayleigh para conocer la existencia o no de tendencias en estos datos entomológicos, e interpretar si los comportamientos que se observaban se debían al tipo o al diseño las trampas, factores abióticos y bióticos o por el azar.

Summary

These work were made with insects of the superfamily Curculionoidea, it was caught in two light traps in Barro Colorado Island from 1987 to 1990 with the objective of research the vertical stratification, the abundant and diversity of the Curculionoidea species and the stationality. This light traps was one to 3 meters in the understory and the other to 27 meters in the canopy. They were collected 36163 insects, 17077 in the understory, and 19086 in the canopy. These insects belong to 8 families, 23 sub-families, 34 tribes, 106 genus, and 506 species. The existence of the vertical stratification was observed to data analyze with the ANOVA and the results were high significatives. The species diversity and abundance were obtained with the diversity indexes and species accumulation curves, these analyzes coincided that the understory exist more species that the canopy, but in this strate exist more individuals that the understory. Finally the stationality in the families and the ecological groups could observed for the use of the time series graphs, verified for the Rayleigh test to know existence of tendencies in these data or it is not, and we perform if these behavior it were provocates for the type or the trap design the abiotical and biotical factors or for the random.

INTRODUCCIÓN

Muchos investigadores han trabajado y trabajan en estos comportamientos, demostrando que muchos taxa de insectos tropicales experimentan fluctuaciones tanto en el espacio como en el tiempo (Ackerman, 1983), que se denominan fluctuaciones estacionales apreciables (Tanaka, et al 1988) aunque requirió de mucho esfuerzo para esclarecerlas (Wolda, 1977, Wolda, 1981, Schupp, 1988) Sin embargo, en nuestra opinión fueron los trabajos pionero realizado por investigadores como Nicholas Smythe y Henk Wolda con las trampas de luz e intercepción de la isla Barro Colorado desde mediados de los años 70 hasta mediado de los años 90 del siglo pasado que se pudo contar entre los primeros intentos por conocer la composición tanto en el espacio como la variación en el tiempo de los grupos de insectos en los bosques tropicales Al punto de que en el presente existen estudios multidisciplinarios, gestado por investigadores de muchos países que se dedican a conocer la dinámica de los bosques tropicales tanto en el espacio, como en el tiempo Así como tratar de desentrañar las increíblemente complicadas relaciones que existen entre todos los seres vivos que habitan en estos bosques (Wolda, 1981)

En este trabajo tuvimos la finalidad de observar la estratificación vertical, conocer la diversidad en el sotobosque y el dosel del bosque así como la estacionalidad que presentaron las especies de la superfamilia Curculionidea que fueron capturadas en las trampas de luz

ANTECEDENTES

2.1. La Estratificación Vertical.

Cuando hablamos de estratificación vertical, entendemos que existió una diferencia significativa en sentido vertical en el bosque. La literatura ecológica nos habla de la existencia de tres estratos que se cuentan a partir del suelo hasta alcanzar las altas copas de los árboles, los cuales son la hojarasca, el sotobosque y el dosel, (Basset, et al 2003a). Estos estratos se diferenciaron en la distribución de los recursos bióticos y abióticos disponibles, así como en los aspectos eco-fisiológicos de los seres que habitaban en ellos (Ødegaard, 2004).

2.1.1. El Estrato de la hojarasca

Este estrato está compuesto por una capa de materia orgánica procedente de la descomposición de la materia vegetal (hojas, tallos, frutos, flores) (Garwood, 1990) llamada comúnmente humus. En esta capa podemos encontrar a los organismos que forman parte del grupo funcional de los descomponedores, principalmente integrado por los hongos, bacterias, animales saprofagos y necrófagos (Garwood y Lighton, 1990, Anderson, 1991). El papel de este grupo funcional es de gran importancia para el bosque en el ciclo de los nutrientes, ya que ellos al deshacer las estructuras biológicas están recirculando los nutrientes a través del bosque, al poner a disposición de las plantas los elementos necesarios para que éstos construyan sus propios tejidos para formar nuevas hojas, cortezas, flores, frutos y semillas muchas de las cuales servirán de alimento a los herbívoros (Garwood, 1983, Coley y Arde, 1991).

2.1.2. Sotobosque

Este estrato está conformado por las hierbas y los arbustos. En los bosques maduros está casi vacío, debido a que la penetración de la luz es muy pobre y que las

copas que forman el dosel (Aide, 1991) capturaban un alto porcentaje de esta luz de modo que el dosel se encontraban en una permanente penumbra (Steven, 1981, Foster, 1990a, Leigh, et al, 1990) Tal vez sea la razón por la que no se realizó proyectos que buscaban aclarar algunos detalles de este estrato como la cantidad de recursos que se encuentran disponibles para una densidad de individuos determinada o la estructura de la comunidades que habitan en este estrato del bosque (Harms, et al 2004) Los bosques secundarios están más iluminados debido a los que árboles que los forman son más jóvenes y no han alcanzado aún su máxima altura y desarrollo por lo que existen más agujeros por donde la luz puede colarse hacia los estratos bajos (Odum, 1971, Karr y Brawn, 1990, Foster, 1991, Basset, 2003b)

2.1.3. El Dosel

Muchos autores han empleado este término otorgándole varios significados Sin embargo, casi todos coinciden en que este estrato está formado por la unión de las copas de los árboles, creando un piso continuo Este está formado por dos regiones definidas que son la parte alta del dosel y la superficie del mismo (Foster y Hubbell, 1990, Basset, et al 2003b) A este estrato también se le conoce como el techo del bosque que se encuentra entre los 25 y 35 metros de altura, un lugar que ofrece todas las condiciones necesarias para que los grupos, tanto animales como vegetales se desarrollaran sin necesidad de tener que ingresar a los otros estratos (Howe, 1990b, King, 1991, Costa, 1997) Este estrato tiene a su disposición una gran cantidad de luz solar necesaria para la fotosíntesis, por lo que no es de extrañar que existan tantas especies de epifitas Al parecer la palabra clave en este estrato es abundancia, ya que hay una gran cantidad de hojas, flores, frutos, y semillas, lo que significa que existe una gran disposición de recursos para sostener a una gran cantidad de comunidades animales que pueden interactuar en la más compleja red de relaciones interespecíficas

(Sutton, et al , 1983, Basset, 2001b) Esto contribuyó grandemente a explicar el por qué existe una diversidad tan grande en este estrato (Leigh, 1990b, Ayoub, et al 1999), permitiendo que existiera una baja competencia entre los insectos que habitan cada uno de los estratos. Esto se debe a que tienen una gran cantidad de hábitat que pueden ser explotados haciendo que haya una gran diversidad alimenticia, lo que puede ser la causa de la prosperidad de especialistas, como lo son por ejemplo los carpófagos, filófago, etc (Johnson, 1983) De este modo facilitó el desarrollo de otras relaciones interespecíficas como el comensalismo, la depredación, el mutualismo, parasitismo (Leigh, 1990a, Barthelemy, et al 1996, Bassett, 2001a)

2.2. La Abundancia y Diversidad de Insectos

La diversidad de helechos y de otras especies de epífitas del dosel se utiliza para predecir la diversidad de las briofitas (Augsburger, 1990, Amat-García, et al 2004) Cuando se trabaja a escala del paisaje se identifican componentes de la diversidad biológica que corresponden a diferentes niveles de escala espacial y se designaron como diversidad alfa (α), diversidad beta (β) y diversidad gama (γ) (Gaston, 1991) La diversidad alfa (α) se puede definir como la riqueza de especies de una comunidad en particular, la cual es considerada como homogénea (Moreno, 2001) La diversidad beta (β) se define como el grado de cambio o reemplazo que se da en la composición de especies entre diferentes comunidades que integran un paisaje (Bigger, 1976, Del Pino, et al 2005) La diversidad gama (γ) es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integra un paisaje o una región, de la cual es resultante tanto de las diversidades alfa (α) como la diversidad beta (β) A nivel del paisaje los componentes alfa (α), beta (β) y gama (γ) son especialmente útiles para medir y monitorear los efectos de las actividades humanas (Gaston, 1991, Gonzalo, et al 2002)

El objetivo de conservación es preservar el mayor número posible de especies nativas en una región. Esto puede alcanzarse manteniendo la diversidad alfa (α), la diversidad beta (β) o ambas (Handley y Leight, 1991, Borbua y Martin 1999). Para el futuro la biodiversidad del paisaje en conjunto tiene una resistencia a la pérdida de especies y los valores alfa (α) para distintos tipos de vegetación. Así como los beta (β) entre diferentes tipos de vegetación pueden variar sin que el número total de especies cambie (Halfter, et al 2001). Los ecólogos de comunidades obtienen datos de muestreos estrictos basados en parcelas (Kitching, et al 2001). Existen diversos métodos para la medición a nivel de especies en los estudios de biodiversidad. A continuación mostraremos algunos métodos para medir la biodiversidad (Ødegaard, 2004). La diversidad a nivel de las comunidades puede analizarse al igual que la diversidad alfa (α) de especies (Edwards, 1994, Moreno, 2001).

2.3. Estacionalidad

Aunque el término es bastante nuevo aplicado a trópicos, ya que los estudios serios acerca de este tema se empezaron en la década de 1970. El término estacionalidad se menciona mucho en los trabajos de ecología. Sin embargo, su significado no es muy claro, por lo que muchas veces es empleado de una forma incorrecta. Al hablar de estacionalidad nos referimos específicamente a patrones que se repiten anualmente (Wolda, 1978). Debido a lo anteriormente planteado no se puede hablar desde una perspectiva científica de estacionalidad si los datos que se recogieron en el campo y se van a analizar corresponden a un solo año de muestreo (Wolda y Wong, 1988). Para que el análisis tenga seriedad se deben tomar los datos de al menos cuatro años de muestreos para observar los comportamientos de los grupos y de ese modo establecer patrones que se puedan analizar de manera que permitan realizar inferencias que conduzcan a conclusiones o abran la puerta a nuevas

investigaciones de campo (Wolda y Flowers, 1985, Hogan, et al 1991, Wieder and Wngth, 1995)

La estacionalidad en los trópicos se representa en forma de patrones, en que los datos tienen la forma de picos estacionales tanto de distribución como de aumento de los grupos de Curculionoidea, debido a que este comportamiento es recomendable cuando se quieran estudiar estos patrones se deba contar con muestras de gran tamaño (Wolda, 1982) ya que las muestras pequeñas (Wolda y Fisk, 1981) pueden conducir a falsas conclusiones, por lo que hay que tratarlas con mucho cuidado (McNab, 1983) Estos factores aumentan o disminuyen la actividad de los insectos o dan la indicación del comienzo o final de la hibernación (Wolda, 1988, 1989, Windsor, 1990)

2.4. La Isla Barro Colorado

El lago Gatún se formó como parte de la construcción del Canal de Panamá al represar el río Chagres, en la provincia de Colón. Esto empezó en el año de 1907 y fue completado entre 1913 y 1914, con lo que muchas cumbres desaparecieron bajo las aguas y otras de mayor altura se convirtieron en islas como fue el caso de la isla Barro Colorado la cual era la cima de la parte noreste de la cresta del valle del río de Gigante y la Laguna de Peña Blanca (ahora bahía de Peña Blanca) (Robinson, 1991) A esta loma en particular se le asignó el nombre de Loma de Palanquilla. Este nombre tal vez le fue otorgado, debido a la altitud de la espesa capa de basalto que conformaba su cima y que en ese momento histórico no era bien conocido (Fig. 1) Hoy día se conoce con este nombre un punto en la parte oeste de la bahía de Peña Blanca. Barro Colorado, es la mayor isla del lago Gatún. Ella se encuentra a 25 kilómetros al sur-sureste de Colón y a poca distancia de la división continental. Su forma es aproximadamente circular y alcanzando una altura de 164 metros sobre el nivel del mar, aunque sólo



Fig. 1. La isla Barro Colorado.

sobresale 138 metros del nivel normal del lago. El mayor diámetro de la isla es de 5,5 kilómetros, lo cual le confiere un área de 15 kilómetros cuadrados. Aunque la isla es pequeña se encuentra profundamente endentada, lo que le confiere una línea de costa de aproximadamente 50 kilómetros. El Canal de Panamá se extiende de norte al este de la isla. Los franceses fueron los que impusieron el nombre de Loma de Palenquilla a esta cima cuando prepararon un mapa del área en el año 1844, el mismo que publicaron en el año 1845 (Woodring, 1958). Gracias a los esfuerzos de James Zetek y Thomas Barbour lograron en 1923 que el gobernador de la Zona del Canal convirtiera a la isla en una reserva biológica (Croat, 1978, Fairchild, 1979, Ocaña, 1981, Won y Ventocilla, 1987, Leigh y Wright, 1990, Heckadon, 1998, King, 2001). Es importante hacer constar que el 80% de la literatura que se ha publicado a nivel mundial acerca del bosque tropical ha tenido como fundamento investigaciones realizadas en esta isla del Canal de Panamá.

2.5. Biología de la Superfamilia Curculionidea.

A nivel de subfamilia hay contradicciones sobre algunas subfamilias que forman Curculionidae (Crowson, 2002) como Attelabinae y Apioninae (Morris, 1990) que

son consideradas como familias por algunas escuelas taxonómicas. Aunque sí existió acuerdo al considerar como familia a Anthribidae, Scolytidae y Platypodidae. Excepto la familia Anthribidae, hay poca diferencia entre los grupos que componen la familia Curculionidae, ya que poseen hábitos alimenticios similares fitófagos y sólo consta que algunas especies son depredadoras de larvas (Barrios, 2002)

Los Anthribidae tienen formas que van desde alargadas y deprimidas hasta ovals y convexas, presentando un color usualmente marrón. Sus larvas de esta familia se alimentan de la vegetación (Borror y White, 1970). La familia Apionidae consta de escarabajos pequeños con el rostrum bien desarrollado la cual los hace que su presencia sea muy evidente. Los adultos de Attelabidae prefieren las hojas jóvenes, las que son enrolladas por la hembra para poner los huevos. Las larvas se alimentan y desarrollan dentro de esta estructura. La familia Brentidae consta de escarabajos con piezas bucales variables y se encuentran ubicadas en el ápice de rostrum (Haedo, 1961, Borror, et al 1992). Tanto el palpo maxilar como el labial están obliterados, los ojos se encuentran en posición lateral, el pronotum es alargado y tiene forma cilíndrica. Las hembras ponen sus huevos en la madera, los adultos se encuentran en las galerías de los insectos xilófagos de los que se alimentan o comen los micelios, las larvas comen madera o micelios. La familia Curculionidae es la familia más diversa se cree que hay 44000 especies en el mundo (O'Brien y Wibmer, 1978, 1979, 1986). Ellas atacan un amplio rango de tejidos vegetales. Las larvas de esta familia son barrenadores de raíces o de semillas (Kissinger, 1964). La familia Platypodidae está compuesta por insectos de aspecto alargado que habitan en cavidades que construyen bajo la corteza de los árboles (Borror, et al 1992). Ellos se alimentan de hongos que llevan consigo y que crecen dentro de las cavidades produciendo daños en los árboles maderables. La familia Scolytidae esta formada por

insectos de aspecto alargados como los miembros de la familia **Platypodidae** Sin embargo, a diferencia de estos además el cuerpo tiene forma cilíndrica (Atkinson y Martínez, 1986) La cabeza es invisible cuando se le observa dorsalmente Estos son barrenadores y descortezadores (Barone y Coley, 2000) Muchos de ellos son reconocidos como plagas por, ejemplo, el barrenador del pino que causan graves daños a la industria maderera (Wood, 1982) y por último la familia Rhynchitidae las larvas de esta familia se alimentaban de los árboles de madera dura (Arnett, 1963, 2002)

MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitio de Estudio.

Este trabajo se llevó a cabo en la Isla Barro Colorado (Fig. 2) sobre el Lago Gatún, a una distancia de 38 Kilómetros de la ciudad de Panamá con unas coordenadas geográficas de 9°08' 06" N y 9°10'54" N por 79°49'18" O y 79°52'24" O (Ovalle y Sánchez, 2001),(Fig. 2).

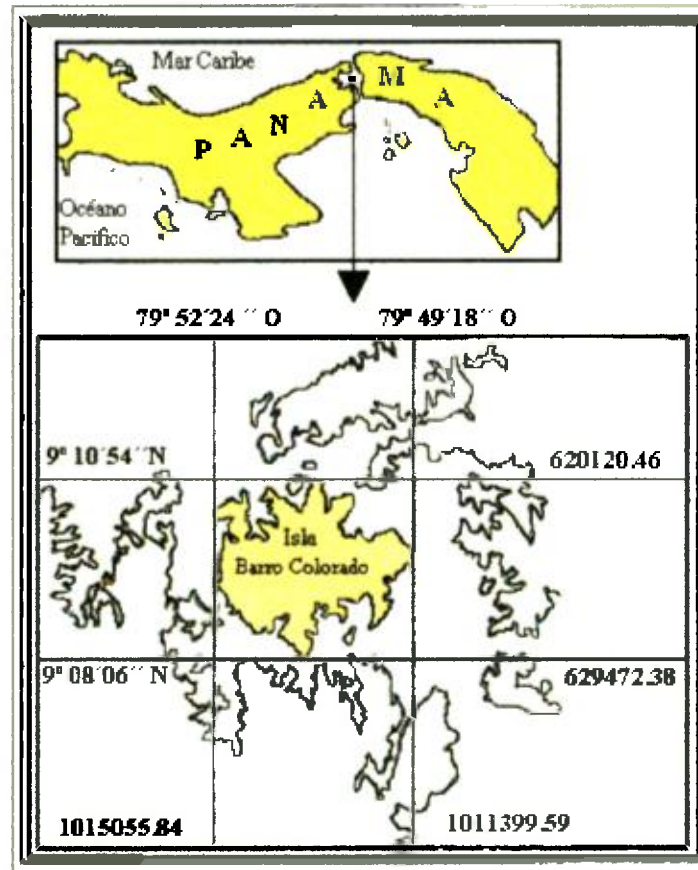


Fig. 2: Ubicación geográfica de la isla Barro Colorado.

Esta es la isla mayor del Canal de Panamá que ha servido de estación biológica a los científicos que se dedican al estudio de los bosques tropicales. Esta isla tiene una superficie de 15,6 Km² y un perímetro de de 48 Km. Su punto más alto tiene 140 metros. El bosque cubre casi la totalidad de la isla, compuesta por un bosque de entre 50 y 80 años llamado el bosque joven que cubre unas 770 hectáreas (Lang, 1983,

Foster 1990c) y otro cuyos árboles tienen una edad entre los 80 y más de 200 años, llamado bosque viejo que cubre unas 700 hectáreas de la isla (Hubbell y Foster 1991a, 1991b, Foster 1991) (Fig. 76, anexo I). Otras de las características de este lugar es la alta precipitación, la cual puede alcanzar los 2600 milímetros. Por ejemplo en 1986 cayeron más de 4133 milímetros (Villar y Guerra 1996). Esto hace posible la gran diversidad de plantas que en estos bosques tropicales existen.

3.2. Metodología para Colectar las Muestras.

En este estudio se emplearon dos trampas de luz modelos Pennsylvania, construidas y originalmente instaladas en el año de 1972 por el Dr. Nicholas Smithe a unos 150 metros del antiguo laboratorio como parte del programa del medio ambiente del (STRI) (Fig. 3). Una de ellas fue instalada a tres metros de altura en el sotobosque y la otra a 27 metros en el dosel del bosque, en un árbol de *Pseudobombax sp.* (Foster 1977, 1990b, Croat 1978, Wolda, et al. 1984, Smithe, N. et al. 1990) (Fig. 5 y 6).

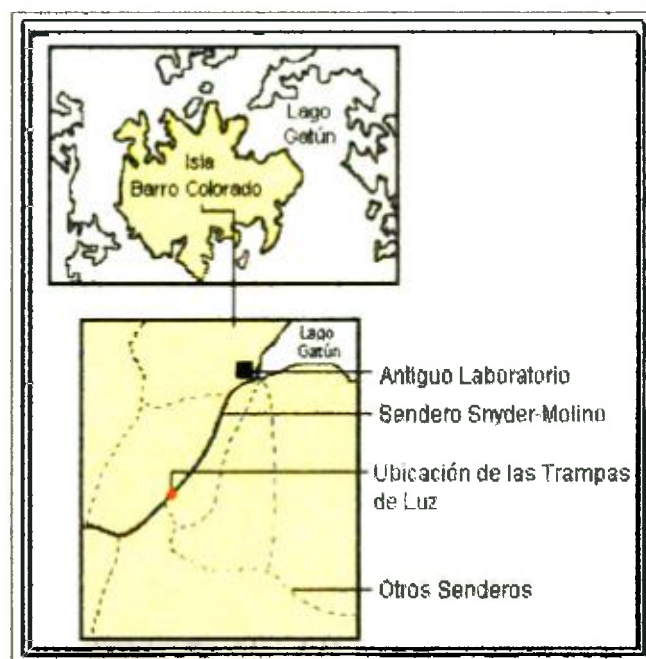


Fig. 3. Ubicación de las trampas de luz en la isla Barro Colorado.

El Dr. Smithe modificó el diseño de las trampas para que también pudieran funcionar como trampas de intercepción colocándoles cuatro láminas acrílicas de 49 cm. de largo por 13,5 cm. de ancho y 0,6 centímetros de espesor formando una cruz cuadrada alrededor del tubo fluorescente ultravioleta modelo F15T8-BL que funcionaba las 24 horas. Estas láminas instaladas de esta manera proporcionaban un área de captura efectiva de 5292 cm² (Fig. 4). Las muestras eran enviadas al Centro Tupper donde el material se colocaba en un recipiente con la colecta de una semana. Actualmente las muestras de los Curculionidos (Coleoptera: Curculionoidea) se encuentran actualmente en la colección de referencia del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología de la Universidad de Panamá (Fig. 7a, 7b), al cuidado del Dr. Héctor Barrios, en viales con una solución preservante compuesta principalmente por alcohol etílico y formaldehído, separadas y etiquetadas por años, meses, semanas de muestreos y por estratos.

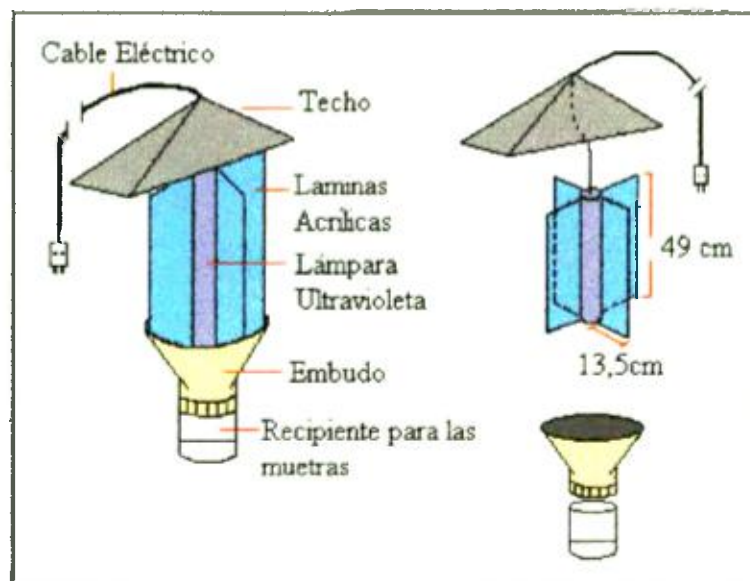


Fig. 4. Esquema de las trampas de luz.

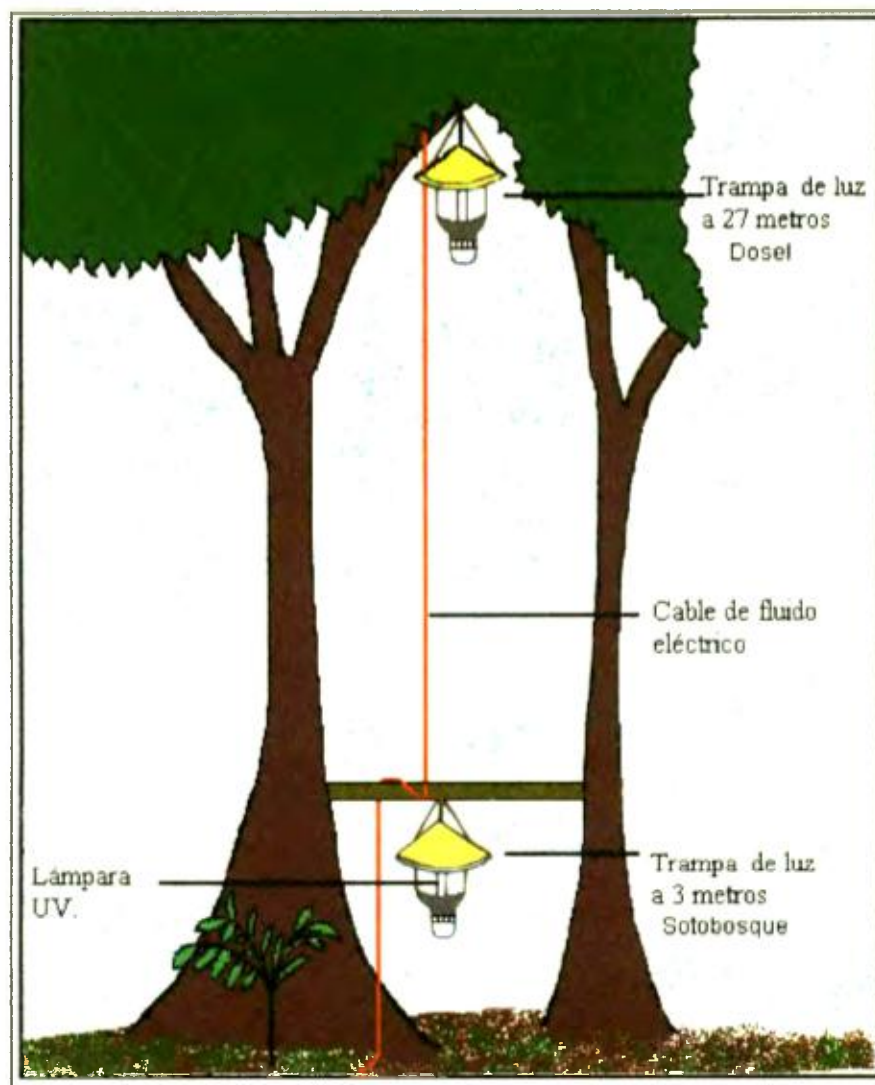


Fig. 5. Árbol con las trampas de luz. El diagrama muestra la disposición de las trampas de luz, junto con el cable eléctrico y los soporte de madera para las mismas.



Fig.6. Las trampas de luz de la isla Barro Colorado a-la trampa baja (estuvo a 3 metros); b-La trampa alta (27 metros); c-La escalera para recoger las muestras de la trampa alta.



a. **b.**
 Fig. 7. Colección de referencia a-Gabinete con la muestras b-Detalle de los cajones donde se guardan los frascos que contienen las muestras.

3.3. Procesamiento de las Muestras.

Para trabajar las muestras, estas se sacaban de sus viales y se colocaban en papel toalla para que se secaran durante dos a cuatro horas (Fig. 8a), teniendo el cuidado de colocar la etiqueta con los datos con la muestra (Fig. 8b). Una vez seca se montaron y etiquetaron. Este material se identificó y se hizo una colección de referencia adicionando las nuevas especies en el proceso (Fig.8c). Se utilizó el concepto de morfoespecies. Se les asignó un código de tres letras mayúsculas y un número. El material se identificó por medio de claves (Kissinger 1964, O'Brien y Wibmer 1978, 1979, Dobbie, et al. 1984) y se comparó con la colección del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología o finalmente la colección del Museo de Invertebrados de la Escuela de Biología de la Universidad de Panamá (Fig. 8d, 8e). Una base de datos se construyó para realizar los análisis. También se utilizó el concepto de morfoespecies para los grupos que no pudieran ser identificados (Olivier y Bcattie 1996).



Fig 8 Procesamiento de las muestras

Etapas de la preparación de las muestras a-Sacando las muestras de los viales, b-Secado de la muestras al aire libre, c-Determinación, conteo y registro de las muestras, d- Corroboración de la identificación utilizando la colección de referencia, e-Utilización de la colección del Museo de Invertebrados de la Escuela de Biología de la Universidad de Panamá, f- Introducción de los datos en la base de datos computarizada.

3.4. Análisis de los Datos.

Se dividió el material entomológico en dos grupos por familias y grupos ecológicos De manera que la información aportada por los datos conduciría a un mejor entendimiento sobre estos insectos El primero de estos grupos fue el taxonómico

donde se analizó por familias. En el segundo grupo se analizaron por grupos ecológicos. Para este segundo grupo se utilizó como criterio de separación la forma de alimentación; así como, el tipo de tejido vegetal que sirve de alimento a los adultos como a sus inmaduros (Arnett, 2002) (Fig. 9).

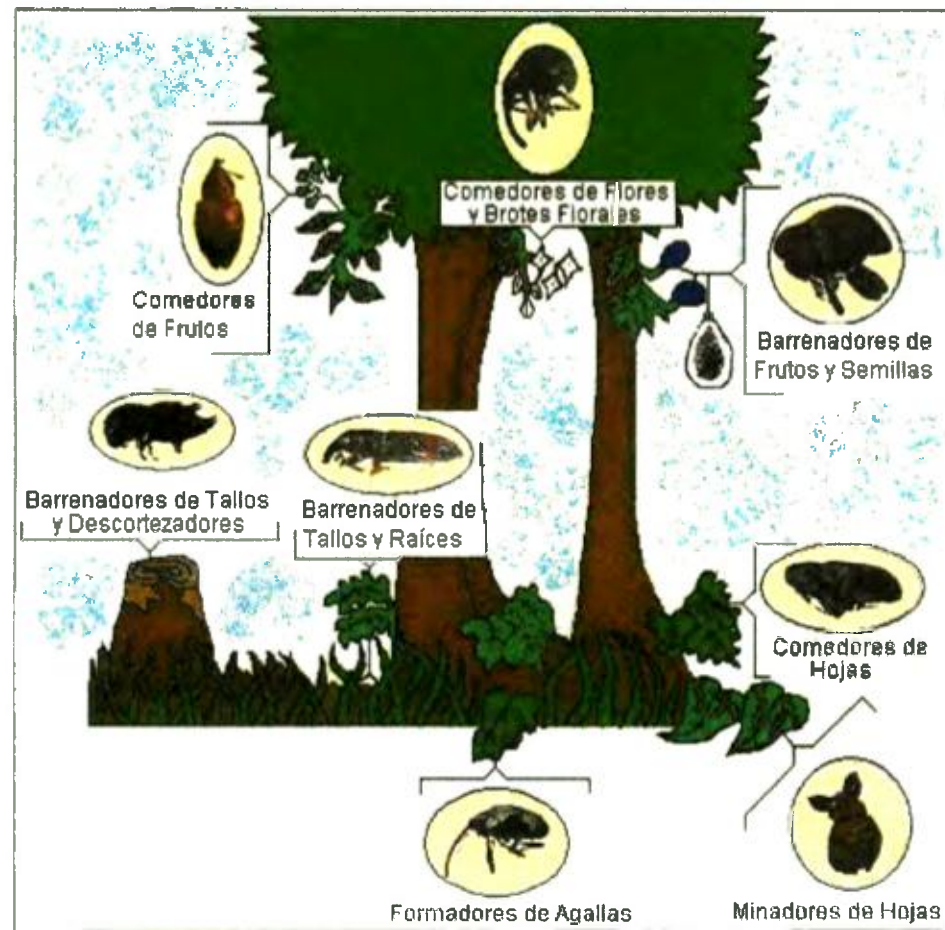


Fig. 9: Los diferentes grupos ecológicos que aparecen en este trabajo y el tejido vegetal que consumen o la estructura que forman en la hoja.

La base de datos tiene 95 campos con un total de 1071600 entradas, de estos ocho campos de factores abióticos fueron cedidos por el programa del medio ambiente del S.T.R.I. y otros ocho sobre fenología por el Dr. Joseph Wright de la misma institución.

Para analizar la estratificación vertical se utilizó la prueba estadística paramétrica de ANOVA sencillo, con la cual se comparó la frecuencia de captura en las trampas del sotobosque y el dosel (Lestón y Jonson 1987)

El segundo objetivo que es la abundancia y diversidad utilizamos curvas de acumulación de especies, los índices de diversidad, como los de Shannon-Weaver y Simpson-Gini, y los índices de similitud de Jacard y Moresita para medir el porcentaje de especies en común

Para analizar la estacionalidad utilizamos la descomposición estacional de la serie de tiempo (Mason, et al 2002) Estas comparaciones se hicieron con la finalidad de observar como se relacionan o afectan estos factores, el comportamiento de los grupos de Curculionidos durante el tiempo que abarcó este trabajo (Martínez y Pardo 1986) Para determinar la significancia de las series de tiempo se utilizo la prueba "Z" de Rayleigh, esta prueba que pertenece al análisis de la estadística circular (Mardia 1972, Fisher 1993) Además de los paquetes estadísticos (STATISTICA 5.0 y SYSTAT 5.0), el cual generó figuras circulares, con defectos y que se hicieron más atractivos por el lector, utilizando el programa Paint 5.0 Estas figuras se generaron para cada familia y grupo ecológico, sin embargo, hay que aclarar que no se graficaron todos los grupos ecológicos por defectos de la computadora que portaba el programa Le mostramos un ejemplo del cálculo de la "Z" de Rayleigh (Batschelet 1981, Zar 1999) utilizando los datos de la familia Curculionoidae

1-Para transformar los datos lineales en angulares se divide la cantidad de datos entre los 360° del círculo, en nuestro caso 208 por la cantidad de semanas de muestreo que hay en los cuatro años Esta representó por "n", entonces tenemos $208/360=1,73^\circ$ Lo que significa que por cada dato semanal le corresponden $1,73^\circ$ del círculo

2- Se suma esta cantidad por cada semana por ejemplo en la semana uno = $1,73^\circ$, la semana dos =

$1,73^\circ + 1,73^\circ = 3,46^\circ$, en la semana tres $= 3,46^\circ + 1,73^\circ = 5,19^\circ$, continuándose hasta completar los 360° en la semana 208 3-A cada uno de estos ángulos se les calcula el seno y el coseno Ejemplo en la semana uno $= 1,73^\circ$, $\text{sen } 1,73^\circ = 0,030189608$ y el $\text{cos } 1,73^\circ = 0,999544189$ Esta operación se continúa hasta la semana 208 4-Se multiplica el valor del seno y el coseno por la cantidad de Curculionidae capturados en esa semana Ejemplo Los Curculionidae capturados en la semana 1 fueron 33 que se representó por x_i de manera que $\text{sen } 1,73^\circ x_i = (0,030189608) (33) = 0,996257064$ y $\text{cos } 1,73^\circ x_i = (0,999544189) (33) = 32,98495824$ De la misma forma que en el caso anterior se continúa hasta la semana 208 5-Se suman todos los productos de la multiplicación de los senos de los ángulos por semana por las cantidades de Curculionidae capturados esa semana De igual manera se hace con los cosenos, ejemplo $\sum \text{sen } x_i = 177,8035665$, $\sum \text{cos } x_i = 3168,412048$ y la $n = 208$ 6-Para calcular el vector direccional o " r_c ", primero calculamos y dividimos la sumatoria de los senos de los ángulos de las semanas por la cantidad de Curculionidae capturados esas semanas entre la cantidad de semanas Ejemplo $y = \sum \text{sen } x_i / n = 177,8035665 / 208 = 0,854824839$ Asimismo, " x " se obtiene dividiendo la sumatoria de los cosenos de los ángulos de las semanas por la cantidad de Curculionidae capturados esas semanas entre la cantidad de semanas Ejemplo $x = \sum \text{cos } x_i / n = 3168,412048 / 208 = 15,23275023$ 7- Para calcular " r " resolvemos el teorema de Pitágoras ($x^2 + y^2 = r^2$) Como tenemos la " x " y la " y " con dicha ecuación obtenemos " r^2 " Su raíz cuadrada será " r ", ejemplo Si " x^2 " es igual $(x)^2 = x^2 = (15,23275023)^2 = 232,0366796$; $(y)^2 = y^2 = (0,854824839)^2 = 0,730725505$; " r " será $(x^2 + y^2)^{1/2} = r = (232,0366796 + 0,730725505)^{1/2} = 15,2567167$ 8- Para obtener el vector direccional o

r_c debe resolverse la siguiente ecuación $r_c = r [d\pi/360^\circ/\sin (d/2)]$, donde “d” es igual a los 360° que conforman la circunferencia divididos por la cantidad de semanas de un año, ejemplo $d = 360^\circ/52 = 6,92$ El valor de “ r_c ” es 10, ejemplo $r/10 = r_c$; $r_c = 15,25671672/10 = 1,5256717$ 9- Para conocer la dirección de este vector direccional “ r_c ” se debe calcular la tangente del ángulo y luego calcular el arco tangente y este valor debe convertirse de decimal a sexagesimal, ejemplo $\tan \theta = y/x$, $\tan \theta = 15,23275023/0,854824839 = 0,056117564$, $\tan^{-1} \theta = 3,21193075$, En decimales el valor de $\theta = 3,21193075$ al transformarlo a sexagesimal el valor de $\theta = 3^\circ 12' 42''$, 95, este valor se encuentra en el primer cuadrante ya que tanto la x como la y son positivas 9-Para conocer si la dirección de este vector direccional es realmente significativa le aplicamos la prueba de Rayleigh que consiste en multiplicar el número de semanas por el valor del vector significativo que se representa por r_c , ejemplo: $Z_R = n r_c = (208) (0,056117564) = 100704,4901$ Esta “ Z_R ” se la denomina zeta de Rayleigh En este caso “ Z_R ” experimental que se representa como “ R_e ” Esta “ R_e ” se la eleva al cuadrado $(R_e)^2$, ejemplo. $(100704,4901)^2 = 100704,4901$ 10- La prueba de significancia de Rayleigh consiste en dividir la $Z_e = (R_e)^2 / n$; $(100704,4901)/208 = 484,1562026$ Luego se busca su significancia utilizando la tabla con la distribución de Rayleigh con $gl = n-1 = 208-1 = 207$ y el valor de “Z” en la tabla de los valores críticos de la distribución de Rayleigh con estos grados de libertad es igual a 2,993 Zar (1999) Puesto que el valor de la zeta experimental es mucho mayor que el de la zeta de la tabla de manera $Z_e \gg Z_t$ hay que aceptar la Hipótesis alternativa H_1 Este valor $Z_R = 484,1562026$ fue altamente significativo lo que indica es que existe una tendencia en la fluctuaciones de la abundancia de los miembros de esta familia a través del tiempo

RESULTADOS

4.1. Descripción del Grupo de Curculionoidea.

Durante las 208 semanas que comprendieron entre el año 1987 y 1990, se obtuvieron 38071 individuos. De los cuales 36163 pertenecieron a la superfamilia Curculionoidea y 1908 individuos a la superfamilia Chrysomeloidea, encontrándose 17077 en el sotobosque y 19086 en el dosel, 1990 fue el año con mayor cantidad de individuos con 13782; o sea el 38% de la captura total, seguido 1987, 1988 y por último 1989 con 6637 y el 18,4% de la captura total (Cuadro 1). El análisis de ANOVA simple indicó que existe diferencia altamente significativa entre los años de colecta (Cuadro 2).

Cuadro 1: Cantidad de curculionidos por estrato y por año.

Estrato/año	1987	1988	1989	1990	Total
Sotobosque	4436	3487	2697	6457	17077
Dosel	3975	3846	3940	7325	19086
Total	8411	7333	6637	13782	36163
Porcentaje	23,3%	20,3%	18,4%	38,1%	100%

Cuadro 2: Valores de F por años ($p < 0.05$).

Años	1988	1989	1990
1987	2344,56	2621,067	4043,118
1988		139042,5	164045,5
1989			9648,595

* resultados significativos

Estos insectos se agruparon en ocho familias, 23 subfamilias, 34 tribus, 106 géneros, 506 especies. La familia Curculionidae fue la más abundante en ambos estratos, seguido por las familias Scolytidae, Platypodidae y Brentidae, Anthribidae, Apionidae, Attelabidae y por último la familia Rhynchitidae con 13 individuos (Cuadro 3).

Cuadro 3: Cantidad por familia y por estrato.

Familias	Sotobosque	Dosel	Total
Anthribidae	353	422	775
Apionidae	431	243	674
Attelabidae	89	266	355
Brentidae	806	662	1468
Curculionidae	10254	12542	22796
Platypodidae	1465	1113	2578
Rhynchitidae	6	7	13
Scolytidae	3673	3831	7504
Total	17077	19086	36163

La familia más abundante en todos estos años fue Curculionidae (CUR) con 22796 insectos (63% de la colecta), seguido por Scolytidae (SCO) con 7504 (21%), Platypodidae (PLA) con 2578 (7%), Brentidae (BRE) con 1468 (4%), Anthribidae (ANT) con 775 (2%), Apionidae (API) con 674 (2%), Attelabidae (ATT) con 355 (1%) y por último Rhynchitidae (RHY) con 13 (0,00034%); (Fig. 10). La comparación de los porcentajes de cada familia por estrato nos indicó que los porcentajes del sotobosque como en el dosel era más o menos similares variando sólo en un 2% entre los estratos, excepto en la familia Curculionidae que aumentó un 59% en el sotobosque al 67% en el dosel (Fig. 11 y 12).

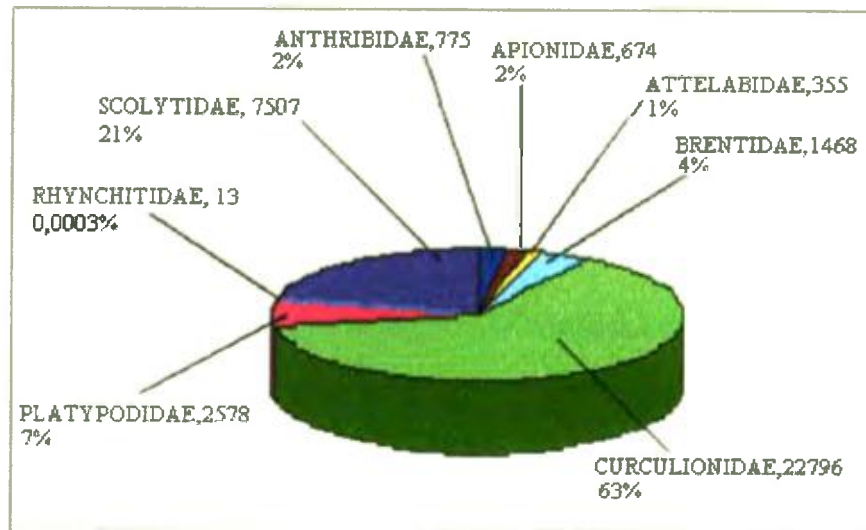


Fig. 10. Porcentaje total por familias capturados durante los años 1987 a 1990.

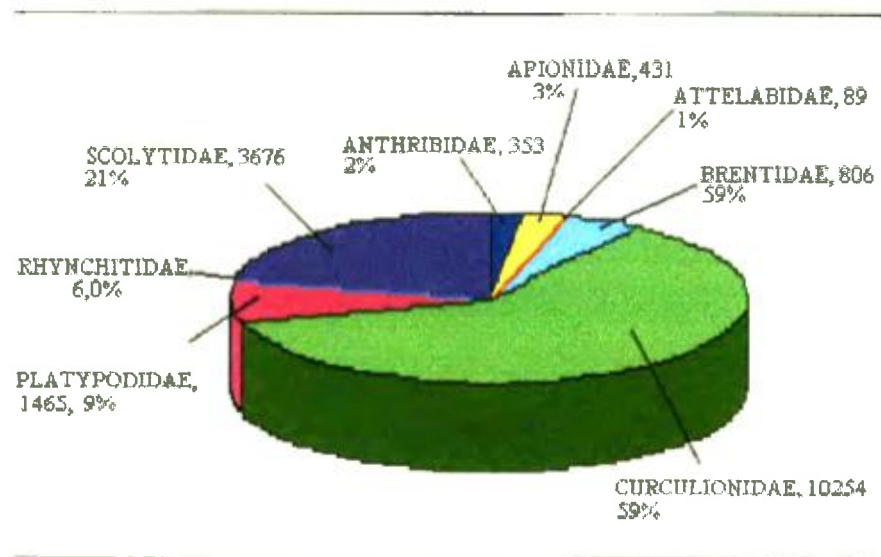


Fig. 11. Porcentaje por familias capturados en el sotobosque durante los años 1987 a 1990.

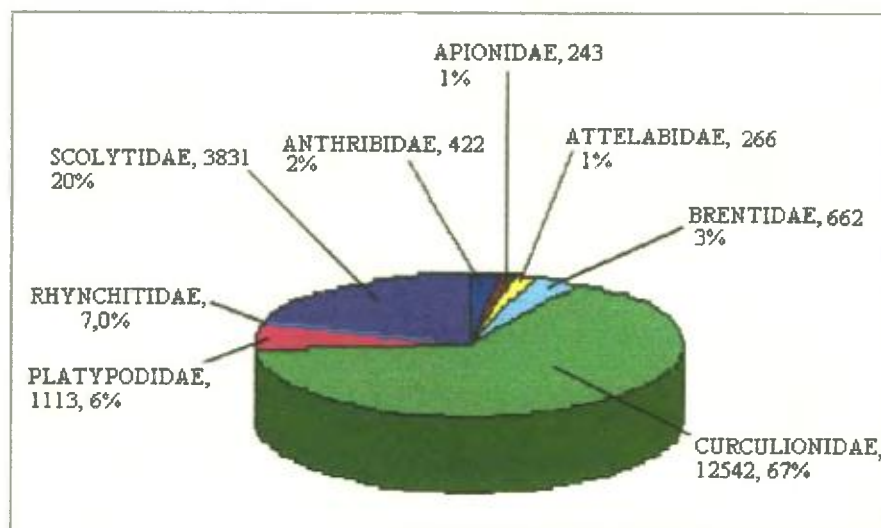


Fig. 12. Porcentaje por familias capturadas en el dosel durante los años 1987 a 1990.

Estos escarabajos se agruparon en nueve grupos ecológicos tomando los datos de abundancia tanto en forma total como de cada estrato (Cuadro 4). El grupo más predominante fue el de los barrenadores de tallos y descortezadores (BT) con 13362

Cuadro 4: Abundancia por grupo ecológico y por estrato.

Grupos ecológicos	Sotobosque	Dosel	Total
Barrenadores de frutos y semillas	1996	2563	4559
Barrenadores de tallos y descortezadores	6174	7150	13324
Barrenadores de tallos y raíces	6377	4175	10552
Comedores de flores	936	1621	2557
Comedores de frutos	73	223	296
Comedores de hojas	1036	2231	3267
Formadores de agallas	67	220	287
Minadores de hojas	418	903	1321
Total	17077	19086	36163

insectos (34%), seguido por los barrenadores de tallos y raíces herbáceas (BTR) con 10501 (28%), los barrenadores de frutos y semillas (BFS) con 6489 (17%), los comedores de hojas (CH) con 3267 (9%), los comedores de flores y brotes florales (CFL) con 2569 (7%), los minadores de hojas (MH) con 1319 (3%), los comedores de frutos (CFR) con

297 (0,78%) y los formadores de agallas (FA) con 287 (0,75%) (Fig.13). En el caso de los grupos ecológicos las proporciones entre los estratos no varían en más de un 9%, a excepción de los grupos de los barrenadores de tallos y raíces herbáceas que disminuyó del 39% en el sotobosque al 22% en el dosel (Fig. 14 y 15).

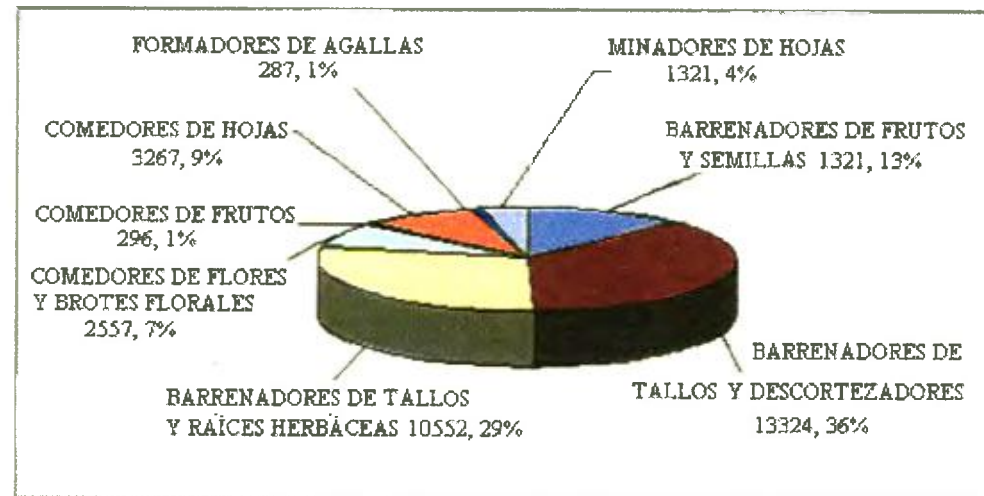


Fig. 13. Porcentaje total por grupos ecológicos capturados en las trampas de luz de la Isla Barro Colorado durante los años 1987 a 1990.

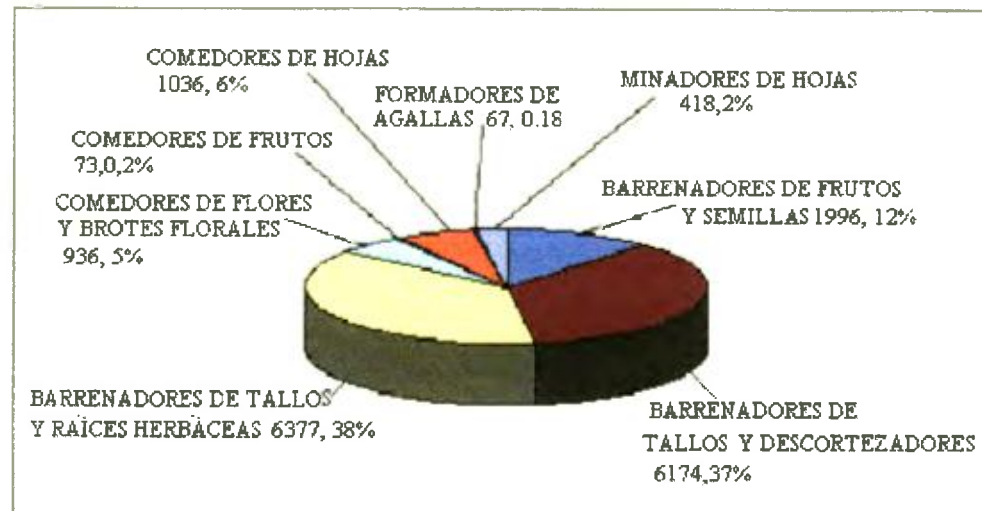


Fig. 14. Porcentaje por grupos ecológicos capturados en el sotobosque durante los años 1987 a 1990.

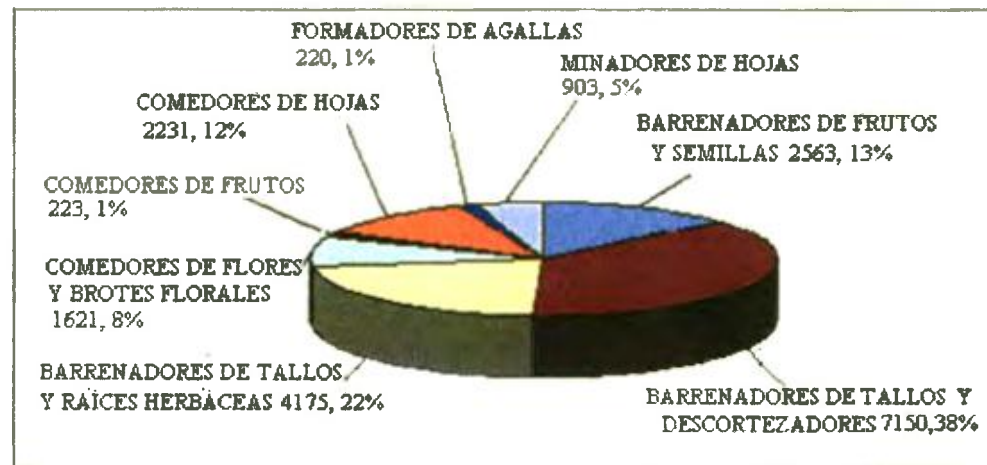


Fig. 15. Porcentaje por grupos ecológicos capturados en el dosel durante los años 1987 a 1990.

4.2 Estratificación Vertical.

Se capturaron 506 especies de Curculionoidea, 133 de las cuales estaban representadas por un solo individuo (especies singletons) y 82 con sólo dos (especies doubletons).

Las trampas del sotobosque registraron un total de 17077 insectos agrupados en 441 especies, de las cuales 94 especies (18,58% del total) eran propias de este estrato; 89 eran singletons (16,6% del total) y 49 doubleton (9,68% del total). Contrario en el dosel se colectaron 19086 agrupados en 384 especies de las cuales 66 (13,04% del total) eran propias de este estrato, 65 especies (12,84%) estuvieron representadas por un solo individuo y 36 con dos individuos. Ambos estratos comparten 375 especies de las 506 especies reportadas en total. El análisis de las curvas de acumulación de especies en ambos estratos ($F = 53060,29$; $p < 0,00$) fue altamente significativo, lo que indicó que ambos estratos son diferentes en su composición, por lo que existe estratificación vertical (Fig. 16).

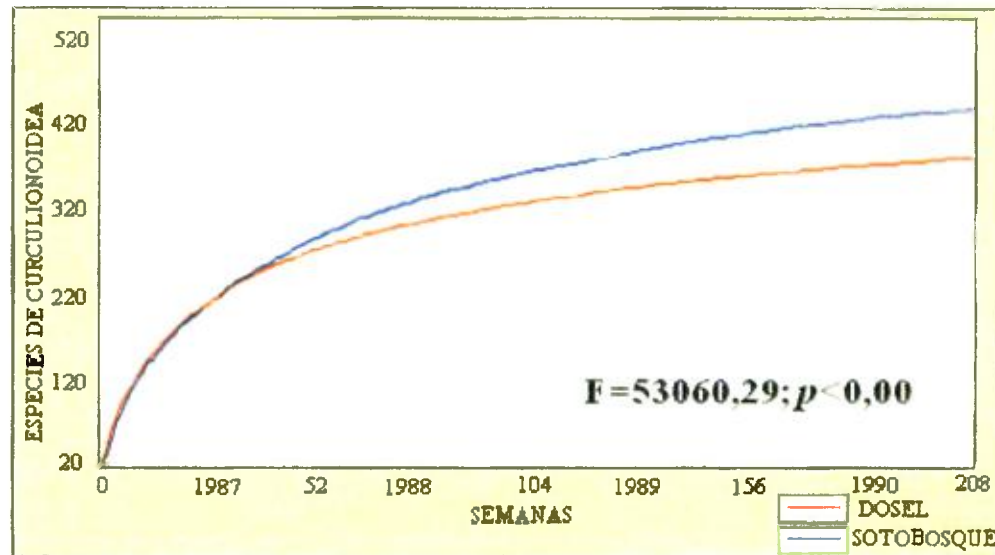


Fig 16. Curva de acumulación de especies por estratos.

Todas las familias de Curculionidae que fueron colectadas se encontraban en ambos estratos del bosque. Sin embargo, cuando comparamos los estratos el ANOVA indicó que existía diferencias significativas en la abundancia de todas las familias, a excepción de las familias Apionidae y Attelabidae (Cuadro 5). La comparación de las

Cuadro 5: Valores de F entre las familias en ambos estratos ($p < 0.05$)

Familias Sotobosque/Dosel	ANT	API	ATT	BRE	CUR	PLA	SCO
ANT	0,81						
API		0,05					
ATT			0,05				
BRE				4,69			
CUR					0,52		
PLA						0,33	
SCO							0,35

*se muestran en negrita las diferencias significativas

medias de la abundancia por estrato en las familias Apionidae, Brentidae Curculionidae y Platypodidae fueron las más abundantes en el sotobosque; mientras que Anthribidae, Attelabidae, Rhynchitidae y Scolytidae lo fueron en el dosel (Fig. 17).

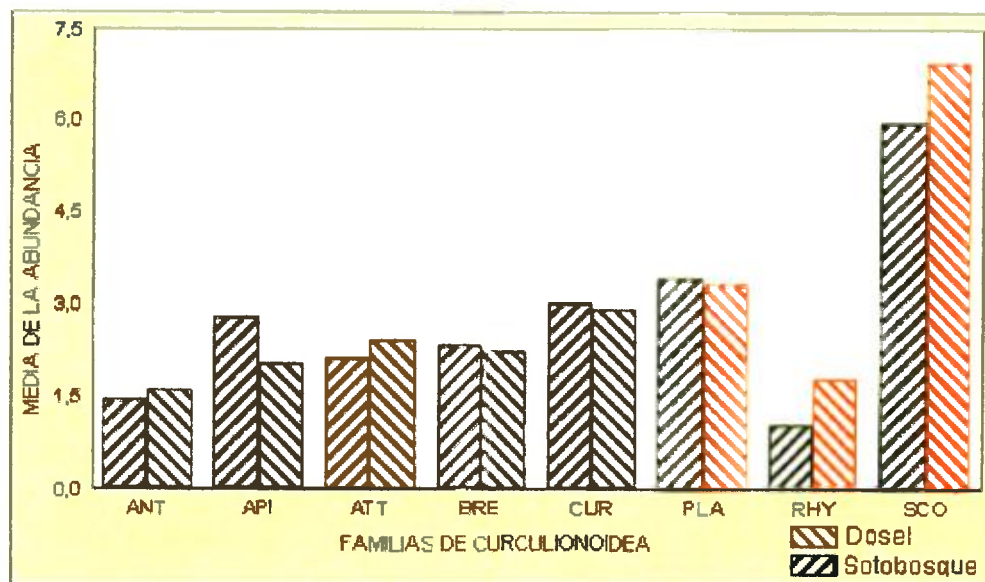


Fig. 17. Comparación de la media de las familias en ambos estratos.

Con respecto a los grupos ecológicos en ambos estratos, la abundancia de ellos fue significativa con la excepción de los comedores de hojas y los formadores de hojas (Cuadro 6); siendo los barrenadores de tallos y raíces herbáceas los más abundantes en el

Cuadro 6: Valores de F entre grupos ecológicos por estratos ($p < 0,05$)

Grupos Ecológicos Sotobosque/dosel	BFS	BTD	BTR	CFL	CFR	CH	FA	MH
BFS	6,49							
BTD		3,38						
BTR			2,38					
CFL				2,78				
CFR					6,93			
CH						1,06		
FA							0,20	
MH								5,81

*se muestran en negrita las diferencias significativas

sotobosque mientras que el resto de los grupos ecológicos lo fueron en el dosel del bosque. La comparación de las medias de la abundancia de los grupos ecológicos por estrato, solamente el grupo de los barrenadores de tallos y raíces herbáceas fue más abundante en el sotobosque; mientras que el resto de los grupos lo fueron en el dosel (Fig. 18).

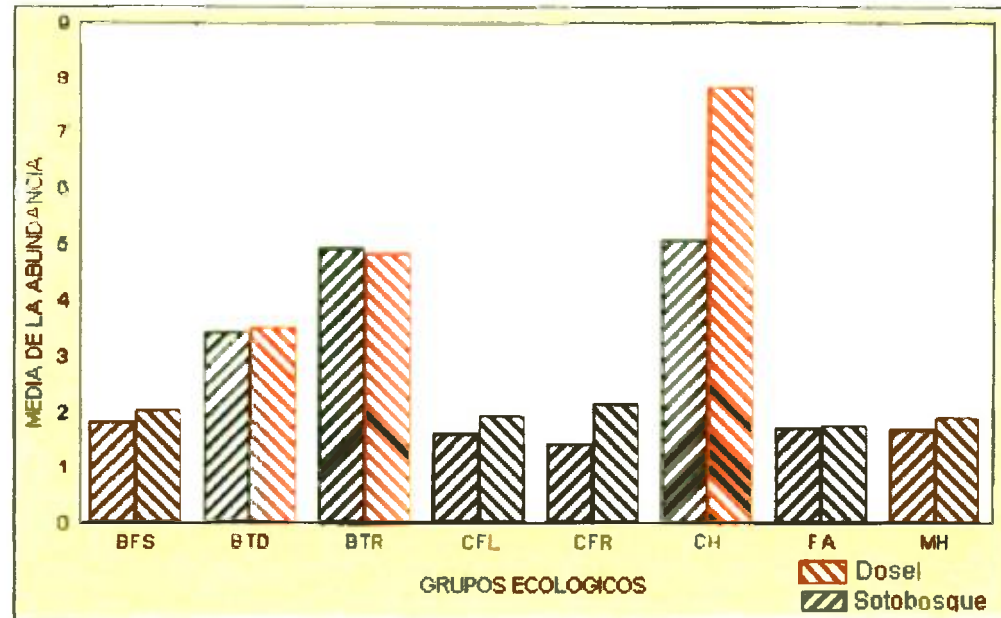


Fig. 18. Comparación de la media de los grupos ecológicos en ambos estratos.

El número de individuos en cada familia estuvo correlacionado fuertemente en ambos estratos ($r = 0,99$; $p < 0,00$); (Fig. 19).

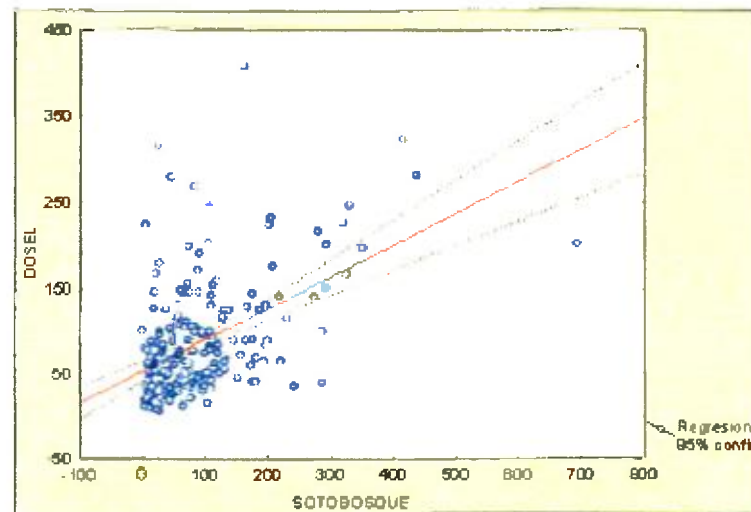


Fig. 19: Correlación total de Curculionoidea atrapados por estratos

La figura 20 muestran esta correlación por cada familia observándose correlación significativa en los Attelabidae, Brentidae, Curculionidae y Scolytidae excepto en Anthribidae y Apionidae (Fig. 20) Los grupos ecológicos muestran una correlación altamente significativa excepto los formadores de agallas y minadores de hojas (Fig. 21).

Cuando este análisis se realizó por familia

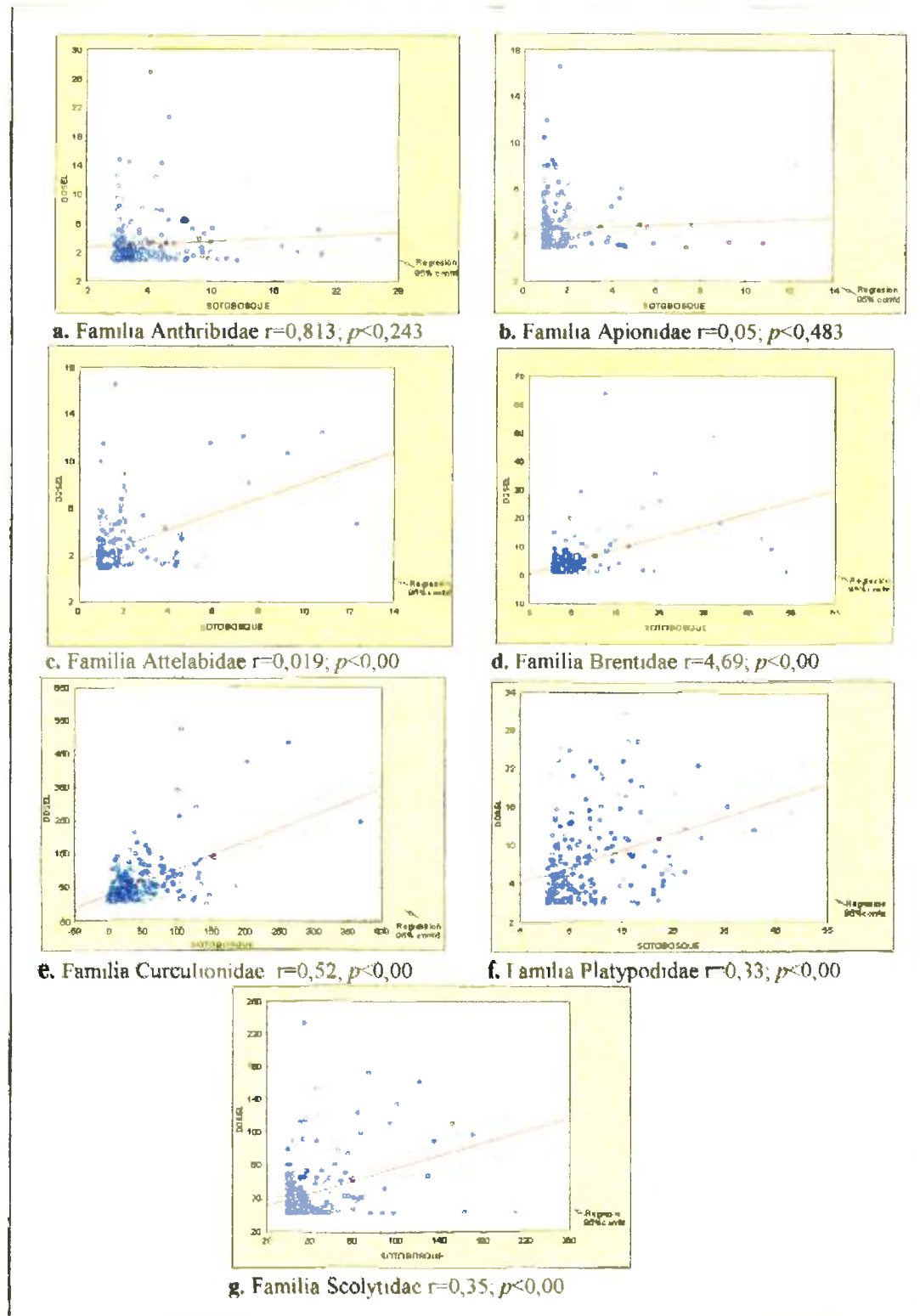


Fig 20. Correlaciones entre familias

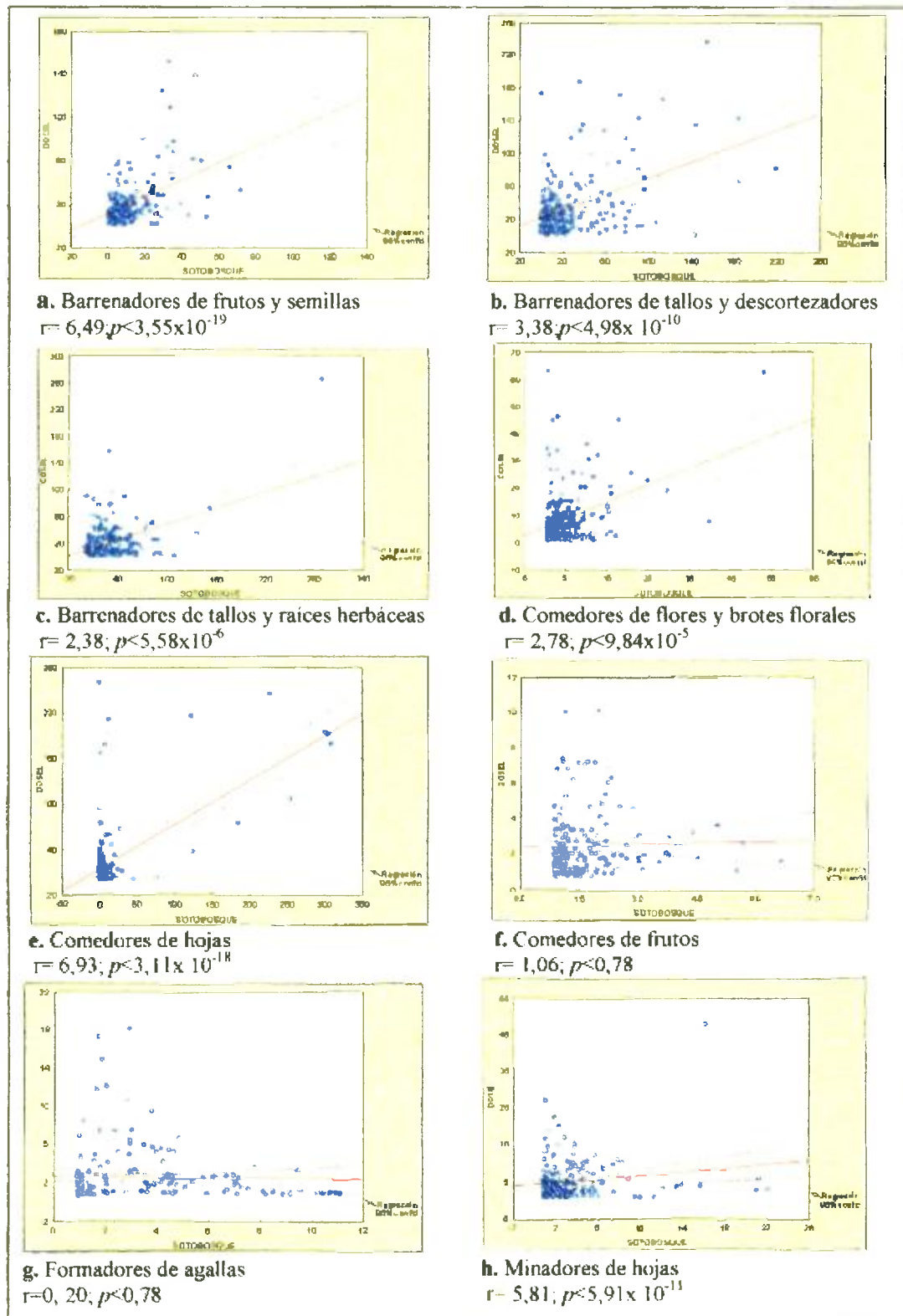


Fig. 21. Correlaciones entre grupos ecológicos.

4.3 Diversidad y Abundancia.

El valor del índice de Shannon-Weaver "H" para los cuatro años fue de 4,55, siendo variable de acuerdo con el año. En tanto que el índice de Simpson "S" fue de 39,66, indicando la dominancia de unas pocas especies. Los índices de Jacard y Morisita-Horn tuvieron un valor de uno en el muestreo general y por estrato, señalando que la composición de especies fue bastante similar.

En el sotobosque el índice de Shannon-Weaver tuvo un valor de 4,54, mientras que en el dosel fue de 4,31. En tanto que el índice de Simpson en el sotobosque fue de 30,23 y en el dosel 41,3. Estos índices disminuyeron a través de los años hasta 1989, aumentando en 1990. El índice de diversidad Chao1 fue 508,11 en el sotobosque y 507,44 en el dosel, mientras que el índice de riqueza Chao 2 fue 427,52 en el sotobosque y 431,87 en el dosel. Finalmente el índice alfa fue de 68,36 en el sotobosque y 83,13 en el dosel.

Con respecto a los grupos ecológicos el índice de Shannon-Weaver en el sotobosque fue de 4,98 y del dosel 1,47. Estos valores tienden a aumentar hasta 1989 para luego descender en 1990. En el caso del índice de Simpson, el sotobosque tuvo un valor de 3,44 y el dosel 109,19. Estos índices disminuyeron en el sotobosque hasta 1990. Sin embargo, en el dosel descendió hasta 1989 y para luego aumentar en 1990.

4.3.1. Curvas de Acumulación de Especies.

Se puede observar que durante 1987 (semanas 1 a 52) se colectaron 380 especies que representan el 71,15%. En 1988 (semanas 52 a 104) se agregan 95 especies alcanzándose 475 especies (85,97% del total) esto equivale a un incremento del 14,82%. En 1989 (semanas 104 a 156) se registran 498 especies, es decir tenemos 23 especies

adicionales (98,42% del total) el incremento de este año es de 12,45%. Por último en 1990 (semanas 156 a 208) sólo se adicionan ocho especies que completan el total colectado. Sin embargo, el incremento es sólo del 1,58% con respecto al año anterior (Fig. 22).

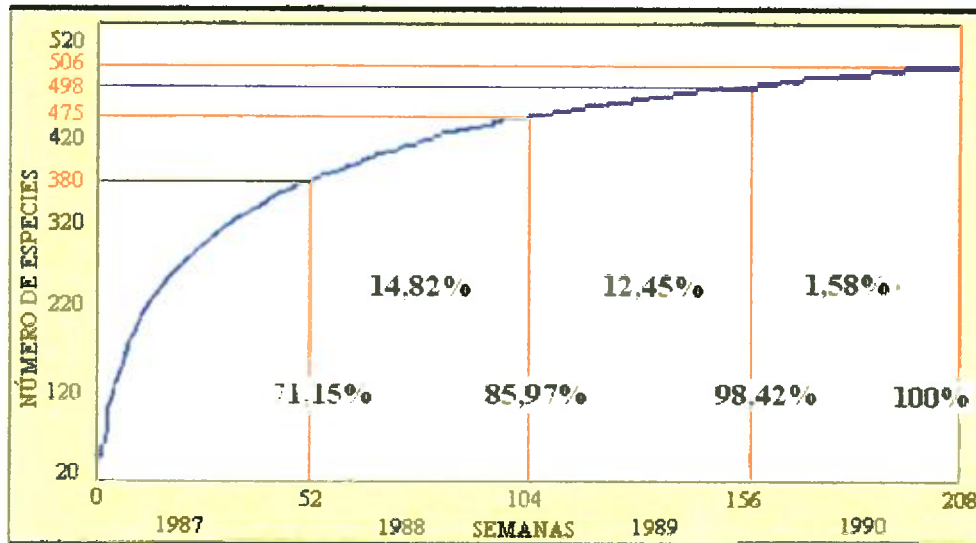


Fig. 22. Curva de acumulación de especies total.

En el sotobosque las especies durante 1987 (semanas 1 a 52) se acumularon 290 especies (65,76% del total para este estrato), 78 especies en 1988 (semanas 52 a 104) aumentando a 368 (84,45% del total para este estrato), esto equivale a un incremento del 17,69%. Otras 44 especies se suman en 1989 (semanas 104 a 156), con lo que se alcanzó las 412 especies (93,42% del total para este estrato) con un incremento 9,97%. Al final en 1990 (semanas 156 a 208) tenemos las 441 especies, con incremento del 6,58% con respecto a 1989 (semanas 104 a 156). (Fig. 23).

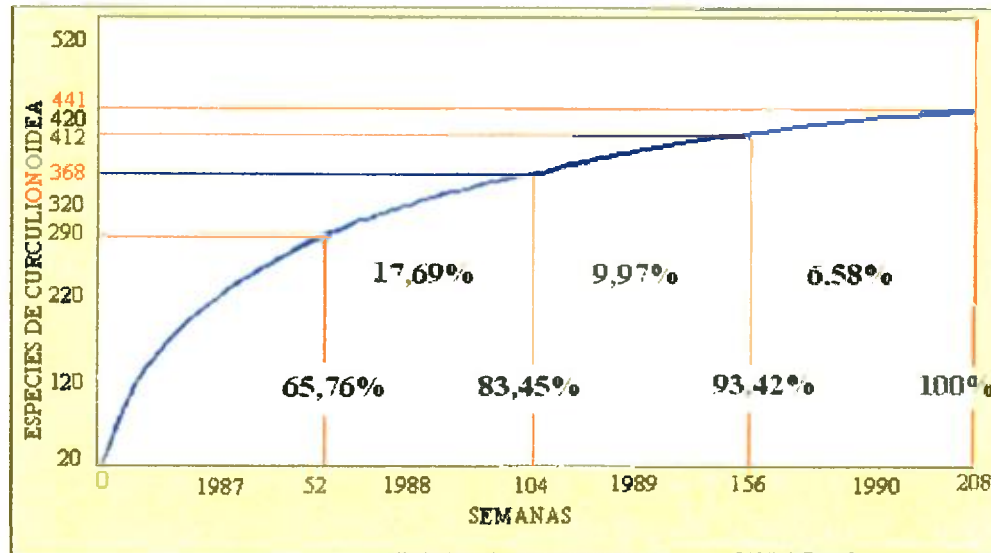


Fig 23 Curva de acumulación de especies para el sotobosque.

Las 277 especies (74,14% del total para este estrato) de las 384 que se colectaron en el sotobosque lo hicieron en 1987 (semanas 1 a 52). En 1988 (semanas 52 a 104) se sumaron 55 especies para alcanzar las 332 (86,46% del total para este estrato), con lo que equivale a un incremento del 14,32%. Se sumaron 31 especies en 1989 (semanas 104 a 156), con lo que se alcanzó las 363 especies (94,53% del total para este estrato) con un incremento 8,07% y en 1990 (semanas 156 a 208) se llegó a las 384 especies que representan en total colectado en este estrato, habiendo incremento del 5,47% con respecto a 1989 (semanas 104 a 156); (Fig. 24).

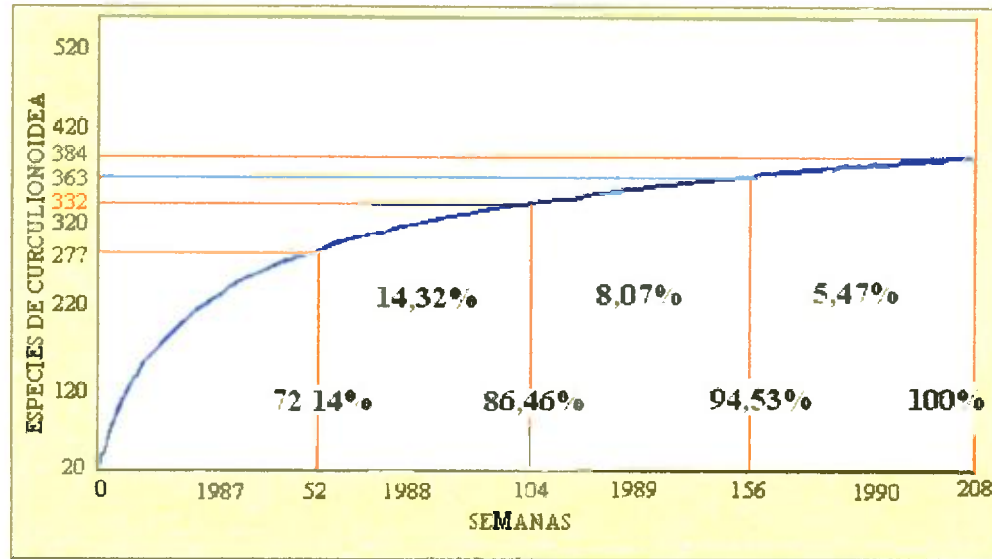


Fig. 24. Curva de acumulación de especies para el dosel

Así en que el dosel, hay más individuos y acumulan más rápido que el sotobosque (Fig. 25).

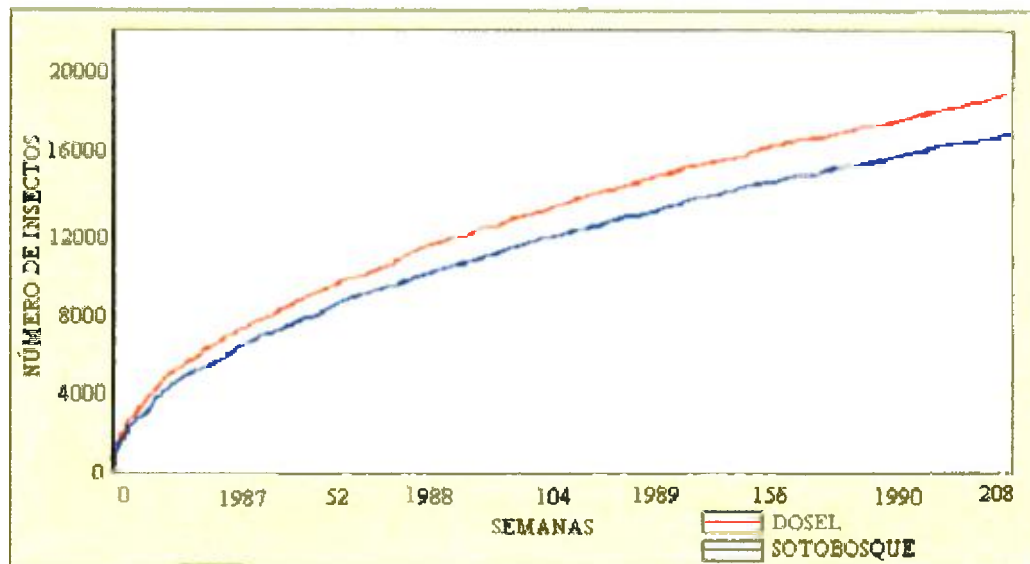


Fig. 25. Acumulación de los individuos en ambos estratos.

Para relacionar la abundancia de especies por estrato se realizó una prueba en cada uno de ellos se escogió un punto donde el número de individuos era similar. Para el sotobosque éste tuvo un valor de 16573 insectos que correspondían a 441 especies;

mientras que para el dosel el punto 16597 que correspondían a 376 especies (Fig 26 y 27)

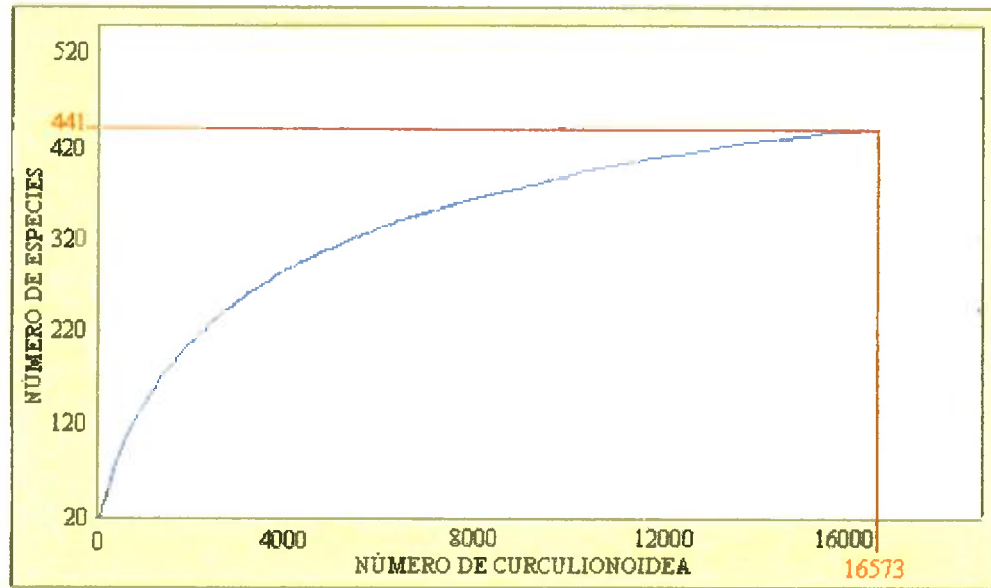


Fig 26. Número de individuos vs. las especies de que se encontraron en el sotobosque.

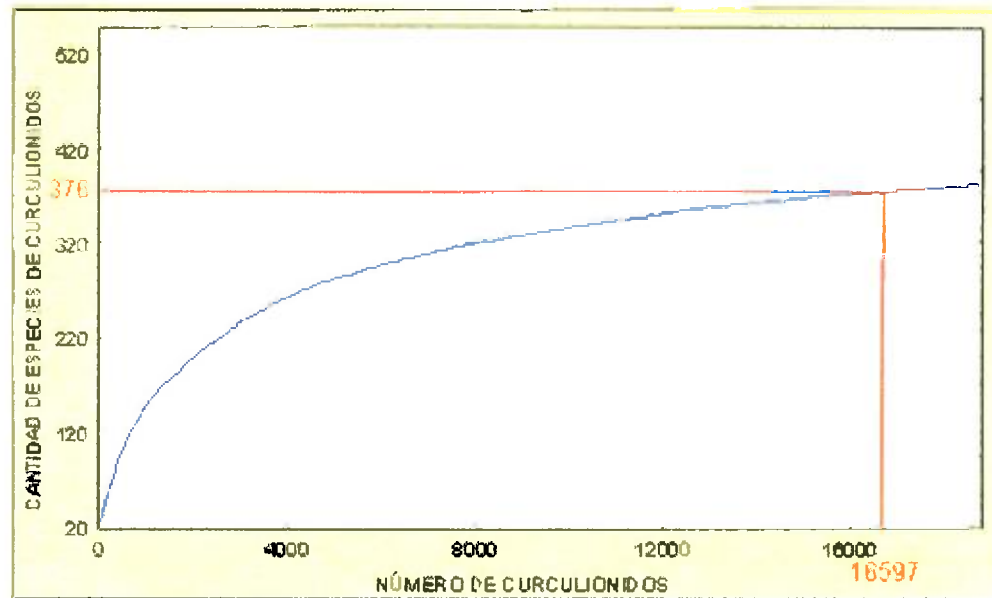


Fig 27. Número de individuos vs. las especies de que se encontraron en el dosel.

4.4. Estacionalidad

En total se capturaron 36163 insectos con una media de $175,19 \pm 139,0$ y un coeficiente de variación de 0,79. En la curva (Fig 28) se observa la estacionalidad del material que fue capturado en las trampas de luz durante los años 1987 a 1990, apreciándose los picos estacionales corresponden a los ciclos de las temporadas seca y lluviosa. El pico estacional correspondiente a 1987 (semanas 1 a 52) fue más alto sobrepasando los 1000 insectos, mientras que el de 1989 (semanas 104 a 156) fue el menor con menos de 400 insectos. Hubo aumento significativo en la abundancia en el año 1990 (semanas 156 a 208). También fue evidente el hecho de que hacia las últimas semanas de un año y durante las primeras semanas del siguiente, se alcanzaron los valores mínimos lo que coincide con la época seca. No es sino hasta la semana 19 de cada año, que coincide con la llegada de la estación lluviosa cuando aumentó el número.

En el sotobosque se encontraron 17077 (47,22% del total) con una media de $91,83 \pm 91,46$ y un coeficiente de variación de 1,00. Los picos estacionales se produjeron entre las semanas 20 y 30 de cada año, siendo el pico mayor en 1987 (semanas 1 a 52) y el menor en 1989 (semanas 104 a 156), (Fig 29). Por otro lado, en el dosel se encontraron 19086 insectos (52,78% del total) con una media de $83,36 \pm 69,01$ y coeficiente de variación de 0,83. El mayor pico estacional, de este estrato fue en 1990 (semanas 156 a 208) y el menor en 1989 (semanas 104 a 156), (Fig 30).

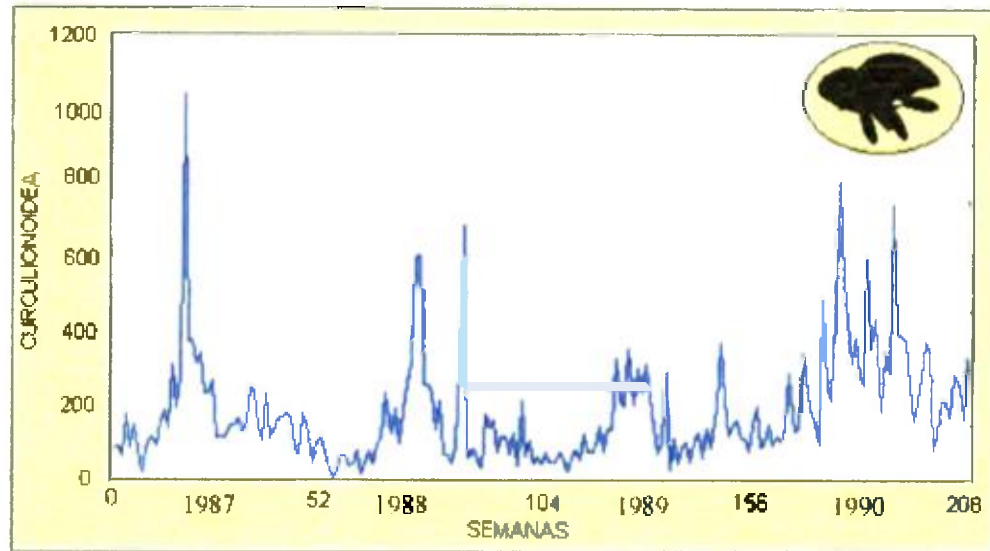


Fig. 28. Fluctuación total de Curculionoidea atrapados por las trampas de luz de la isla Barro Colorado de 1987 a 1990.

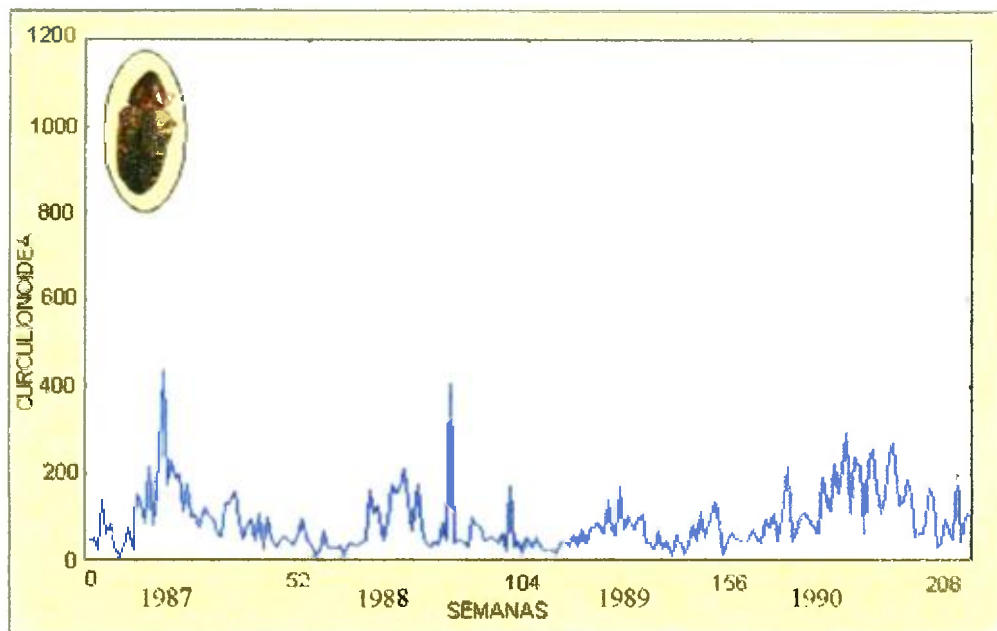


Fig. 29. Fluctuación total de Curculionoidea atrapados por las trampas de luz ubicada en el sotobosque del bosque de la isla Barro Colorado de 1987 a 1990.

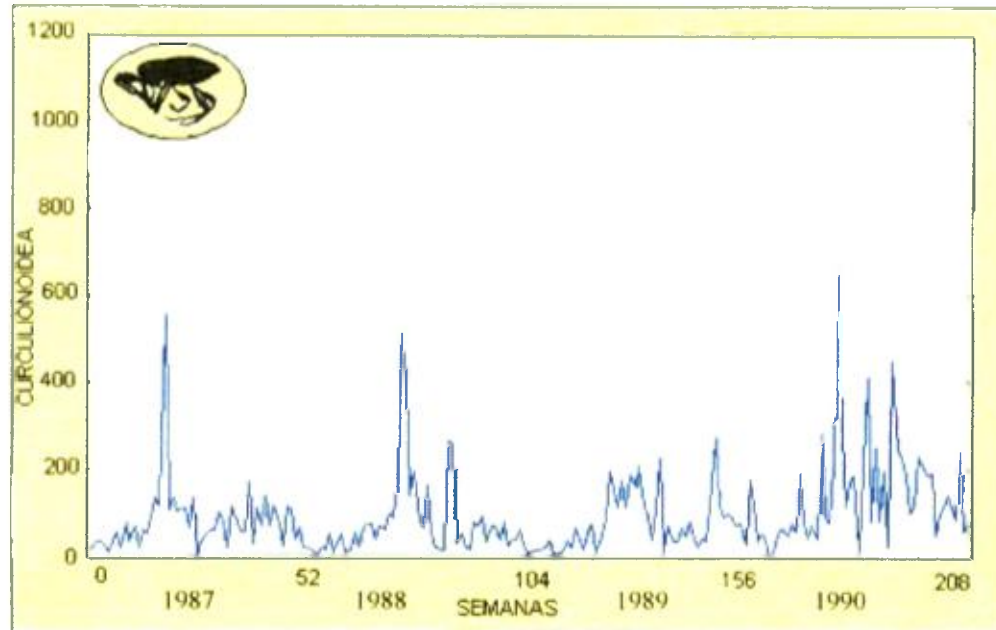


Fig. 30. Fluctuación total de Curculionidae atrapados por las trampas de luz ubicada en el dosel del bosque de la isla Barro Colorado de 1987 a 1990.

El cuadro siete muestra los valores de F y p para cada uno de los factores abióticos y bióticos, observándose que todos los parámetros estudiados excepto la temperatura máxima y la presión atmosférica influyen significativamente en la abundancia de estos escarabajos.

Cuadro 7: La superfamilia Curculionidae vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	-0,00789521	0,133261308	30,4° C	28,1° C
Temperatura mínima	0,36893949	0,000000000	25,5° C	23,5° C
Humedad relativa	0,26908427	0,000000000	91,46%	57,29%
Humedad del suelo	0,06240778	0,000000000	37,13%	35,38%
Precipitación pluvial	0,04353315	1,215 x 10⁻¹⁶	1225 mm	916,6 mm
Velocidad del viento	-0,18082524	0,000000000	10,4 Km. /h	4,05 Km. /h
Presión atmosférica	0,00094187	0,857854556	565,2 hPa	471,2 hPa
Radiación solar	0,27684922	0,000000000	567,2 W/m ²	373 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,23048958	0,000000000	92,8 árboles	74,1 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,30815164	0,000000000	18,2 especies	16,1 especies
Abundancia de frutos	-0,13663075	0,000000000	21987,5 frutos	17400,11 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,33636570	0,000000000	14,96 especies	8,73 especies

*en negritas resultados significativos

La prueba de Rayleigh ($Z_R = 21361,16$, $p < 0,05$) es altamente significativa, e indica que de la superfamilia Curculionoidea presenta estacionalidad

4.4.1. Familia Anthribidae.

Los 775 insectos de esta familia que fueron capturados (2% del total) con una media de $4,36 \pm 4,20$ y un coeficiente de variación de 0,96 La curva poblacional (Fig 31) indica que entre las semanas 60 y 100 de 1988, el número de colecta en 1989 (semanas 104 a 156), mientras que en la semana 20 de 1990 (semanas 156 a 208) se registraron los mayores picos estacionales Sin embargo, pudo observarse que ambas curvas se comportan de una forma similar aumentando y disminuyendo en las mismas semanas En el año 1988 (semanas 52 a 104) se observó que esta familia fue más abundante en el dosel

Los 353 individuos que fueron colectados en el sotobosque (0,93% del total) del total con una media de $2,63 \pm 1,93$ y un coeficiente de variación de 0,73 El número de individuos colectados en este estrato aumento en 1990 (semanas 156 a 208), donde se observaron los mayores picos estacionales (Fig 32)

En el dosel se encontraron 422 insectos (1,11%) con una media de $3,02 \pm 3,31$ y un coeficiente de variación de 1,10 Aunque en este estrato hubo un mayor número de individuos que en el sotobosque es importante notar que la desviación estándar del sotobosque, fue 1,72 veces menor que la del dosel, lo que indicó que los datos provenientes del sotobosque eran más homogéneos Este patrón es claro produciendo el pico estacional entre las semanas 20 y 25 (Fig 33)

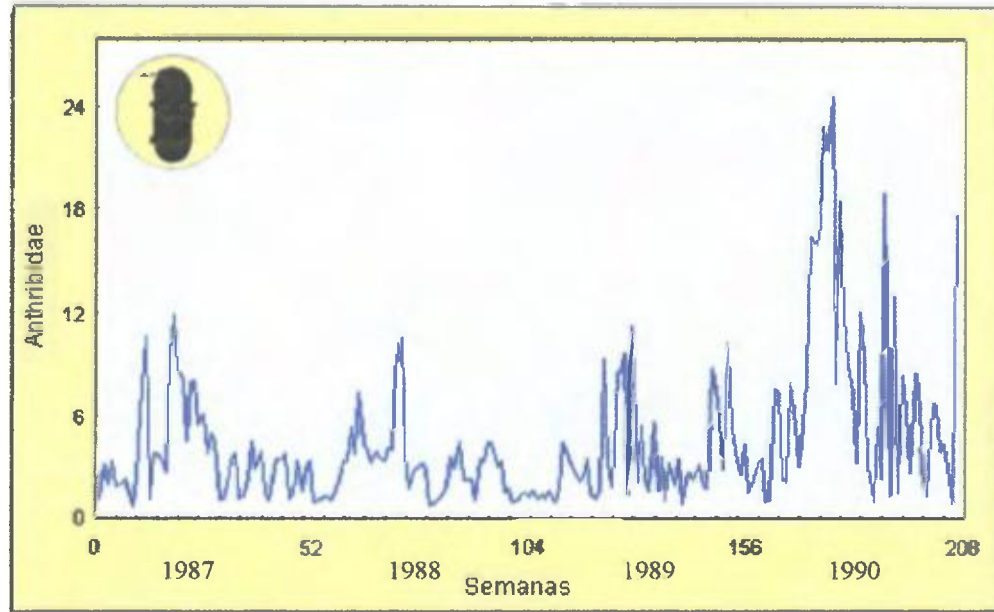


Fig. 31: Fluctuación de la familia Anthribidae.

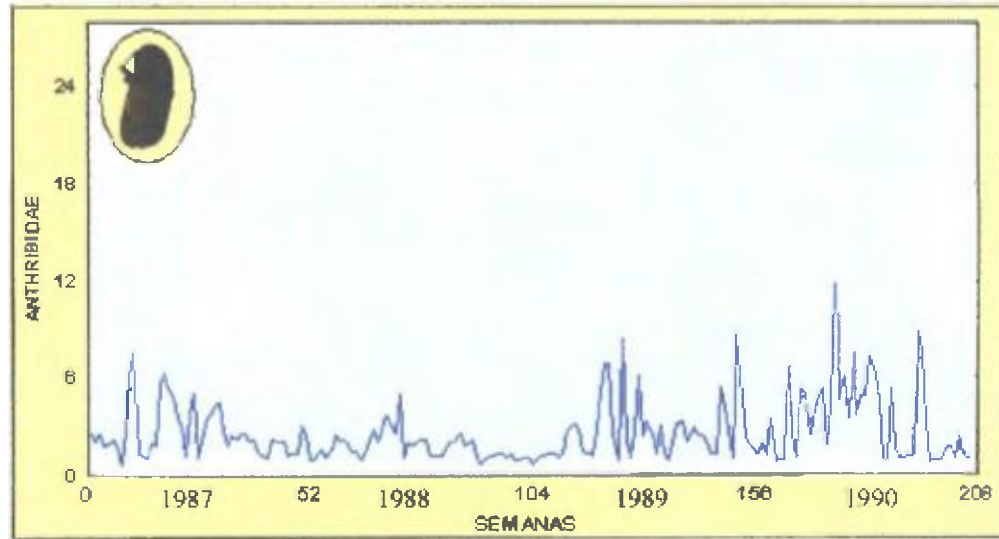


Fig. 32: Fluctuación de la familia Anthribidae en el sotobosque.

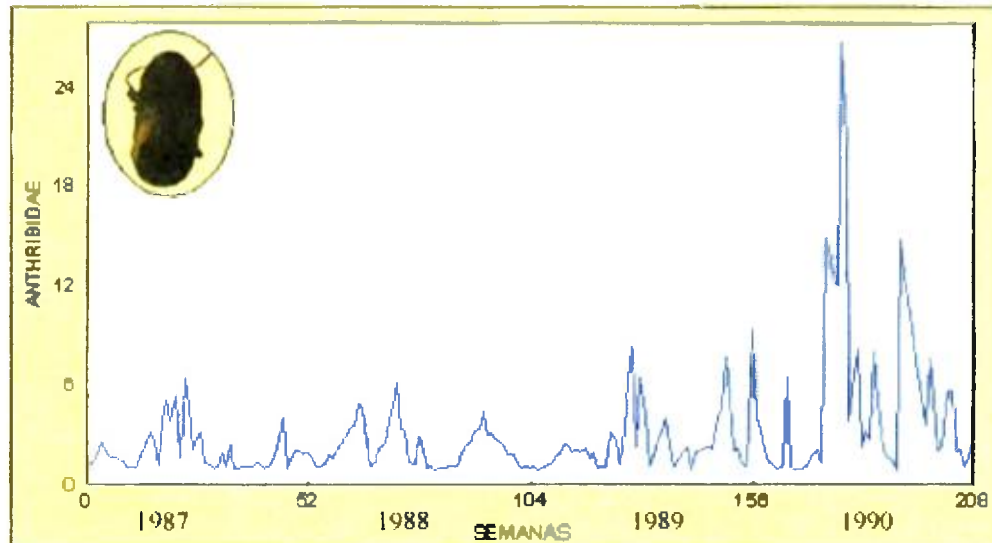


Fig. 33: Fluctuación de la familia Anthribidae en el dosel.

Sólo la temperatura mínima, la humedad relativa, la abundancia, la diversidad de árboles con flores y la diversidad de árboles con frutos, ejercieron una influencia significativa en la abundancia de los Anthribidae (Cuadro 8).

Cuadro 8: La familia Anthribidae vs. Factores abióticos y bióticos

Factores abióticos y bióticos	t	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,104737523	0,132173251	32,5°C	28,6°C
Temperatura mínima	0,14693827	0,03418248	25,7°C	23,3°C
Humedad relativa	0,17267845	0,01262554	95,3%	86,5%
Humedad del suelo	-0,012045186	0,8629049	36,4%	34%
Precipitación pluvial	0,044102116	0,527044133	1200mm	300mm
Velocidad del viento	-0,093045041	0,181310962	10,2Km/h	4,3 Km/h
Presión atmosférica	0,006013981	0,931297133	610 hPa	504 hPa
Radiación solar	0,059779076	0,391048251	712 W/m ²	600 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,21440211	0,00187239	126,2 árboles	94 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,22821589	0,00091511	21,4 especies	14,6 especies
Abundancia de frutos	-0,131235912	0,058826816	32000 frutos	300 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,2473362	0,00031607	16,6 especies	11,3 especies

*en negritas resultados significativos

La prueba de Rayleigh ($Z_R = 5,14$, $p < 0,05$) indica que esta familia presenta estacionalidad (Fig. 79a, anexo II) principalmente en los 1988 y 1989 presentaron estacionalidad (Cuadro 9).

Cuadro 9: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)

Años	Valores de Rayleigh
1987	0,0013
1988	239,87
1989	4,31
1990	0,013

*en negritas resultados significativos

4.4.2. Familia Apionidae.

Los 674 Apionidae (1,77% del total) fueron colectados con una media de $4,29 \pm 4,64$ y un coeficiente de variación de 1,08. Los Apionidae aumentaron entre la semana 65 y 104 de 1988 (Fig. 34). Durante ese año se produjo el pico estacional de mayor intensidad fue bastante irregular, el cual en la semana 25 fue muy irregular.

En el sotobosque se colectaron 431 representantes de esta familia (1,13% del total) con una media de $3,51 \pm 4,34$ y un coeficiente de variación de 1,24. Las figuras de la serie de tiempo de esta familia en ambos estratos nos indican un mayor número de individuos en el sotobosque que en el dosel. El sotobosque tiene una desviación estándar 1,79 veces mayor que la del dosel, lo que indicó que los datos provenientes del dosel estaban menos dispersos de la media que los del sotobosque. Se pudo observar que en el año 1987 (semanas 1 a 52) y las primeras diez semanas de 1988 (semanas 52 a 104) los registros estacionales eran muy bajos, no habiendo después de la semana 30 de 1990 (semanas 156 a 208) (Fig. 35).

El dosel estuvo representado por 243 insectos (0,64% del total) con una media de $2,74 \pm 2,42$ y un coeficiente de variación de 0,89. Un claro comportamiento estacional fue observado con los picos estacionales en la semana 20 de cada año. El mayor pico

estacional de esta familias en este estrato se registró en 1990 (semanas 156 a 208) seguido por el año 1987 (semanas 1 a 52) y 1988 (semanas 52 a 104); (Fig. 36).

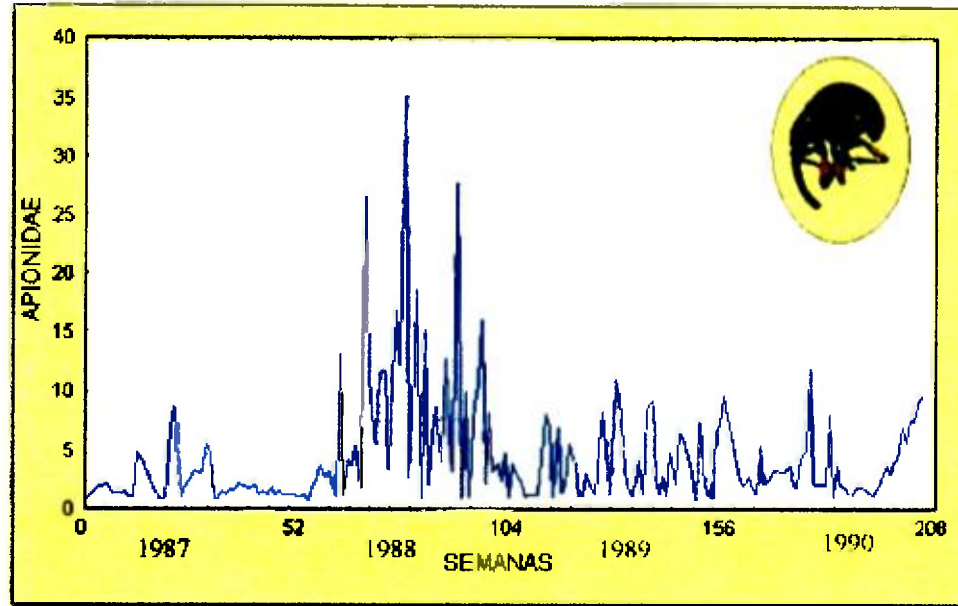


Fig. 34: Fluctuación de la familia Apionidae.

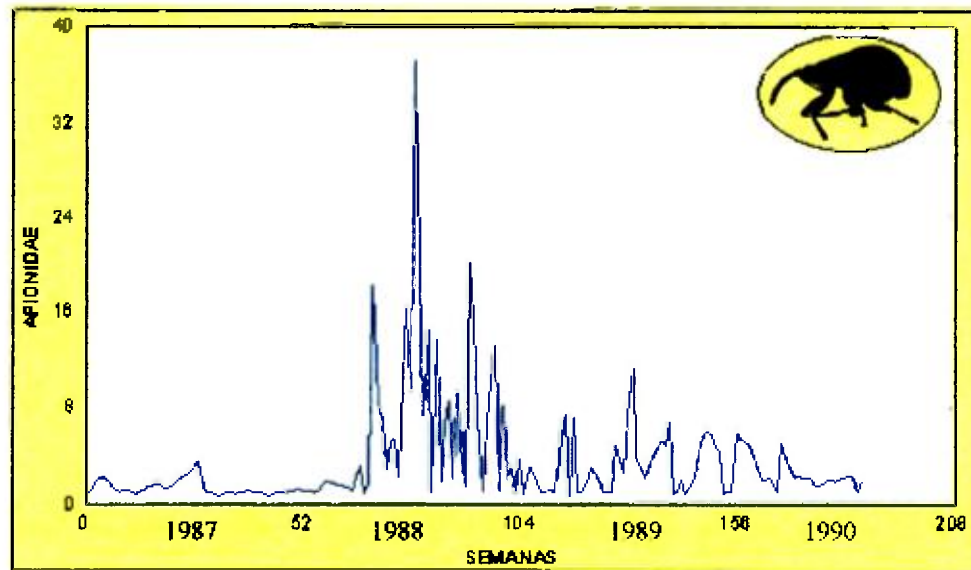


Fig. 35: Fluctuación de la familia Apionidae en el sotobosque.

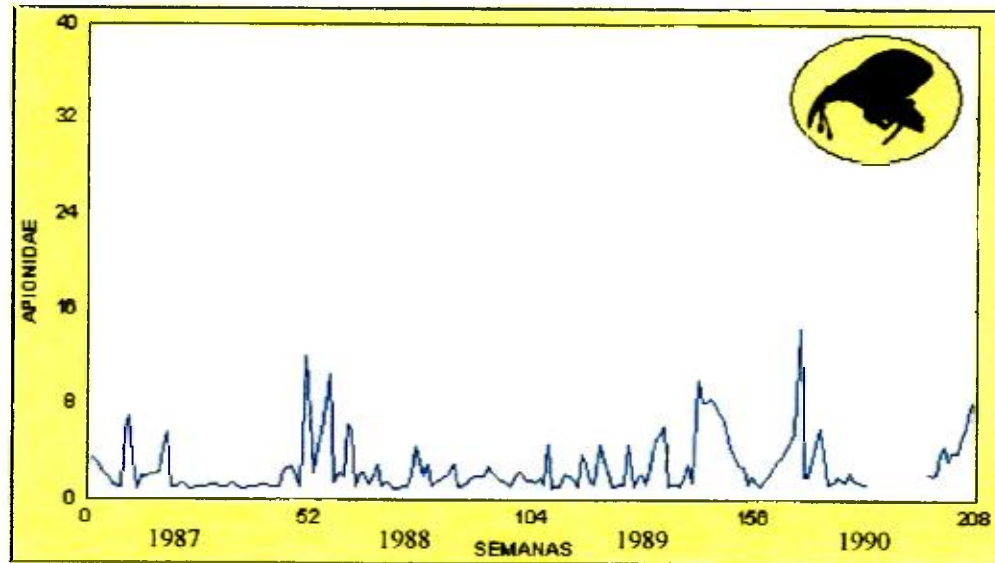


Fig. 36: Fluctuación de la familia Apionidae en el dosel.

La precipitación pluvial fue el único factor abiótico que afectó significativamente la abundancia de esta familia en forma significativa (Cuadro 10).

Cuadro 10: La familia Apionidae vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,002238229	0,974403706	30,6°C	29,7°C
Temperatura mínima	-0,039002155	0,575943238	25°C	22°C
Humedad relativa	0,041194893	0,554659965	81%	73%
Humedad del suelo	0,06022411	0,387524759	38,5%	30%
Precipitación pluvial	0,14072773	0,04261396	1600mm	200mm
Velocidad del viento	-0,097453944	0,161403607	10,8Km/h	4,7 Km/h
Presión atmosférica	0,125682511	0,070470423	570 hPa	340hPa
Radiación solar	-0,096447397	0,165797419	715 W/m ²	610 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,088592265	0,203195677	116 árboles	58 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,060505166	0,385309491	20,3 especies	14,1 especies
Abundancia de frutos	-0,032753279	0,638602337	7500 frutos	7200 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,113855161	0,101531041	20,7 especies	14,3 especies

*en negritas resultados significativos

Los Apionidae muestran un comportamiento estacional como lo indica el resultado de la prueba de Rayleigh ($Z_R = 4,24$, $p < 0,05$), lo que significa que en esta familia hay estacionalidad el cual se dio en el año 1988 presento un comportamiento estacional (Cuadro 11).

Cuadro 11: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$).

Años	Valores de Rayleigh
1987	0,0028
1988	237,88
1989	0,00073
1990	0,0028

*en negritas resultados significativos

4.4.3. Familia Attelabidae.

En esta colecta se encontró 355 insectos (1% del total) de esta familia con una media de $2,97 \pm 2,71$ y un coeficiente de variación de 0,91. Los picos estacionales ocurrieron entre las semanas 10 y 25, siendo el mayor en 1989 (semanas 104 a 156) seguido por 1987 (semanas 1 a 52); mientras que el más bajo se dio en 1990 (semanas 156 a 208). Es importante destacar que en 1988 (semanas 52 a 104) ocurrió una significativa disminución en la cantidad de insectos de esta familia (Fig. 37).

En el sotobosque se capturaron 89 insectos (0,23% del total) con una media de $1,10 \pm 0,32$ y un coeficiente de variación de 0,29. En este estrato no se aprecia un comportamiento estacional claro, además de que en el año 1990 (semanas 156 a 208) no se lograron capturas en los últimos meses (Fig. 38). La desviación estándar del dosel fue 7,62 veces mayor que la del sotobosque, lo que indicó que los datos provenientes del sotobosque son más homogéneos.

Los 266 insectos (0,70% del total) que se colectaron en el dosel tenían una media de $2,78 \pm 2,47$ y un coeficiente de variación de 0,89. Este grupo tuvo un comportamiento estacional que se repitió entre las semanas 30 y 35 de cada año. El pico estacional de mayor intensidad en 1989 (semanas 104 a 156), seguido por 1990 (semanas 156 a 208,) siendo el menor en 1988 (semanas 52 a 104); (Fig. 39).

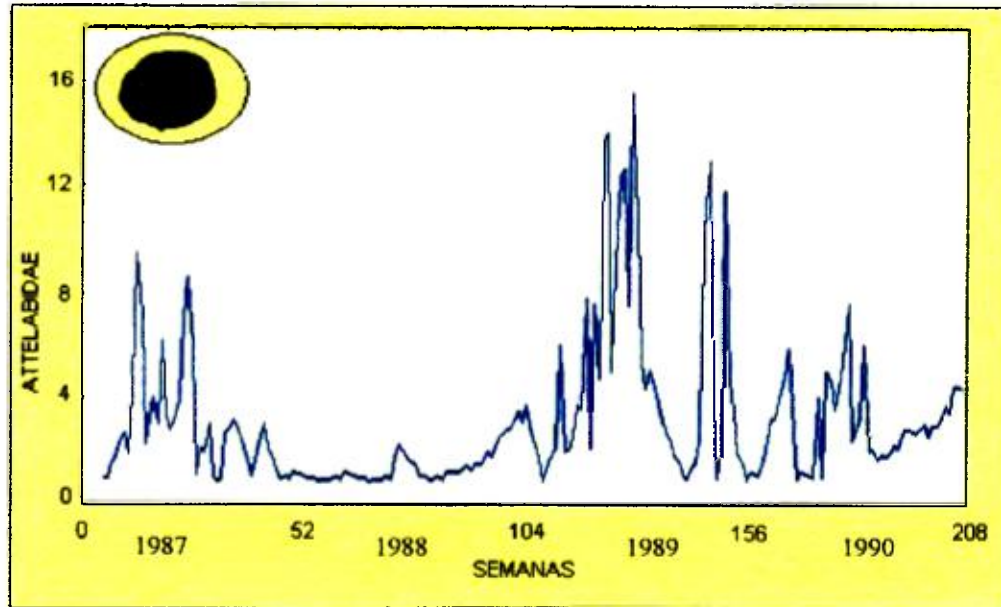


Fig. 37: Fluctuación de la familia Attelabidae.

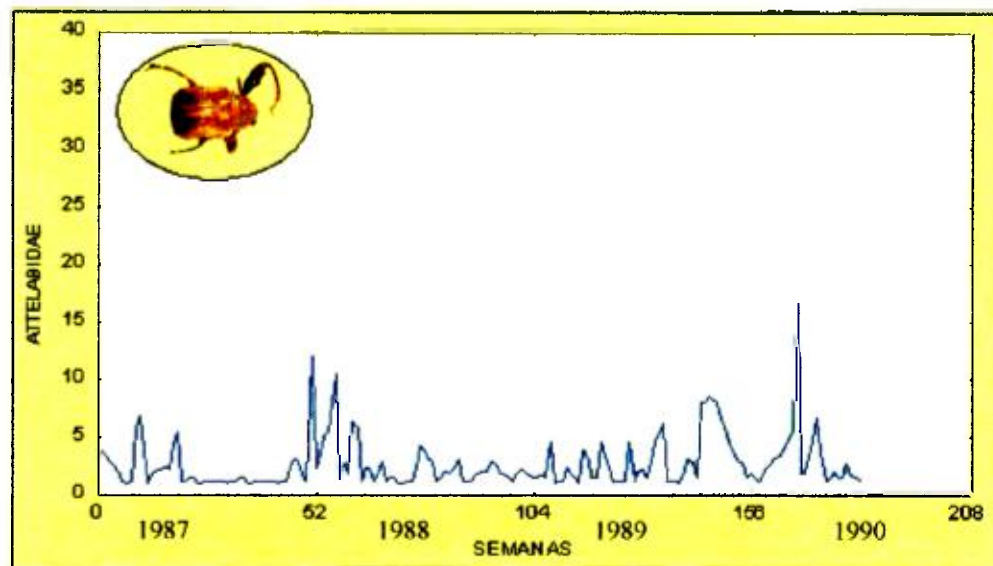


Fig. 38: Fluctuación de la familia Attelabidae en el sotobosque.

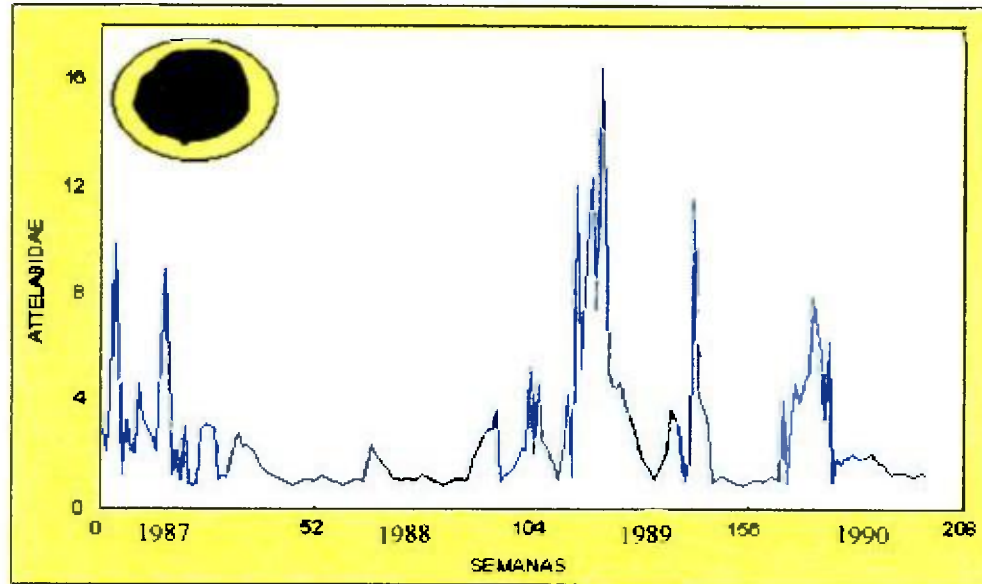


Fig. 39: Fluctuación de la familia Attelabidae en el dosel.

La abundancia de la familia Attelabidae fue influenciada significativamente, sólo por la temperatura mínima y la humedad relativa (Cuadro 12).

Cuadro 12: La familia Attelabidae vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,032983186	0,636247186	30,1°C	29,7°C
Temperatura mínima	0,18385308	0,00785391	25,5°C	25°C
Humedad relativa	0,15032879	0,03020904	96%	87%
Humedad del suelo	-0,074934261	0,282053526	37%	30%
Precipitación pluvial	0,003861941	0,955849863	1600 mm	200mm
Velocidad del viento	-0,08868951	0,202698188	11,4 Km/h	4,5 Km/h
Presión atmosférica	0,004097496	0,95315996	509,95 hPa	380 hPa
Radiación solar	0,032523813	0,640956548	550 W/m ²	500 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,132140032	0,057090468	90 árboles	67 arboles
Diversidad de árboles con flores	0,130477855	0,060315997	20,6 especies	14 especies
Abundancia de frutos	0,076169466	0,274173884	55000 frutos	3000 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,020389818	0,770038594	16,5 especies	3,5 especies

*en negritas resultados significativo

En general esta familia no muestra estacionalidad ($Z_R = 0,72, p < 0,05$). Esto fue así para todos los años, excepto 1988 (Cuadro 13).

Cuadro 13: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)

Años	Valores de Rayleigh
1987	$4,35 \times 10^{-06}$
1988	6,22
1989	$4,50 \times 10^{-07}$
1990	$7,68 \times 10^{-06}$

*en negritas resultados significativos

4.4.4. Familia Brentidae.

Las trampas de luz capturaron 1468 Brentidae (4% del total), con una media de $x = 8,34 \pm 12,97$ y un coeficiente de variación de 1,56, presentando un comportamiento estacional bien definido en la semana 19 de cada año, siendo el mayor de estos picos estacionales en 1987, seguido por 1990, los picos estacionales de 1988 y 1989 tuvieron igual intensidad (Fig. 40).

En el sotobosque se capturaron 806 individuos (2,12% del total) con una media $5,46 \pm 7,89$ y un coeficiente de variación de 1,44. Los picos estacionales se produjeron en la semana 25, siendo el mayor en 1987, seguido por el de 1989, 1988 y finalmente 1990 (Fig. 41). La desviación estándar del sotobosque fue 1,44 veces mayor que la del dosel, lo que indicó que los datos provenientes del dosel estaban menos dispersos de la media que los del sotobosque.

Los 662 (1,74% del total) insectos que se capturaron en el dosel tuvieron una media de $4,62 \pm 5,48$ y un coeficiente de variación de 1,19. Los picos estacionales se produjeron en las mismas semanas que en el sotobosque. Sin embargo, el mayor de estos se produjo en 1990 (semanas 156 a 208), seguido por 1987 (semanas 1 a 52), 1989 (semanas 104 a 156) y en último lugar 1988 (semanas 52 a 104); (Fig. 42).

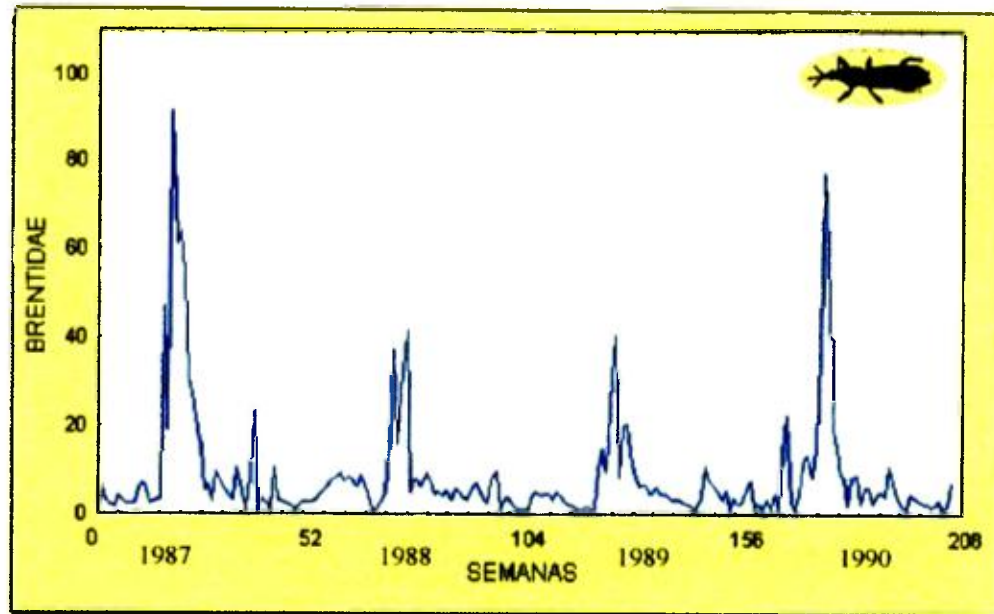


Fig. 40: Fluctuación de la familia Brentidae.

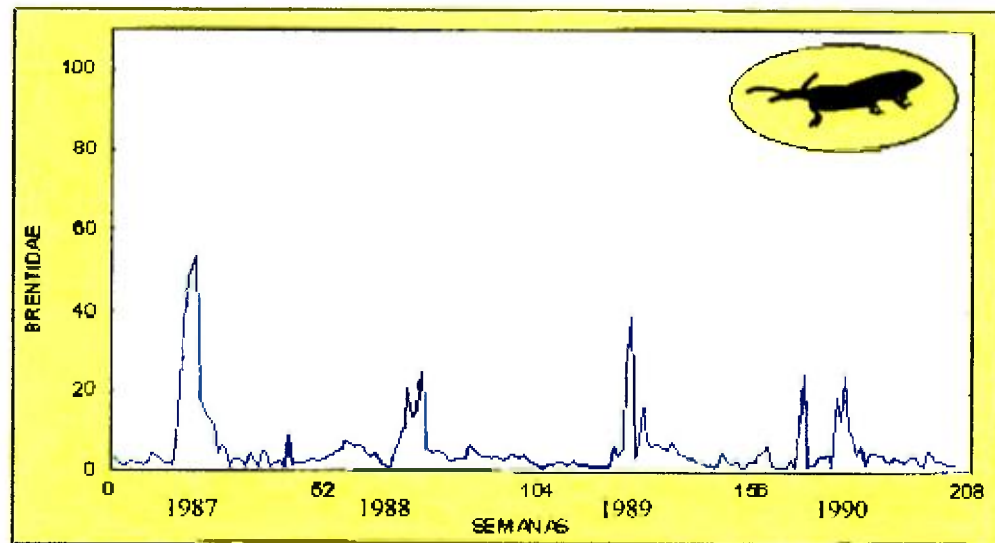


Fig. 41: Fluctuación de la familia Brentidae en el sotobosque.

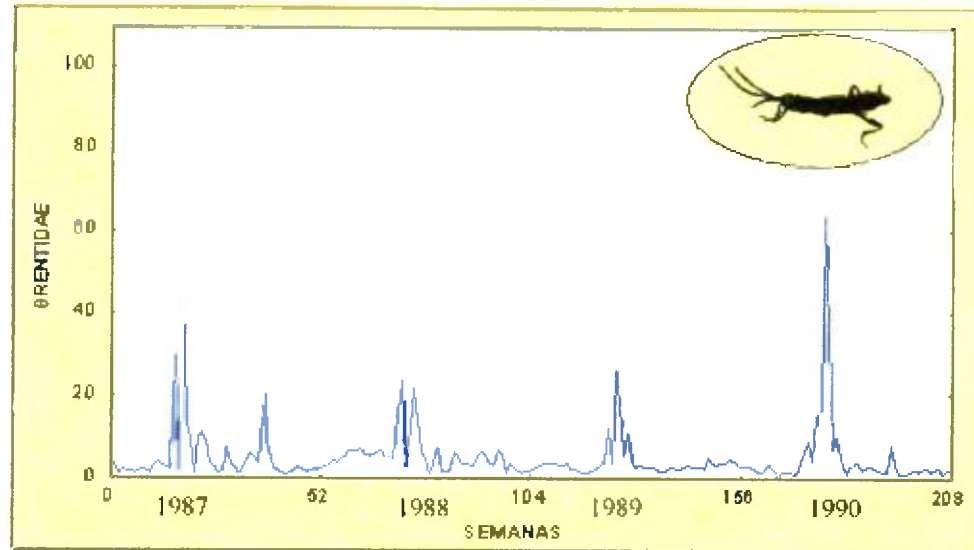


Fig. 42: Fluctuación de la familia Brentidae en el dosel.

La temperatura mínima, la abundancia y la diversidad de árboles con flores así como la diversidad de árboles con frutos fueron los factores que ejercieron una influencia significativa sobre la abundancia sobre la familia Brentidae (Cuadro 14).

Cuadro 14: La familia Brentidae vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,132818458	0,055815537	30,4°C	28,3°C
Temperatura mínima	0,23845231	0,00052347	25,5°C	25°C
Humedad relativa	0,060721534	0,383609346	96%	87%
Humedad del suelo	-0,098979259	0,154912515	35,5%	30%
Precipitación pluvial	0,008096882	0,907594629	1600mm	200mm
Velocidad del viento	-0,057930192	0,40589197	10,9Km/h	4,6Km/h
Presión atmosférica	-0,008555439	0,902386662	675 hPa	380 hPa
Radiación solar	0,028796489	0,679685946	550 W/m ²	500 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,25172065	0,00024472	100 árboles	80 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,26558988	0,00010568	35 especies	20,6 especies
Abundancia de frutos	0,097741041	0,160166575	55000 frutos	3000 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,37599558	2,1843x10⁻⁰⁸	16,5 especies	3,5 especies

*en negritas resultados significativos

Para comprobar la tendencia en las fluctuaciones de la familia Brentidae se obtuvo un valor para la prueba de Rayleigh ($Z_R = 6,12$, $p < 0,05$) lo que fue significativa, mostrando la existencia un comportamiento estacional en esta familia y todos los años

hubo estacionalidad excepto en 1989 (semanas 104 a 156) no tuvo un comportamiento estacional (Cuadro 15).

Cuadro 15: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)

Años	Valores de Rayleigh
1987	3,6
1988	5,72
1989	0,00028
1990	3,31

*en negritas resultados significativos

4.4.5. Familia Curculionidae.

Se atraparon 22796 Curculionidae (59% del total) con una media de $110,11 \pm 106,03$ y un coeficiente de variación de 0,96. Esta fue la familia con mayor diversidad y abundancia. Los picos estacionales ocurren entre las semanas 20 y 25, el mayor pico se dio en 1990 (semanas 156 a 208), seguido por el de 1987 (semanas 1 a 52), 1988 (semanas 52 a 104) y por último el de 1989 (semanas 104 a 156); (Fig. 43).

En el sotobosque se colectaron 10244 insectos (26,91% del total), con una media de $44,91 \pm 48,52$ y un coeficiente de variación de 1,08. Se observó que en el sotobosque los picos estacionales se dieron entre las semanas 20 y 25. El de mayor intensidad fue el de 1988 (entre las semanas 52 y 106), seguido por 1990 (semanas 156 a 208), 1987 (semanas 1 a 52) y el menor fue 1989 (semanas 104 a 156) (semanas 1 a 52); (Fig. 44). La desviación estándar del dosel fue 1,49 veces mayor que la del sotobosque, lo que indicó que los datos provenientes del sotobosque son más homogéneos.

Los 12552 insectos de esta familia que fueron colectados en el dosel (32,97% del total), tuvieron una media $x = 61,88 \pm 72,17$ y un coeficiente de variación de 1,17. En este estrato hubo un comportamiento estacional en donde los picos ocurrieron

aproximadamente en la semana 20. El mayor de los picos estacionales se produjo en 1990, seguido por 1987, 1988 y finalmente 1989 (Fig. 45).

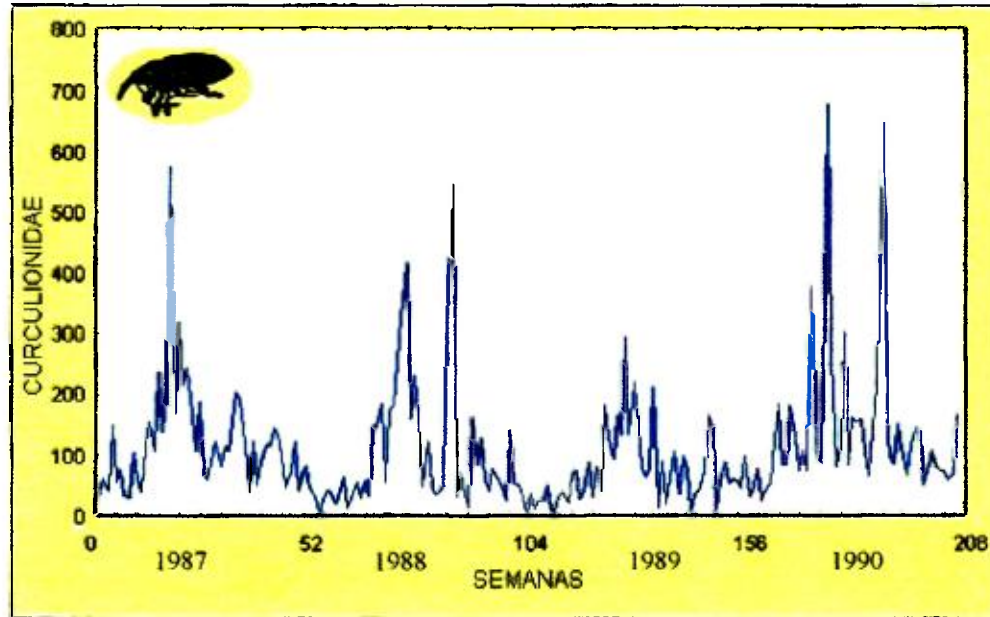


Fig. 43: Fluctuación de la familia Curculionidae.

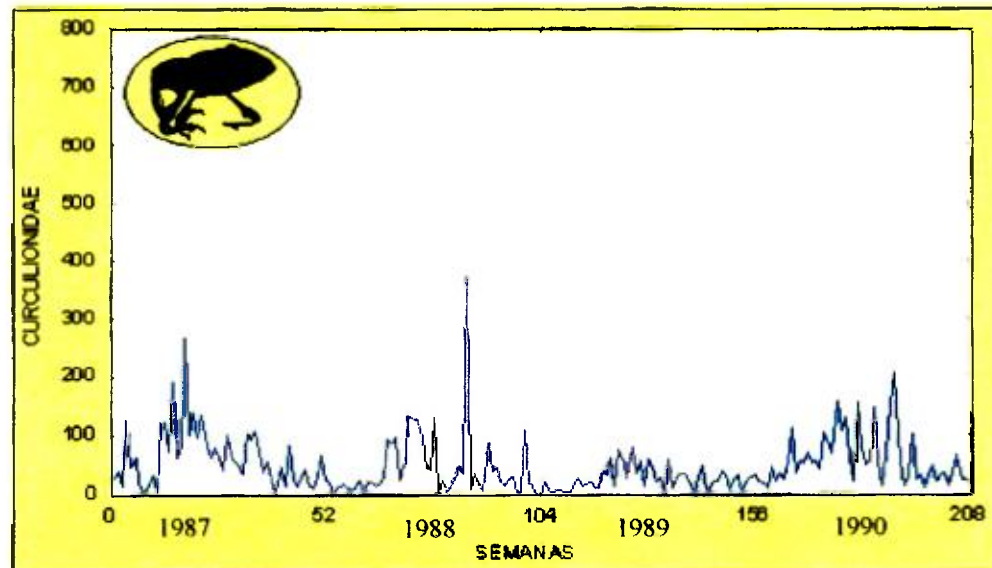


Fig. 44: Fluctuación de la familia Curculionidae en el sotobosque.

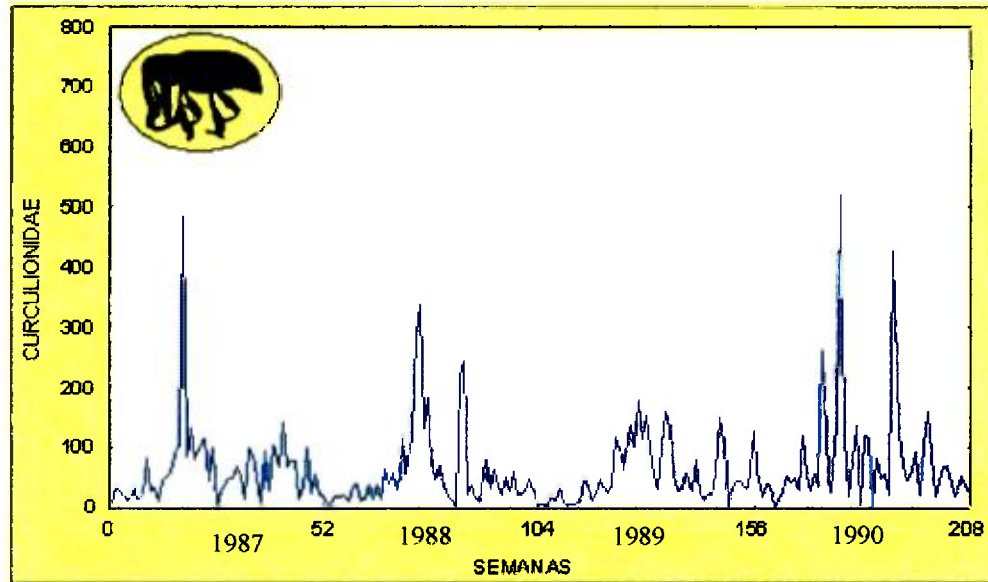


Fig. 45: Fluctuación de la familia Curculionidae en el dosel

La abundancia de familia Curculionidae fue afectada significativamente por la humedad relativa, la diversidad de árboles con flores y la diversidad de árboles (Cuadro 16).

Cuadro 16: La familia Curculionidae vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,08202885	0,238838993	30,4° C	28,3° C
Temperatura mínima	0,30021655	1,0542x10⁻⁰⁵	25,4° C	23,55° C
Humedad relativa	0,16659274	0,01617308	91,50%	57,38%
Humedad del suelo	0,049147551	0,480828456	37,12%	35,38%
Precipitación pluvial	0,077136854	0,268107976	1225 mm	915,5 mm
Velocidad del viento	-0,12002069	0,08420733	10,3 Km. /h	4,05 Km. /h
Presión atmosférica	0,060595079	0,384602423	568,1 hPa	471,4 hPa
Radiación solar	0,083751322	0,229087057	567,5 W/m ²	372 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,123284092	0,07604867	92,75 árboles	74,5 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,16876012	0,0148208	18,2 especies	16,06 especies
Abundancia de frutos	0,04710696	0,499251922	21987,5 frutos	17400,11 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,27260451	6,7886x10⁻⁰⁵	14,96 especies	8,73 especies

*en negritas resultados significativos

Esta familia presentó un comportamiento estacional ($Z_R = 484,16$, $p < 0,05$) lo que fue altamente significativa, esto indica que hubo un comportamiento estacional siendo así para todos los años excepto 1989 (Cuadro 17).

Cuadro 17: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$).

Años	Valores de Rayleigh
1987	3,9
1988	5,72
1989	0,76
1990	4,51

*en negritas resultados significativos

4.4.6. Familia Platypodidae.

La colecta de Platypodidae estuvo compuesta por 2578 insectos (7% del total), con una media de $13,12 \pm 11,53$ y un coeficiente de variación de 0,88. Este es un grupo de insectos interesantes que en este trabajo presentaban una relativa abundancia, y no presentaron una estacionalidad fácilmente reconocible, ($Z_R = 43,67$, $p < 0,05$) aunque en los dos últimos años exhibieron un aumento significativo en la cantidad de individuos con relación a los primeros años (Fig. 46).

En el sotobosque se colectó 1465 insectos (3,85% del total) con una media de $8,60 \pm 8,11$ y un coeficiente de variación de 0,94. La estacionalidad no es fácil de observar; sin embargo, el pico estacional con mayor intensidad se registró en 1990, seguido por 1989, 1988 y con menor intensidad el de 1987 (Fig. 47). La desviación estándar del sotobosque fue 1,38 veces mayor que la del dosel, lo que indicó que los datos provenientes del dosel son más homogéneos.

La trampa del dosel colectó 1113 insectos (2,92% del total) con una media de $6,57 \pm 6,38$ y un coeficiente de variación de 0,97. Este estrato presentó un comportamiento estacional observable, cuyos picos estacionales ocurrían entre las semanas 20 y 25, en 1990 (semanas 156 a 208) se registró el mayor pico estacional, seguido por el de 1989 (semanas 104 a 156), luego el de 1988 (semanas 52 a 104) y finalmente el de 1987, cabe

destacar que en este año se registraron varios picos estacionales de gran intensidad (Fig. 48).

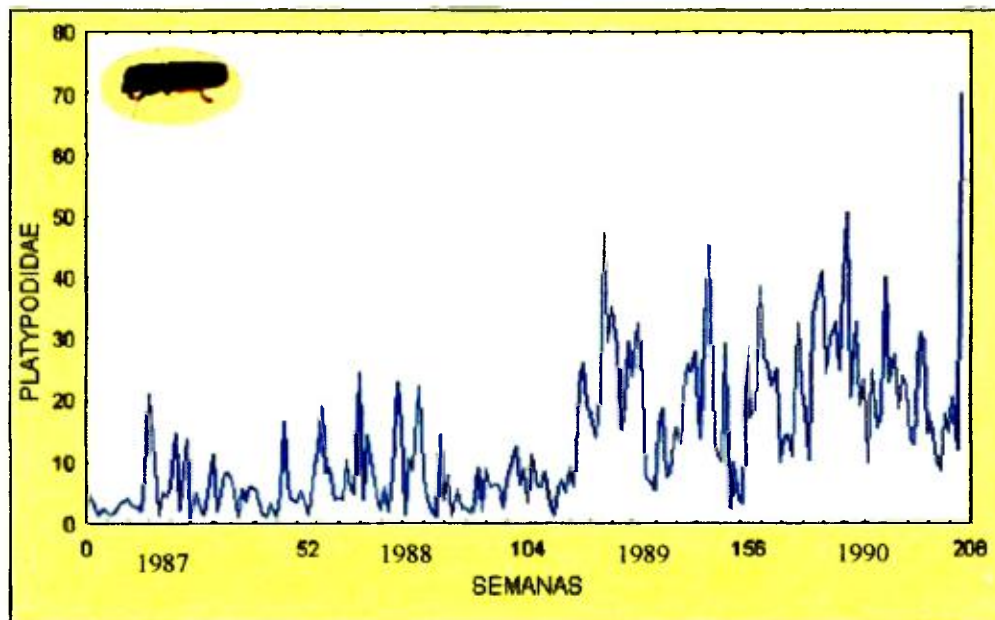


Fig. 46: Fluctuación de la familia Platypodidae.

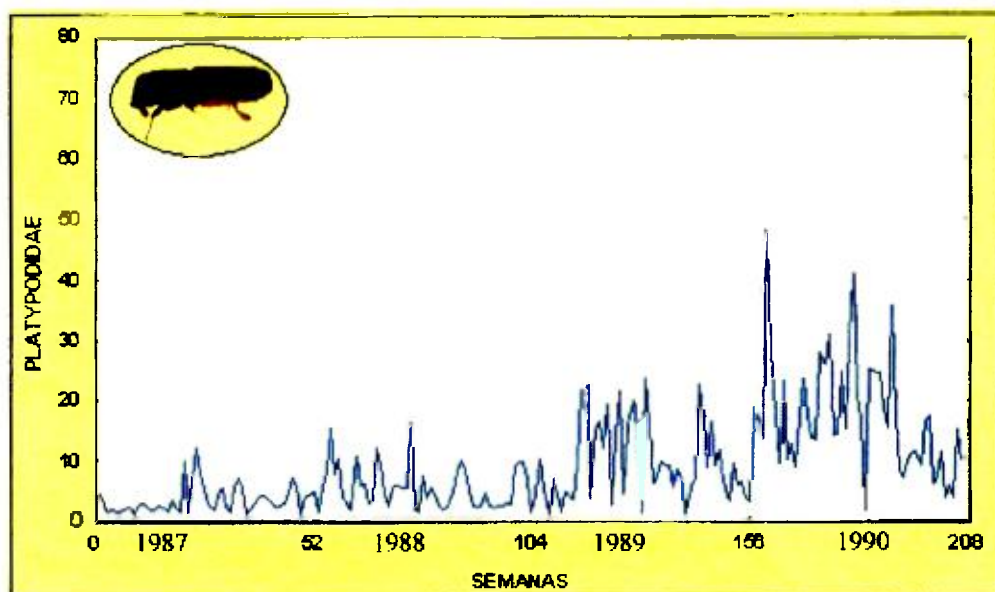


Fig. 47: Fluctuación de la familia Platypodidae en el sotobosque.

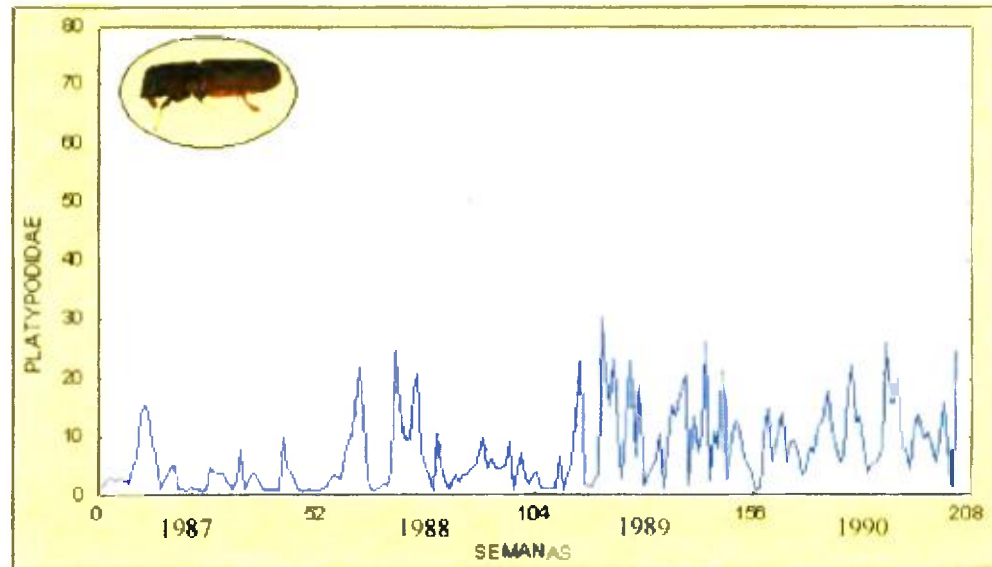


Fig.48: Fluctuación de la familia Platypodidae en el dosel.

La humedad relativa, la diversidad de árboles con flores y la diversidad de frutos, ejercieron una influencia significativa afectaron significativamente la abundancia de la familia Platypodidae (Cuadro 18).

Cuadro 18: La familia Platypodidae vs Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	t	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,049551739	0,477223371	31,7 °C	30,88 °C
Temperatura mínima	0,134812844	0,052203274	24,22 °C	23,48°C
Humedad relativa	0,26824412	8,9511x10⁻⁰⁵	73%	66%
Humedad del suelo	-0,009440615	0,892345431	36,90%	35,55%
Precipitación pluvial	-0,001416048	0,983804476	1230 mm	1010 mm
Velocidad del viento	-0,106571316	0,125498424	8,5 Km. /h	6,4 Km. /h
Presión atmosférica	0,015134827	0,828228141	597,5 hPa	579,17 hPa
Radiación solar	0,013754011	0,843688942	582,4 W/m ²	536,5 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,06544657	0,347626462	111 árboles	98,33 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,17634486	0,01083565	18,2 especies	16,06 especies
Abundancia de frutos	-0,185548	0,00729159	44500 frutos	12875 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,064204373	0,356873189	20,5 especies	7,75 especies

*en negritas resultados significativos

Cuadro 19: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)

Años	Valores de Rayleigh
1987	3,8
1988	4,2
1989	0,002
1990	3,3

*en negritas resultados significativos

4.4.7. Familia Scolytidae.

Se colectaron 7504 insectos de la familia Scolytidae (20% del total), los que tuvieron una media de $39,59 \pm 57,62$ y un coeficiente de variación de 1,46, la cual está formada por insectos que tienen hábitos de descortezadores, algunos incluso se convierten en plagas forestales. Además presentó un comportamiento estacional, los picos estacionales se dieron en la semana 26 (Fig. 49).

En el sotobosque se colectaron 3673 insectos (9,65% del total) de esta familia que con media de $22,55 \pm 33,76$ y un coeficiente de variación de 1,50. El sotobosque presentó un comportamiento estacional en el que los picos estacionales se dan en la semana 25. En el año de 1990 ocurrió el mayor (semanas 156 a la 208) seguidos por 1989 (semanas 104 a 156) y 1988 (semanas 1 a 52) en último lugar se encuentra el de 1987 (semanas 52 a 104); (Fig. 50). La desviación estándar del dosel fue 1,05 veces mayor que la del sotobosque, lo que indicó que los datos provenientes del sotobosque son más homogéneos.

Se capturaron 3831 insectos en el dosel (9,65% del total) con una media de $24,29 \pm 35,45$ y un coeficiente de variación de 1,45. El mayor pico se produjo en 1990 (semanas 156 a 208), seguido por 1988 (semanas 52 a 104), 1987 (semanas 1 a 52) y en último lugar 1989 (semanas 104 a 156); (Fig. 51).

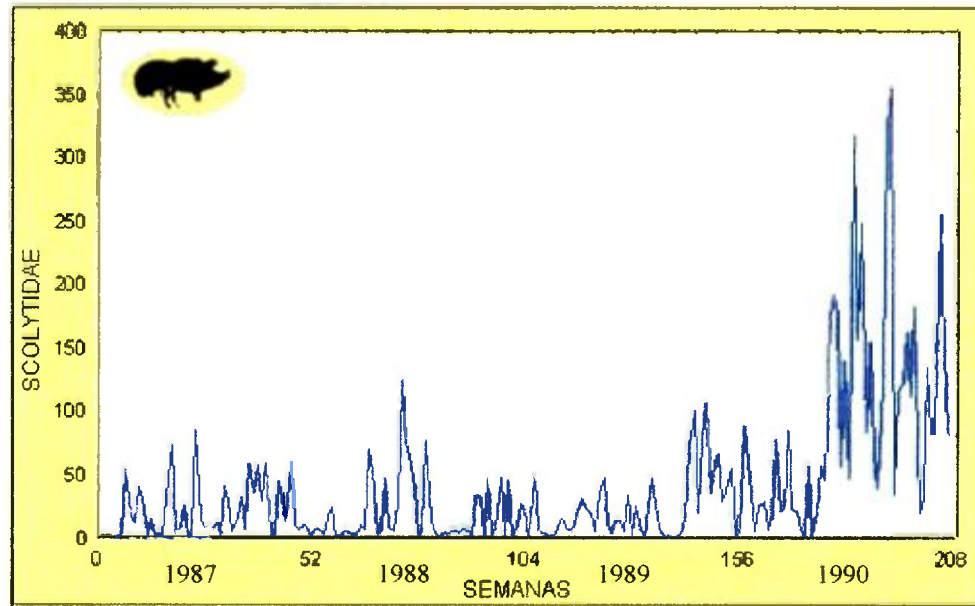


Fig. 49 Fluctuación de la familia Scolytidae.

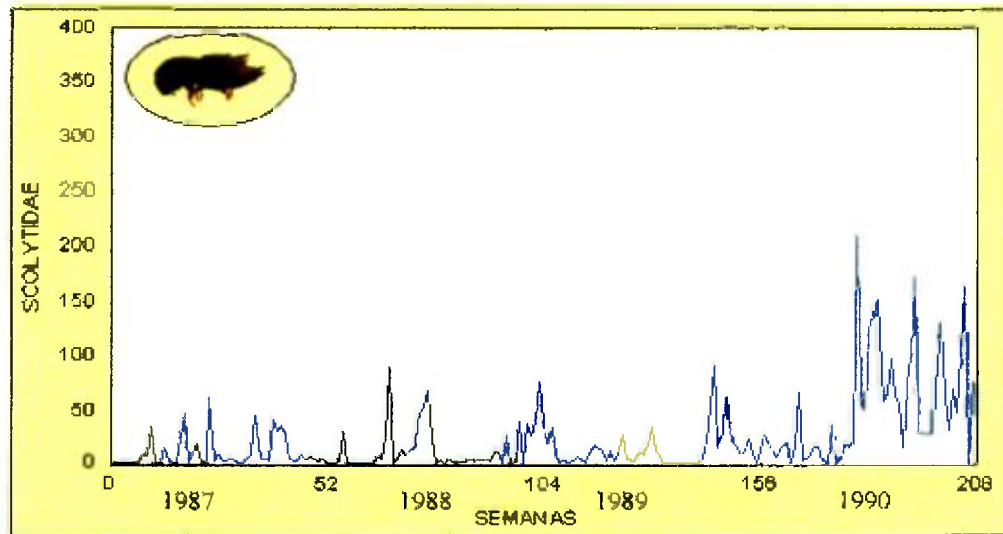


Fig. 50 Fluctuación de la familia Scolytidae en el sotobosque

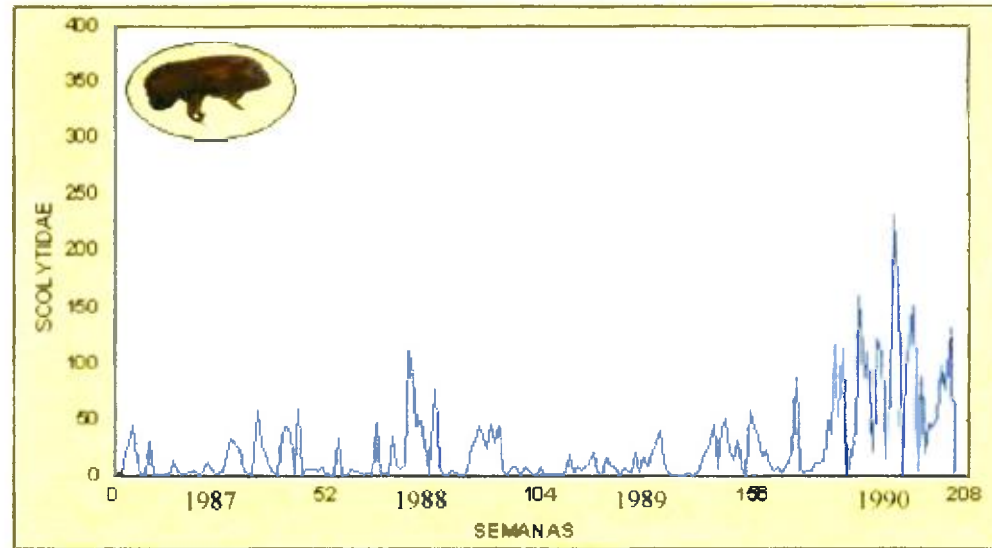


Fig. 51: Fluctuación de la familia Scolytidae en el dosel.

La abundancia de la familia Scolytidae solamente fue afectada significativamente por la temperatura máxima y mínima, la humedad relativa, la humedad del suelo, la precipitación pluvial y la abundancia de árboles con frutos (Cuadro 20).

Cuadro 20: La familia Scolytidae vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	-0,15569918	0,02472281	30,25 °C	28,3°C
Temperatura mínima	0,050020238	0,473063159	24,38°C	24,28 °C
Humedad relativa	0,33019813	1,1115x10⁻⁰⁶	88,50%	76,50%
Humedad del suelo	0,16862316	0,01490322	39,38%	35,25%
Precipitación pluvial	0,20403931	0,0031153	1535,71 mm	790 mm
Velocidad del viento	-0,128493707	0,06436114	10,7 Km. /h	5,45 Km. /h
Presión atmosférica	0,026645805	0,702429282	624,29 hPa	528,1 hPa
Radiación solar	0,052575988	0,450720753	702 W/m ²	360 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	-0,058711074	0,399582345	65 árboles	47,5 árboles
Diversidad de árboles con flores	-0,019148599	0,783680475	18,25 especies	15,75 especies
Abundancia de frutos	0,18003542	0,00926392	19500 frutos	14750 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,00172285	0,980296184	14,38 especies	9 especies

*en negritas resultados significativos

Para comprobar la tendencia en las fluctuaciones de la familia Scolytidae se obtuvo un valor para la prueba de Rayleigh ($Z_R = 560,92$, $p < 0,05$) lo que fue altamente

significativa, mostrando la existencia un comportamiento estacionalidad en esta familia (Fig. 79g, anexo II), y en todos los años excepto 1989 hubo estacionalidad (Cuadro 21).

Cuadro21: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0.05$).

Años	Valores de Rayleigh
1987	3,5
1988	3,4
1989	2,2
1990	3,9

*en negritas resultados significativos

4.5. Fluctuaciones Estacionales por Grupos Ecológicos.

Los grupos ecológicos (alimenticios) reflejan la estructura de la comunidad. Es importante conocer los porcentajes de consumidores y depredadores para estimar la estructura de la comunidad de igual manera que con las familias se sigue el orden que aparece en Arnett (2002).

4.5.1. Los Barrenadores de Frutos y Semillas.

Los 6459 insectos de este grupo ecológico que fueron capturados (14,34 % del total), con una media de $31,28 \pm 32,47$ y un coeficiente de variación de 1,04. Este grupo está formado por escarabajos cuyos inmaduros poseen piezas bucales fuertes y afiladas que le sirven para abrirse paso a través del tejido que forma la semilla. Este grupo presentan cuatro picos estacionales bastante marcados siendo el mayor el de 1987 (semanas 1 a 52), en segundo lugar se encuentra el de 1990 (semanas 156 a 208), seguido por el de 1988 (semanas 52 a 104) y por último 1989 (semanas 104 a 156); (Fig. 52).

En el sotobosque se encontraron 2490 insectos (6.54% del total) con una media de $12,60 \pm 14,36$ y un coeficiente de variación de 1,14. Los picos se dan entre las semanas 20 y 25, siendo el mayor 1987 (semanas 1 a 52), seguido por 1990 (semanas 156 a 208),

1988 (semanas 52 a 104) y 1989 (semanas 104 a 156) tuvo la menor intensidad (Fig 53). La desviación estándar del dosel fue 1,55 veces más alto que la del sotobosque, lo que indicó que los datos provenientes del sotobosque tenían menos homogeneidad.

Los 3968 insectos que se colectaron (10,42% del total) en el dosel, con una media de $20,60 \pm 22,30$ y un coeficiente de variación de 1,08. Los picos estacionales fueron mayores en este estrato que en el sotobosque. El mayor de estos se registró en el año 1987 (semanas 1 a 52) seguido en intensidad por 1990 (semanas 156 a 208), 1989 (semanas 104 a 156) y 1988 (semanas 52 a 104) con la menor intensidad (Fig 54)

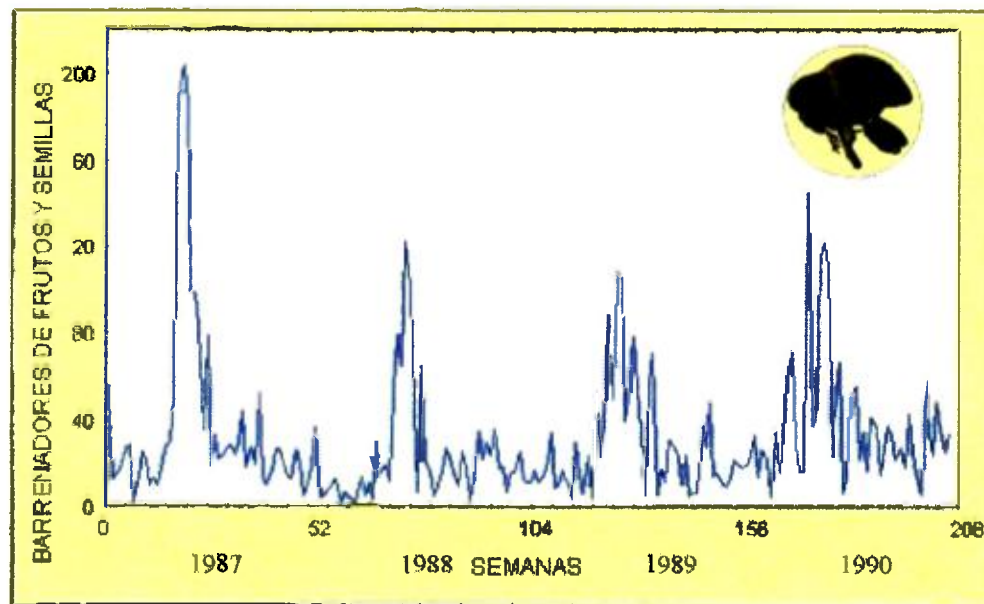


Fig. 52: Fluctuación del grupo de los barrenadores de frutos y semillas.

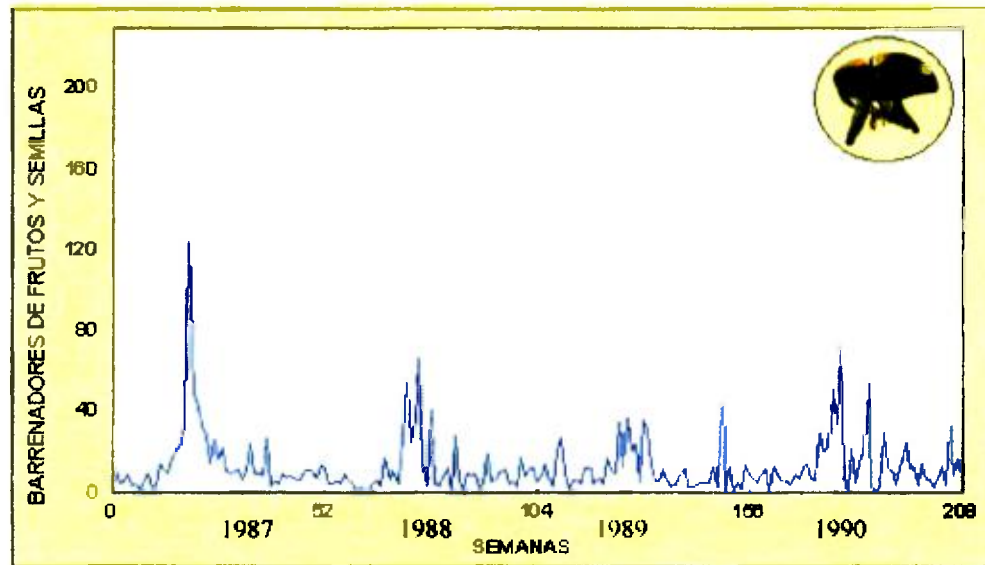


Fig 53: Fluctuación del grupo de los barrenadores de frutos y semillas en el sotobosque.

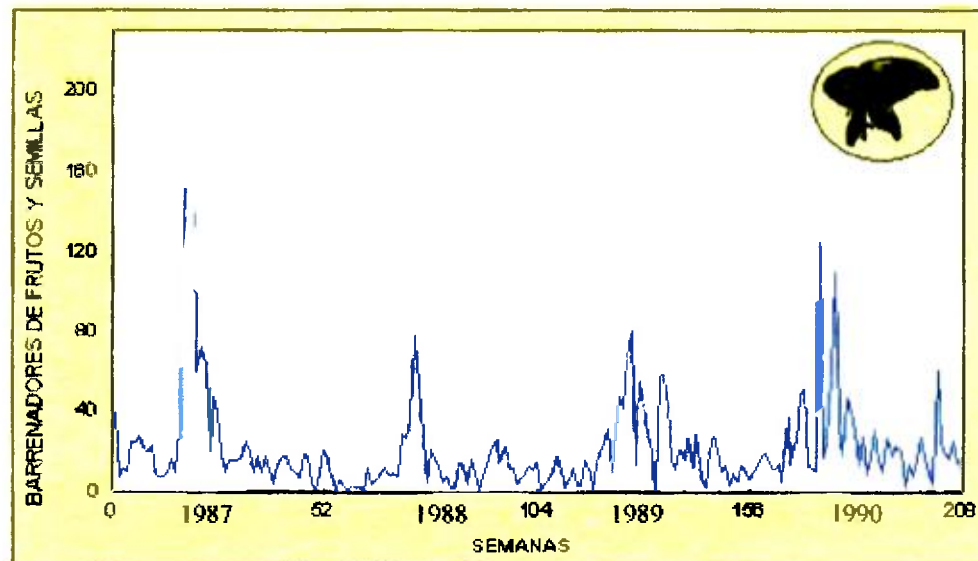


Fig 54. Fluctuación del grupo de los barrenadores de frutos y semillas en el dosel.

Los factores que ejercieron una influencia significativamente sobre la abundancia de este grupo ecológico fueron la temperatura mínima, en la abundancia y la diversidad de árboles así, como en la abundancia y la diversidad de árboles con frutos (Cuadro 22).

Cuadro 22: Los barrenadores de frutos y semillas vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,085665842	0,218581818	31,28 °C	23,32°C
Temperatura mínima	0,23266331	0,00072006	24,69°C	23,32°C
Humedad relativa	0,125910681	0,069957573	82,75%	76,12%
Humedad del suelo	-0,020131526	0,772871748	37,62%	35,12%
Precipitación pluvial	0,094811162	0,173129613	1875 mm	1225 mm
Velocidad del viento	-0,06028579	0,387037969	11 Km. /h	6 Km. /h
Presión atmosférica	0,021458299	0,758351382	520 hPa	462,5 hPa
Radiación solar	-0,009425194	0,892520224	493,5 W/m ²	386 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,1751625	0,01138672	145 árboles	125 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,19136606	0,00562415	33 especies	25,75 especies
Abundancia de frutos	0,17553883	0,0112087	18000 frutos	5000 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,35698469	1,2038x10⁻⁰⁷	20,5 especies	15 especies

*en negritas resultados significativos

Los barrenadores de frutos y semillas fueron significativamente estacionales todos los años ($Z_R = 37,71$; $p < 0,05$); (Cuadro 23).

Cuadro 23: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$).

Años	Valores de Rayleigh
1987	40895,1
1988	40888
1989	2544847414
1990	367816,34

*en negritas resultados significativos

4.5.2. Los Barrenadores de Tallos Leñosos y Descortezadores.

Los 13322 insectos de este grupo (34,99 % del total) tenían una media de $65,09 \pm 65,60$ y un coeficiente de variación de 1,01. Los integrantes de este grupo horadan la corteza construyendo galerías. En algunos casos lo hacen con el fin de construir sus madrigueras y en otros para alimentarse de la madera. El pico estacional más alto fue el de 1987 (semanas 1 a 52) seguido por los de 1987 y 1988 (semanas 52 a 104), siendo el de menor intensidad el de 1989 (semanas 104 a 156); (Fig. 55).

Los 6178 insectos (16,23% del total) de este grupo ecológico que se colectaron en el sotobosque tenían una media de $30,22 \pm 35,92$ y un coeficiente de variación de 1,19. Se pudo apreciar el grupo ecológico que en el sotobosque presentó un comportamiento estacional (Fig 56), cuyos picos estacionales se dieron entre las semanas 25 y 35. El mayor pico estacional de este estrato se produjo en el año 1990 (semanas 156 a 208). La desviación estándar del dosel fue 1,08 veces mayor que la del sotobosque, lo que indicó que los datos provenientes del sotobosque estaban menos dispersos de la media que los del dosel.

En el dosel se colectaron 7160 insectos (18,81% del total) de este grupo ecológico que tuvieron una media de $35,08 \pm 38,70$ y un coeficiente de variación de 1,10. Este estrato presentó un comportamiento estacional, los picos estacionales se dan entre las semanas 20 y 25. Sin embargo, no fueron fáciles de apreciar en los años 1989 (semanas 104 a 156) porque había otros picos estacionales que no seguían un comportamiento estacional y que poseían tanta o más intensidad que los picos estacionales y en 1990 (semanas 156 a 208) ocurrió un aumento significativo en este estrato, mientras que el segundo pico estacional se registró en 1988 (semanas 52 a 104). También puede observarse la aparición de esa marcada depresión en la figura que se registró cerca de la semana 30 de 1989 (semanas 104 a 156), (Fig 57).

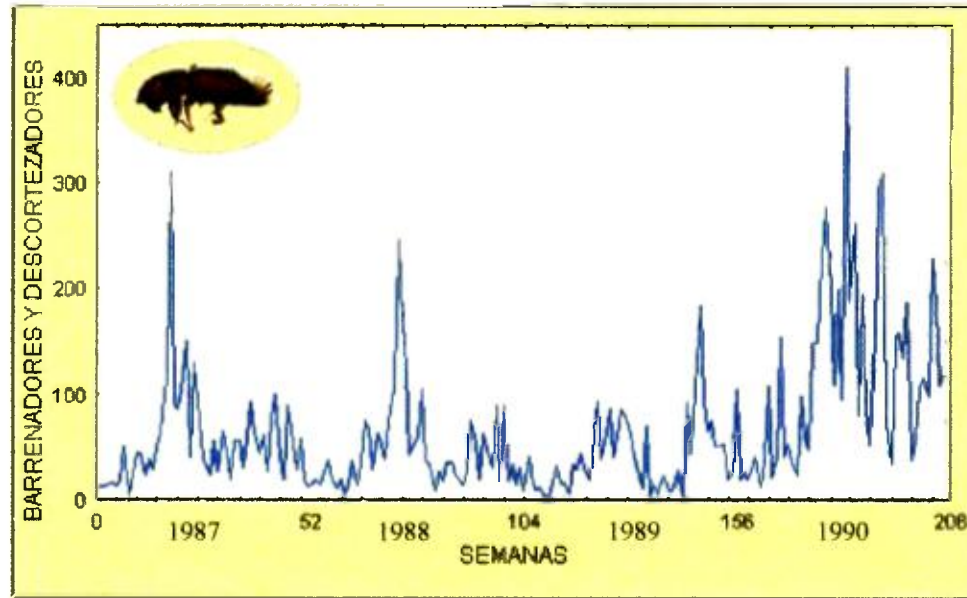


Fig. 55 Fluctuación del grupo de los barrenadores de tallos y descortezadores

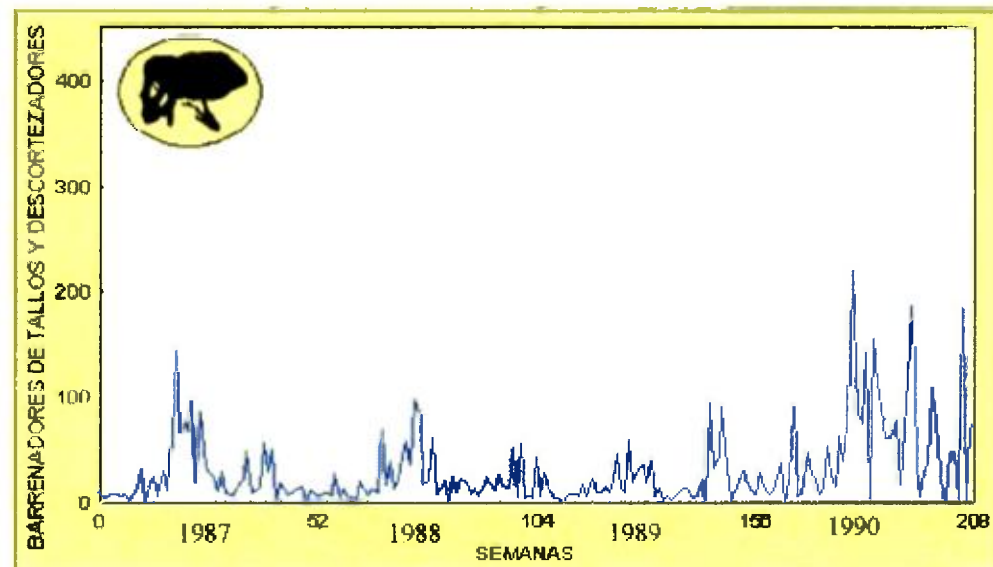


Fig. 56 Fluctuación del grupo de los barrenadores de tallos y descortezadores en el sotobosque.

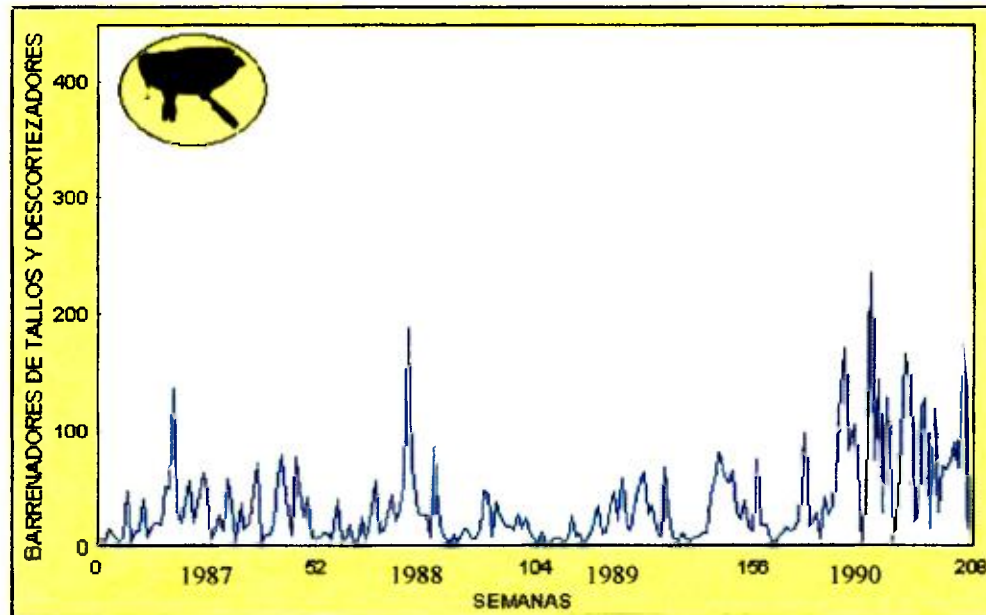


Fig. 57: Fluctuación del grupo de los barrenadores de tallos y descortezadores en el dosel.

La temperatura mínima, la humedad relativa, la humedad del suelo, la precipitación pluvial, la velocidad del viento y la diversidad de árboles con frutos ejercieron una influencia significativa sobre la abundancia de este grupo ecológico (Cuadro 24).

Cuadro 24: Los barrenadores de tallos y descortezadores vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	-0,102989498	0,138786872	30,48°C	24,22°C
Temperatura mínima	0,15607416	0,024374	24,75°C	24,5°C
Humedad relativa	0,32187122	2,1278x10⁻⁰⁶	88,75%	80%
Humedad del suelo	0,14106281	0,04211819	34,88%	30,46%
Precipitación pluvial	0,20972486	0,00236302	1250 mm	375 mm
Velocidad del viento	-0,15369358	0,0266622	9,88 Km. /h	5,32 Km. /h
Presión atmosférica	0,012988481	0,852286732	520 hPa	450 hPa
Radiación solar	0,010542625	0,879868591	471,25 W/m ²	408,75 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,05537987	0,426906387	138,75 árboles	98,75 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,085141239	0,22142564	22,62 especies	14,25 especies
Abundancia de frutos	0,123241161	0,076151685	15750 frutos	6500 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,16831994	0,01508714	17,5 especies	16,75 especies

*en negritas resultados significativos

Hubo estacionalidad en este grupo ($Z_R = 714,09$, $p < 0,05$) la cual se reflejo en cada año estudiado (Cuadro 25).

Cuadro 25: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$)

Años	Valores de Rayleigh
1987	4,54
1988	7,27
1989	7,78
1990	100,45

*en negritas resultados significativos

4.5.3. Los Barrenadores de Tallos y Raíces Herbáceas.

De este grupo ecológico se capturaron 10481 insectos (27,53% del total) que tuvieron una media de $50,68 \pm 50,41$ y un coeficiente de variación de 0,99. Los picos estacionales ocurren entre las semanas 35, 45 y 50 de los años 1987 (semanas 1 a 52) 1988 (semanas 52 a 104) y 1990 (semanas 156 a 208) (Fig. 58). Hubo estacionalidad en este grupo ecológico ($Z_R = 212,52$, $p < 0,05$) observándose en todos los años (Cuadro 27).

En el sotobosque se colectaron 6362 insectos (17,59% del total) con una media de $30,87 \pm 30,42$ y coeficiente de variación de 0,99. Se pudo apreciar en la figura de este grupo ecológico que el sotobosque presentó un comportamiento estacional, cuyos picos estacionales se dan entre las semanas 35 y la 40. Sin embargo, no fueron fáciles de apreciar debido a la baja cantidad de captura, por lo que hubo que medir las figuras para obtener estas observaciones. El mayor pico estacional de este estrato se produjo en el año 1990 (semanas 156 a 208); (Fig. 59). La desviación estándar del sotobosque fue 1,09 veces mayor que la del dosel, lo que indicó que los datos de este estrato son más homogéneos.

En la trampa del dosel se capturaron 4175 insectos (11,54% del total) con una media de $21,26 \pm 27,95$ que representó el 10,97% con un coeficiente de variación de 1,31. Este estrato también presentó un comportamiento estacional que era un poco más fácil de observar el sotobosque. Sus picos coincidieron en las fechas con los del sotobosque. Aunque tenían mayor intensidad que los del sotobosque y se podían observar muchos picos que no tenían un comportamiento estacional. El pico estacional con mayor intensidad se produjo en el año 1990 (semanas 156 a 208) al igual que el del sotobosque, seguido de otro que se registró en 1988 (semanas 52 a 104); (Fig. 60).

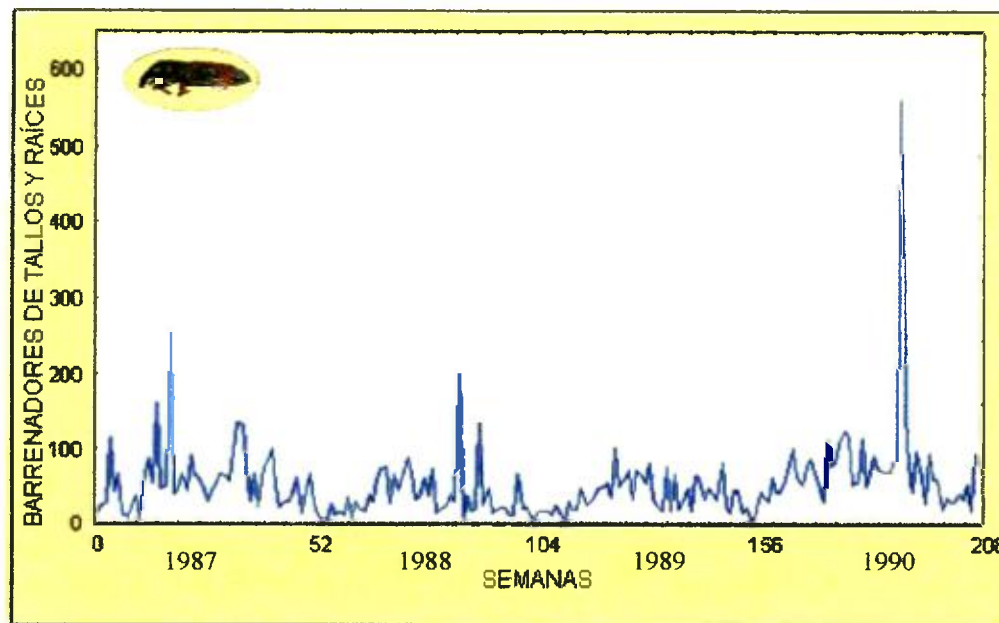


Fig. 58: Fluctuación del grupo de los barrenadores de tallos y raíces.

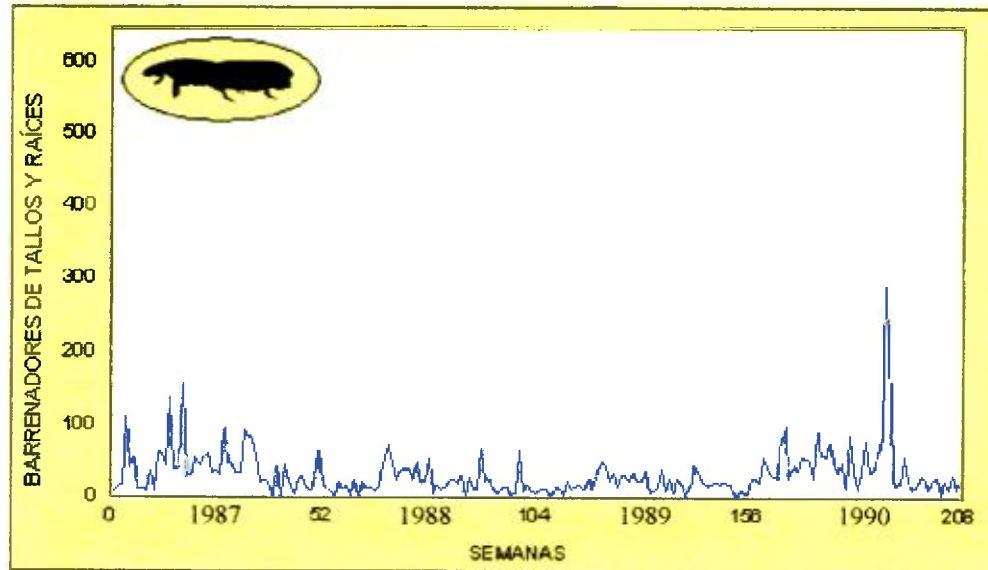


Fig. 59: Fluctuación del grupo de los barrenadores de tallos y raíces en el sotobosque.

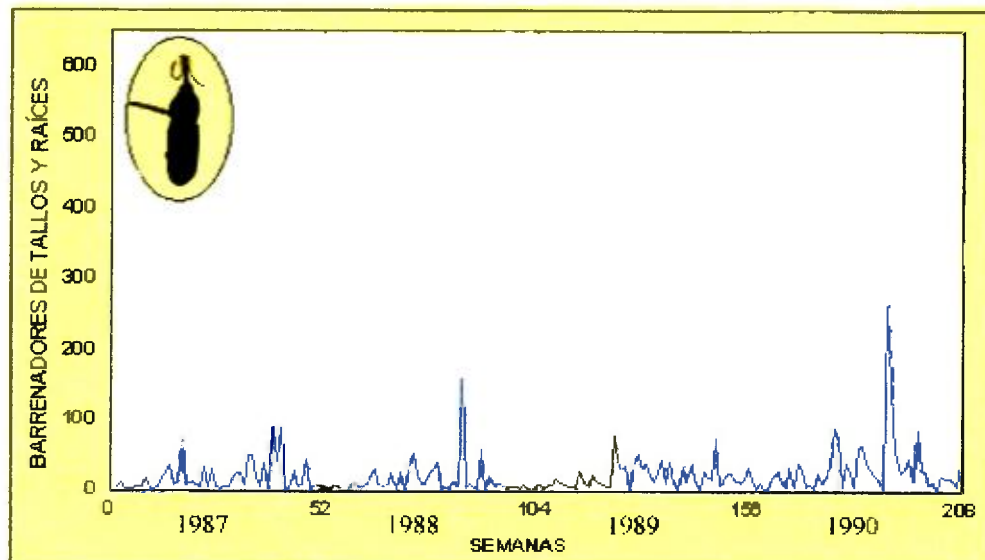


Fig. 60 Fluctuación del grupo de los barrenadores de tallos y raíces en el dosel

Para este grupo ecológico solamente la temperatura mínima, la humedad relativa, la radiación solar y la diversidad de árboles con frutos, ejercieron una influencia significativa en su abundancia (Cuadro 26).

Cuadro 26: Los barrenadores de tallos y raíces vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,022966577	0,741947053	31,35°C	31,08°C
Temperatura mínima	0,35504148	1,4245x10⁻⁰⁷	24,62°C	22,95°C
Humedad relativa	0,16376172	0,01810074	86,5%	76%
Humedad del suelo	0,030592106	0,660915532	36%	31,50%
Precipitación pluvial	0,052823465	0,448589244	1075 mm	300 mm
Velocidad del viento	-0,076357099	0,272990162	10,45 Km. /h	4,88 Km. /h
Presión atmosférica	0,052651365	0,450070929	621,5 hPa	500 hPa
Radiación solar	0,1694199	0,01442928	610 W/m ²	478,75 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,031702007	0,649417309	68,75 árboles	61,25 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,091018567	0,19104518	16,88 especies	15,5 especies
Abundancia de frutos	0,024982094	0,720207442	13000 frutos	4250 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,15180133	0,02861015	13,75 especies	8,5 especies

*en negritas resultados significativos

Cuadro 27: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$).

Años	Valores de Rayleigh
1987	212,52
1988	58,4
1989	0,17
1990	8272,69

*en negritas resultados significativos

4.5.4. Los Comedores de Flores y Brotes Florales.

Se capturaron de este grupo 2569 insectos (6,74 % del total) con una media de $12,76 \pm 14,78$ y un coeficiente de variación de 1,16. Hubo estacionalidad dentro de este grupo ($Z_R = 8,47, p < 0,05$) la cual sólo se observó en 1988 (Cuadro 29).

Estos picos estacionales ocurrieron entre las semanas 20 y 25. El de mayor intensidad fue el de 1988, seguido por 1989, 1990 y el de menor intensidad ocurrió en 1987 (Fig. 61).

En el sotobosque se capturaron 927 insectos (2,56% del total), con una media de $1,68 \pm 6,12$ y un coeficiente de variación de 3,64. Los picos estacionales ocurrieron entre las semanas 20 y 25, el de mayor intensidad ocurrió en 1988 (semanas 52 a 104), seguido

por 1990 (semanas 156 a 208) mientras que el de 1987 (semanas 1 a 52) tuvo la menor intensidad (Fig. 62).

Se colectaron 1629 insectos en el dosel (4,28% del total) con una media de $8,71 \pm 10,18$ y un coeficiente de variación de 1,17. Los picos estacionales se dieron entre las semanas 20 y 25, el mayor de estos ocurrió en 1988 (semanas 52 a 104) y seguido por 1989 (semanas 104 a 156), 1990 (semanas 156 a 208) y en último lugar 1987 (semanas 1 a 52); (Fig. 63). La desviación estándar del dosel fue 1,66 veces mayor que la del sotobosque, lo que indicaba que los datos provenientes de este estrato eran más homogéneos.

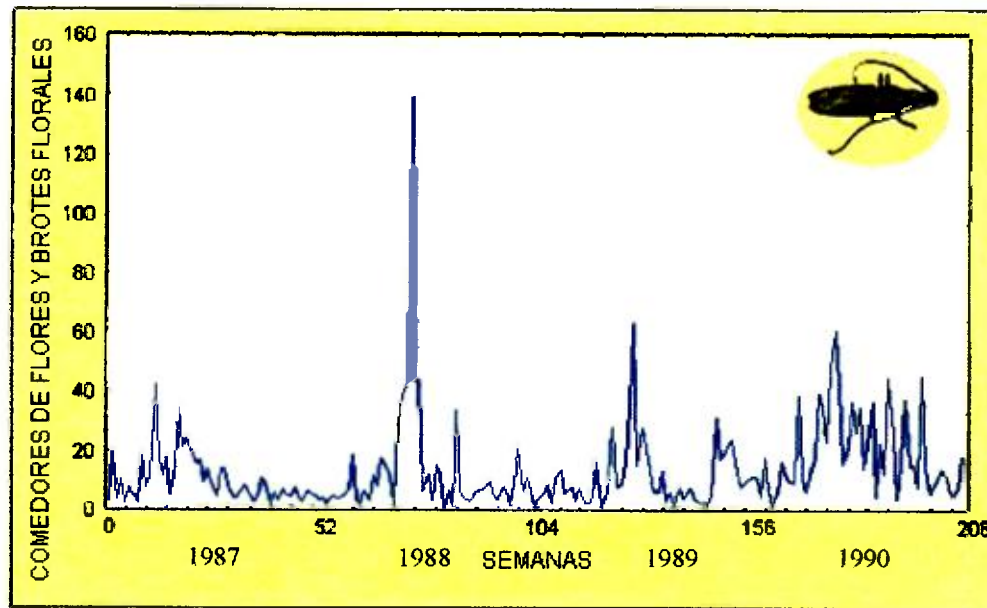


Fig. 61: Fluctuación del grupo de los comedores de flores y brotes florales.

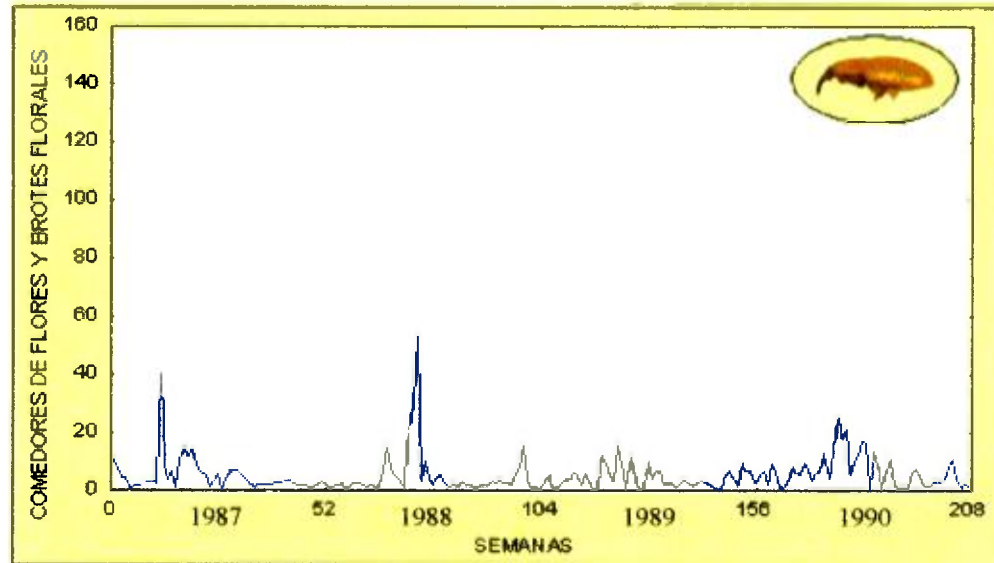


Fig. 62 Fluctuación del grupo de los comedores de flores y brotes florales en el sotobosque

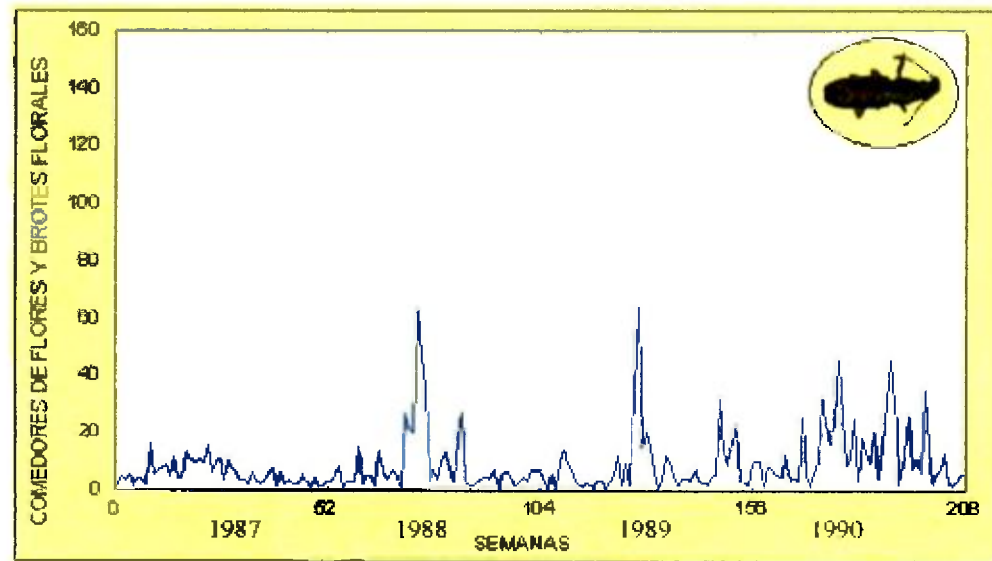


Fig. 63 Fluctuación del grupo de los comedores de flores y brotes florales en el dosel.

Sólo la temperatura mínima, la abundancia y diversidad de árboles con flores así como la abundancia y la diversidad de árboles con frutos, ejercieron una influencia significativa sobre la abundancia de este grupo ecológico (Cuadro 28)

Cuadro 28: Los comedores de flores y brotes florales vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,102279775	0,141543203	32° C	30° C
Temperatura mínima	0,23429344	0,00065874	24,52°C	23,3°C
Humedad relativa	0,113946962	0,101253871	79,75%	69,50%
Humedad del suelo	-0,040673508	0,559685924	36,75%	33%
Precipitación pluvial	0,076913353	0,26950119	2000 mm	1000 mm
Velocidad del viento	-0,101757343	0,143598655	11,25 Km./h	5,5 Km./h
Presión atmosférica	0,096260472	0,166623145	622,5 hPa	492,5 hPa
Radiación solar	0,041568295	0,551074092	550 W/m ²	425 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,21534747	0,0017853	128,75 árboles	88,75 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,23561375	0,00061265	26,25 especies	16,12 especies
Abundancia de frutos	-0,14614545	0,03517306	33750 frutos	7250 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,28863015	2,3585x10⁻⁰⁵	26,62 especies	18,12 especies

*en negritas resultados significativos

Cuadro 29: La prueba de Rayleigh por años (p < 0,05).

Años	Valores de Rayleigh
1987	1,38
1988	7,72
1989	1,55
1990	2,01

*en negritas resultados significativos

4.5.5. Los Comedores de Hojas.

De este grupo ecológico se colectaron 3266 insectos (8,58 % del total) con una media de $23,25 \pm 55,45$ con un coeficiente de variación de 2,38. Se pudo observar que el mayor pico estacional se registró en 1988 (semanas 52 a 104); (Fig. 64).

En el sotobosque se capturaron 1035 insectos (2,72% del total) con una media de $14,69 \pm 46,00$ y un coeficiente de variación de 3,13. Se pudo apreciar en la figura 64 que presentó un comportamiento estacional poco apreciable, los picos son difíciles de

distinguir, se encontró que los picos estacionales se registraron cerca de la semana 35, el mayor se registró en el año 1988 (semanas 52 a 104) con 300 (Fig. 65).

Los 2231 insectos (5,86% del total) que se colectaron en el dosel con una media de $20,32 \pm 42,93$ y un coeficiente de variación de 2,11. En 1988 (semanas 52 a 104) se registro el mayor pico estacional, en segundo lugar se encuentra 1990 (semanas 156 a 208), luego 1987 (semanas 1 a 52) y finalmente 1989 (semanas 104 a 156); (Fig. 66). La desviación estándar del sotobosque fue 1,07 veces mayor que la del dosel, lo cual significó que los datos eran más homogéneos en este estrato.

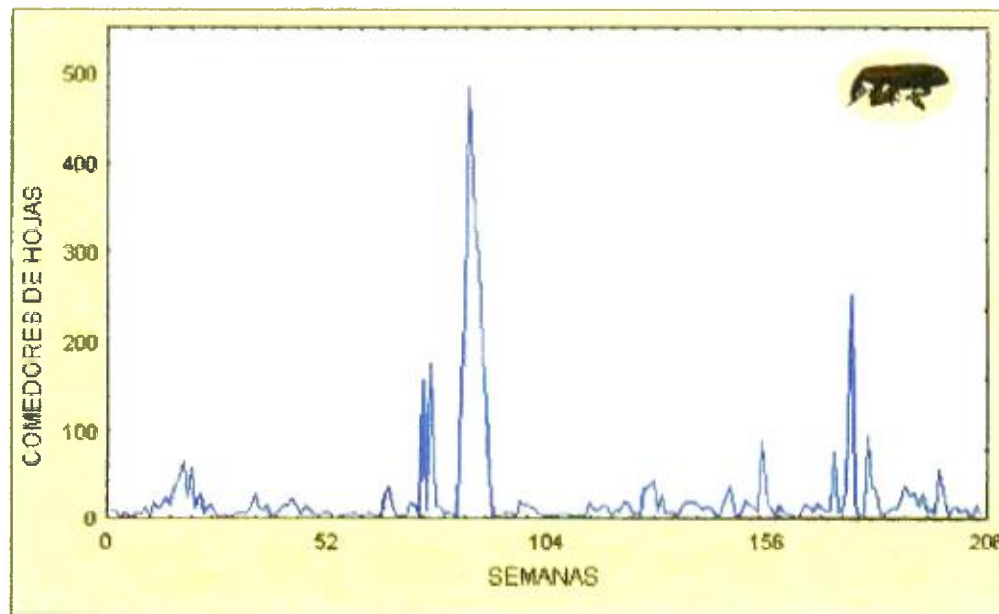


Fig 64: Fluctuación del grupo de los comedores de hojas.

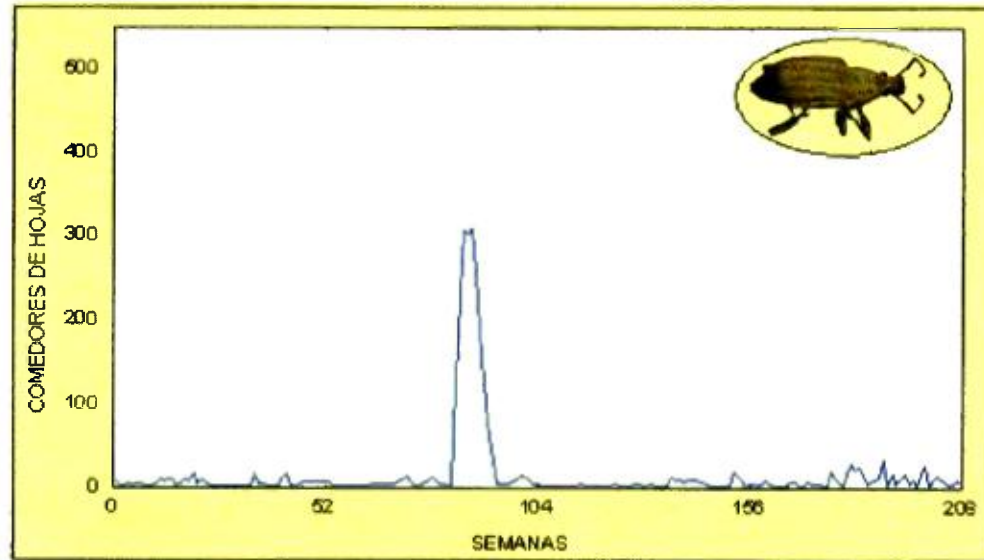


Fig. 65 Fluctuación del grupo de los comedores de hojas en el sotobosque.

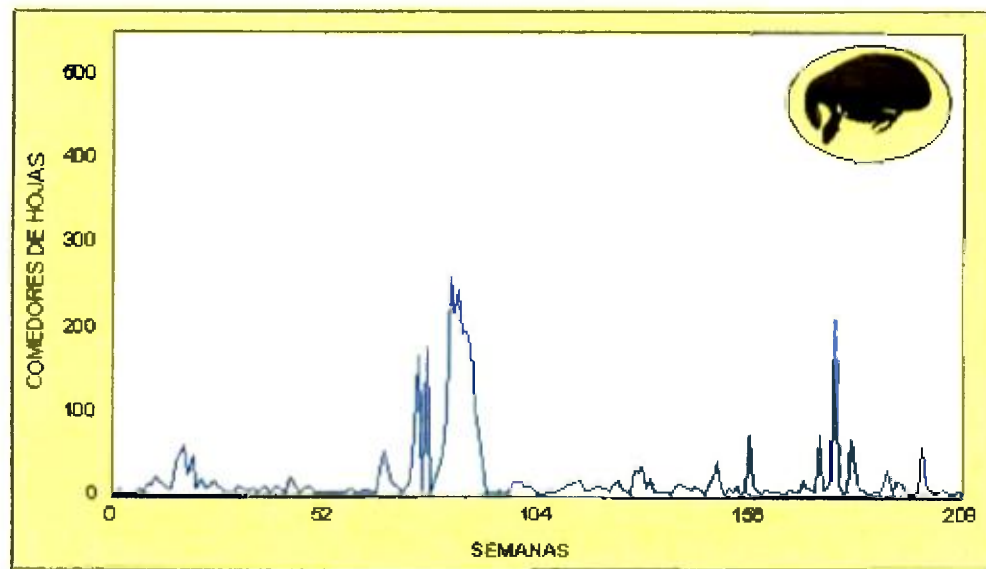


Fig. 66: Fluctuación del grupo de los comedores de hojas en el dosel

La humedad relativa afectó significativamente la abundancia de este grupo ecológico (Cuadro 30)

Cuadro 30: Los comedores de hojas vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,032932289	0,636768248	30,32°C	29,25°C
Temperatura mínima	0,026097172	0,708274615	24,38°C	24,15°C
Humedad relativa	0,15742667	0,02315083	87%	64,75%
Humedad del suelo	0,133707578	0,054180398	36%	29,38%
Precipitación pluvial	0,063951456	0,358774586	900 mm	350 mm
Velocidad del viento	-0,090476343	0,193713389	11,05 Km. /h	5,18 Km. /h
Presión atmosférica	0,036827524	0,597421237	681,25 hPa	452,5 hPa
Radiación solar	0,072354545	0,298997534	600 W/m ²	502,5 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	-0,067362258	0,333665867	88,75 árboles	46,25 árboles
Diversidad de árboles con flores	-0,030042287	0,666641271	14,75 especies	8 especies
Abundancia de frutos	0,039680387	0,569319381	38500 frutos	11000 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,05033971	0,470237613	15 especies	6,25 especies

*en negritas resultados significativos

Este grupo presentó un comportamiento estacional ($Z_R = 4,65$, $p < 0,05$) sólo 1988 y 1990 (Cuadro 31).

Cuadro 31: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$).

Años	Valores de Rayleigh
1987	0,66
1988	120,77
1989	0,27
1990	19,04

*en negritas resultados significativos

4.5.6. Los Comedores de Frutos.

Los 297 insectos que fueron colectados (0,78 % del total) de este grupo ecológico tenían una media de $2,342 \pm 1,70$ y un coeficiente de variación de 0,73. Este grupo se caracteriza por su hábito de alimentarse del metacarpo o pulpa de los frutos, cuando estos han madurado o están por madurar. Se destacó el pico mayor en 1988 (semanas 52 a 104); (Fig. 67).

La trampa del sotobosque capturó 73 insectos (0,19% del total) con una media de $1,61 \pm 0,94$ y un coeficiente de variación de 0,58. Los picos estacionales ocurrieron entre

las semanas 20 y 30. El que tuvo mayor intensidad fue el de 1989 es muy pequeño en este estrato, mientras que el mayor se registró en el año 1988 (semanas 52 a 104) seguido por 1987(semanas 1 a 52) 1989 (semanas 104 a 156) y por último 1990 (semanas 156 a 208); (Fig. 68). La desviación estándar del dosel fue 1,89 veces mayor que la del sotobosque, lo que indicó que los datos provenientes del sotobosque eran más homogéneos.

Los 223 insectos (0,59% del total) que fueron colectados en el dosel tuvieron una media de $2,41 \pm 1,78$ y con un coeficiente de variación de 0,74. Se observa que los picos estacionales de este grupos ecológico en el dosel, se produjeron desde la semana uno a la 12, mientras que el otro que fue más pequeño en intensidad se produce entre las semanas 20 y 25, cabe destacar que en el año 1990 (semanas 156 a 208) se produjo un aumento de los que pertenecen a este grupo, registrándose en este período por consiguiente el pico con mayor intensidad con diez insectos, un poco superior al que se registró en 1987 (semanas 1 a 52) que tuvo una intensidad de nueve (Fig. 69).

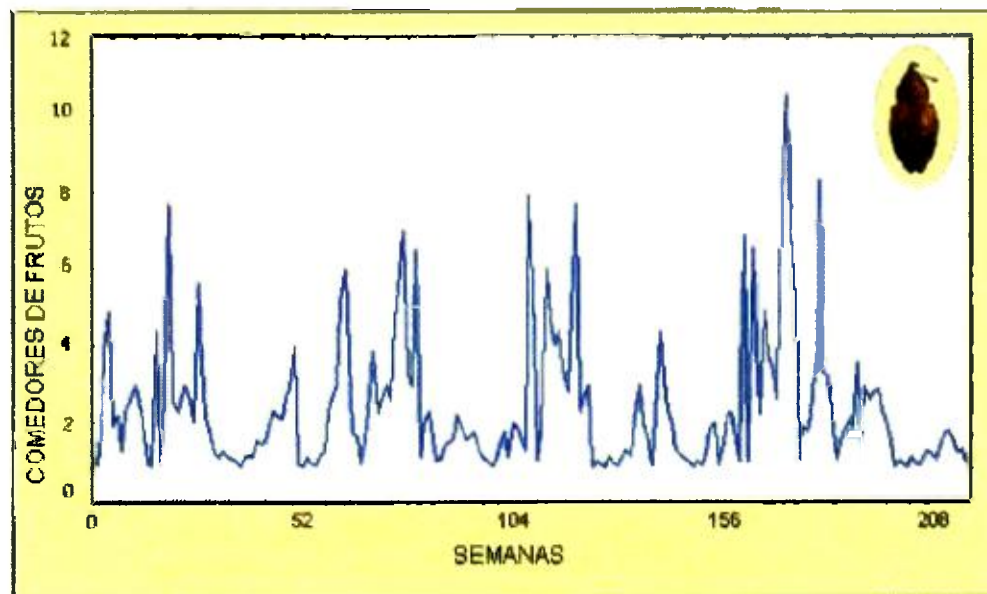


Fig. 67: Fluctuación del grupo de los comedores de frutos.

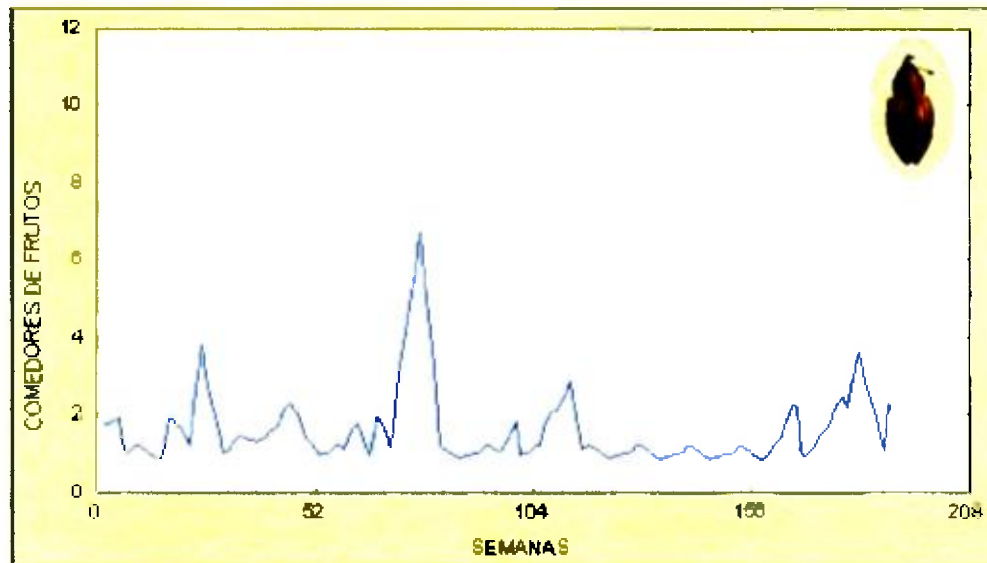


Fig. 68: Fluctuación del grupo de los comedores de frutos en el sotobosque

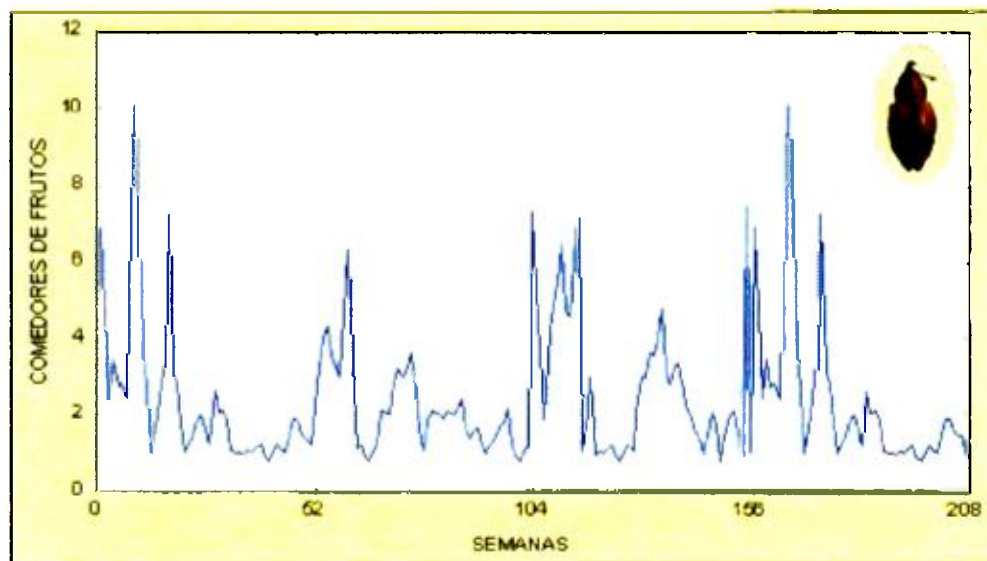


Fig. 69: Fluctuación del grupo de los comedores de frutos en el dosel

La temperatura mínima, la precipitación pluvial, la abundancia y diversidad de árboles con flores así como la diversidad de árboles con frutos ejercieron una influencia significativa sobre la abundancia de este grupo ecológico (Cuadro 32).

Cuadro 32: Los comedores de frutos vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,088634679	0,2029786	30,78°C	32°C
Temperatura mínima	0,036706586	0,598626217	24,7°C	24,5°C
Humedad relativa	-0,26396503	0,00011688	95,62%	79,12%
Humedad del suelo	-0,130467931	0,060335698	37%	33,50%
Precipitación pluvial	-0,27770433	4,8833x10⁻⁰⁵	3400 mm	1150 mm
Velocidad del viento	0,087302307	0,209878488	37,5 Km. /h	5,88 Km. /h
Presión atmosférica	-0,063683791	0,360793662	635 hPa	375 hPa
Radiación solar	-0,082014814	0,238919642	615 W/m ²	527,5 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,26287729	0,000125	142,5 árboles	31,25 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,20681586	0,00272438	29,5 especies	21,5 especies
Abundancia de frutos	-0,135795969	0,050495336	27000 frutos	3500 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,14316348	0,03911939	19,75 especies	14,5 especies

*en negritas resultados significativos

Este grupo ecológico no presentó estacionalidad ($Z_R = 0,03$, $p < 0,05$) (Cuadro 33).

Cuadro 33: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$).

Años	Valores de Rayleigh
1987	0,01
1988	0,02
1989	0,07
1990	0,06

*en negritas resultados significativos

4.5.7. Los Formadores de Agallas.

Se capturaron 287 insectos (0,75 % del total) con una media de $2,78 \pm 2,79$ y un coeficiente de variación de 1,00. Arnett (2002) indicó que este grupo ecológico, se ha especializado en inyectar sustancias químicas o virus en las hojas alterando sus funciones de manera que se produzcan estructuras globulares o alargadas conocidas con el nombre de agallas en las cuales pueden depositar sus huevos y que se desarrollen sus inmaduros, ofreciéndoles seguridad y una fuente de alimento mientras dura su desarrollo (Fig. 70).

En el sotobosque se capturaron 67 insectos (0,18% del total) con una media de $2,97 \pm 2,64$ y un coeficiente de variación de 0,89. Mientras que la desviación estándar del

sotobosque fue 1,01 veces mayor que la del dosel, lo que indicó que los datos provenientes del dosel estaban menos dispersos de la media que los del sotobosque. Se destacó los dos grandes picos estacionales que se registraron en 1989 (semanas 104 a 156) y la interrupción de las capturas de pertenecientes a este grupo ecológico a mediados de 1990 (semanas 156 a 208); (Fig. 71).

Los 220 insectos que correspondían al dosel (76,66% del total) tuvieron una media de $3,8 \pm 4,07$ y un coeficiente de variación 1,07. También presentó un comportamiento estacional poco apreciable en el que los picos estacionales que tienen un comportamiento estacional que se registró durante la semana 35. La menor intensidad de estos picos estacionales se registró en el año 1989 (semanas 104 a 156). En 1987 (semanas 1 a 52) y en 1989 (semanas 104 a 156) y 1990 (semanas 156 a 208) con cuatro veces más intensidad que en 1987 (semanas 1 a 52); (Fig. 72).

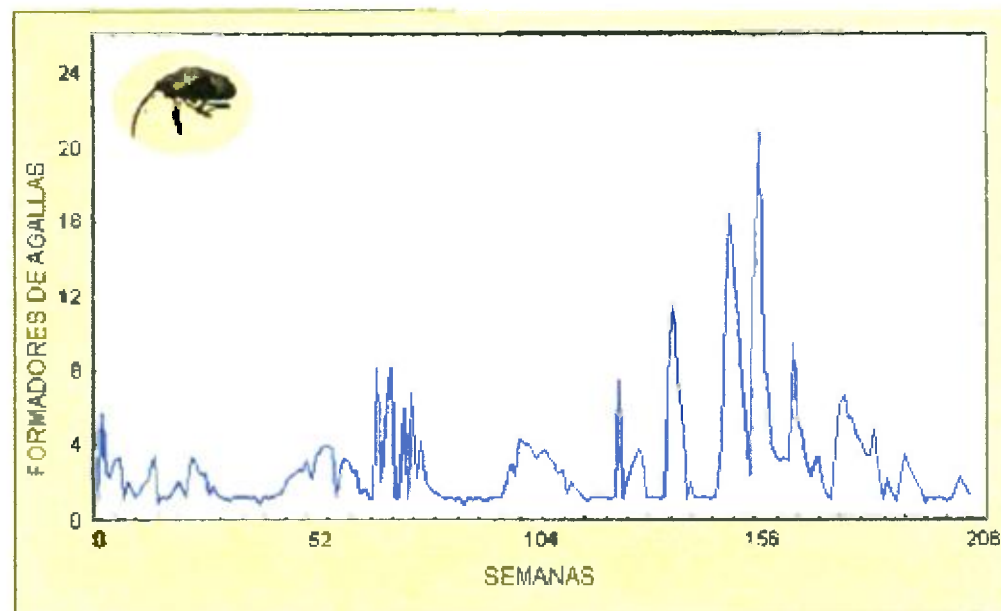


Fig. 70: Fluctuación del grupo de los formadores de agallas.

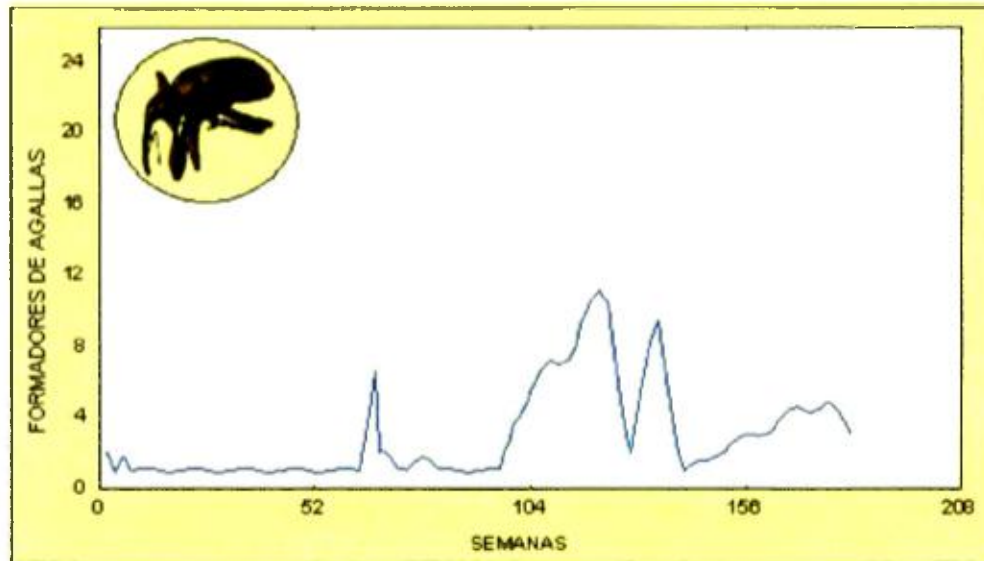


Fig. 71 Fluctuación del grupo de los formadores de agallas en el sotobosque

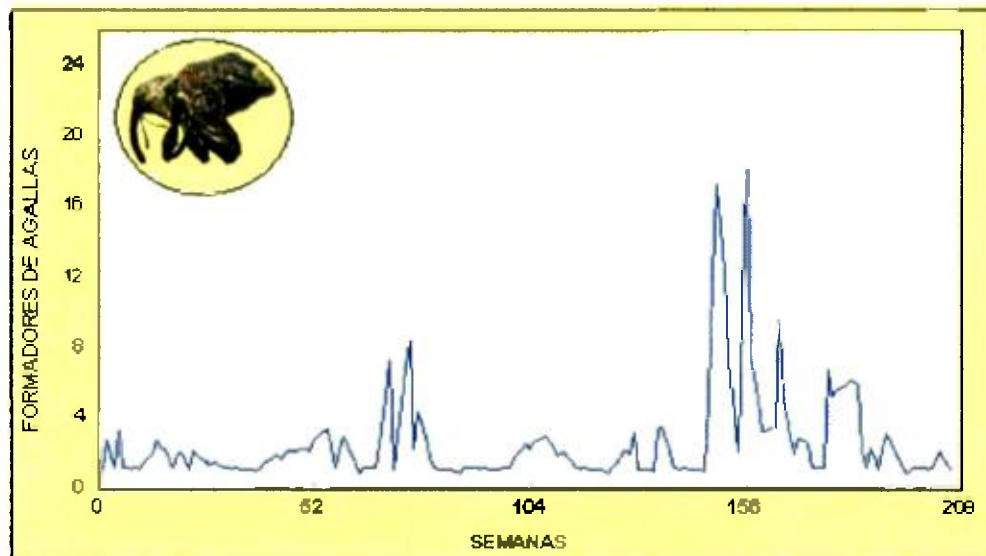


Fig. 72 Fluctuación del grupo de los formadores de agallas en el dosel

Ningún de los factores ejerció una influencia significativa sobre la abundancia de este grupo ecológico (Cuadro 34).

Cuadro 34: Los formadores de agallas vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	-0,084523372	0,224808591	30,7°C	30,58°C
Temperatura mínima	-0,021622098	0,756564491	24,55°C	23,45°C
Humedad relativa	0,063140665	0,364912373	82,50%	65,50%
Humedad del suelo	0,107718083	0,121458699	37%	29,50%
Precipitación pluvial	-0,031188131	0,654730816	925 mm	212,5mm
Velocidad del viento	-0,002487842	0,97155028	7,75 Km. /h	7,38 Km. /h
Presión atmosférica	0,094334174	0,175311725	566,25 hPa	331,25 hPa
Radiación solar	0,008584257	0,902059511	5392,5 W/m ²	310 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	-0,054747457	0,432213159	195 árboles	65 árboles
Diversidad de árboles con flores	-0,020721681	0,766402943	23,5 especies	16,75 especies
Abundancia de frutos	-0,098420612	0,157266691	33250 frutos	9250 frutos
Diversidad de árboles con frutos	-0,120896851	0,081950767	21,25 especies	9 especies

*en negritas resultados significativos

Los miembros de este grupo tienen un comportamiento estacional ($Z_R = 0,3$, $p < 0,05$) en grupo como por cada año (Cuadro 35).

Cuadro 35: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$).

Años	Valores de Rayleigh
1987	11,92
1988	146,43
1989	18,08
1990	276,75

*en negritas resultados significativos

4.5.8. Los Minadores de Hojas.

Del grupo ecológico de los minadores de hojas fueron capturaron 1319 insectos (3,46 % del total) con una media de $6,60 \pm 6,67$ y un coeficiente de variación de 1,01. Este grupo presentó un comportamiento estacional en el que los picos estacionales se registraron en la semana 40, el pico estacional que tuvo una mayor intensidad registró 23. En este estrato los picos estacionales con mayor intensidad fue el de 1987 (semanas 1 a 52), seguido por 1989 (semanas 104 a 156), 1988 (semanas 52 a 104) y finalmente 1990 (semanas 156 a 208); (Fig. 73).

En el sotobosque se atraparon 418 insectos (1.10% del total) que tenían una media de $3,14 \pm 3,45$ y un coeficiente de variación de 1,10. En este estrato los picos estacionales con mayor intensidad fue el de 1988 (semanas 52 a 104), seguido por 1987 (semanas 1 a 52), 1990 (semanas 156 a 208) y finalmente 1989 (semanas 104 a 156); (Fig. 74). La desviación estándar del dosel fue 1,51 veces mayor que la del sotobosque, lo que indicó que los datos provenientes del sotobosque eran más homogéneos.

Los 902 insectos que correspondían al dosel (2,40% del total) tuvieron una media de $4,83 \pm 5,24$ y un coeficiente de variación de 1,08. También se presentó un comportamiento estacional apreciable. Los picos estacionales para el grupo ecológico se registraron entre las semanas 20 y 25, la intensidad máxima de un pico estacional se registró en el año 1987 (semanas 1 a 52). El 1989 (semanas 104 a 156), 1988 (semanas 52 a 104) y 1990 (semanas 156 a 208); (Fig. 75).

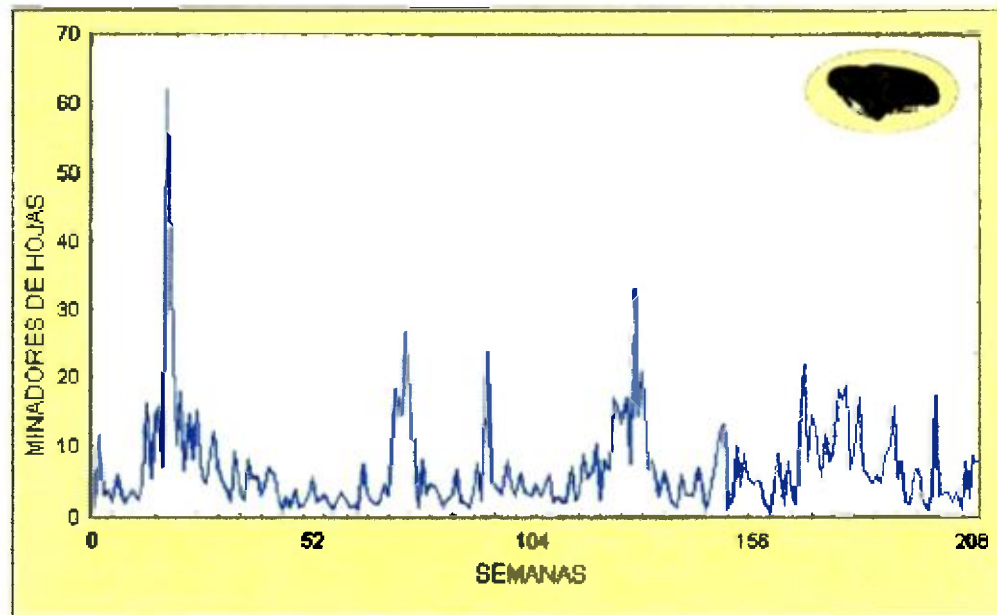


Fig. 73' Fluctuación del grupo de los minadores de hojas.

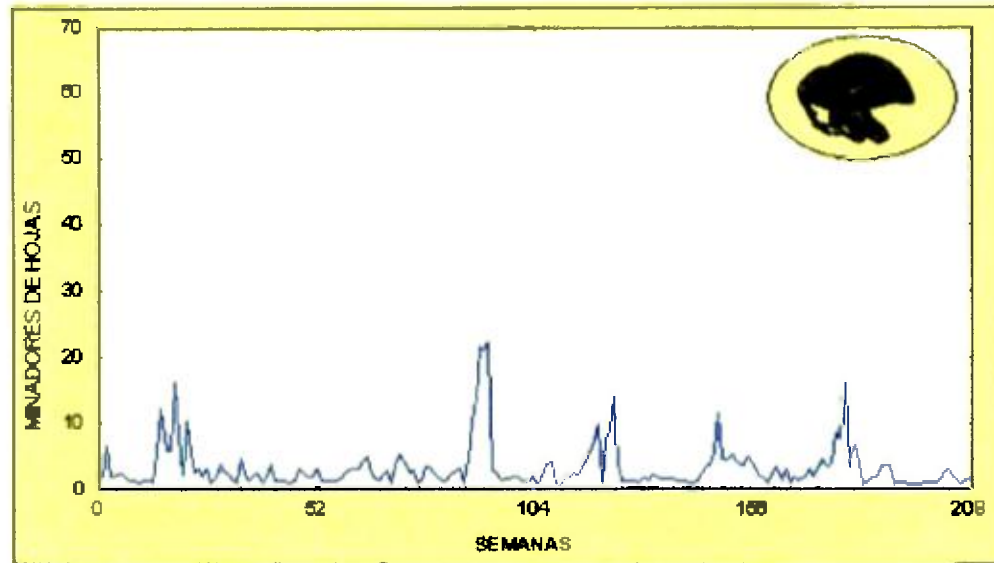


Fig. 74: Fluctuación del grupo de los minadores de hojas en el sotobosque.

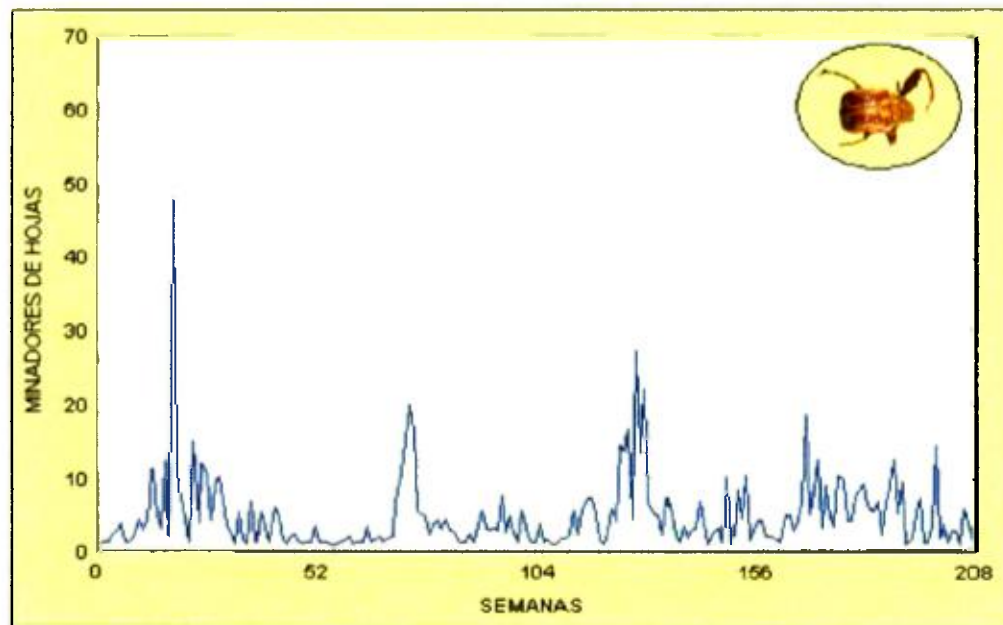


Fig. 75: Fluctuación del grupo de los minadores de hojas en el dosel

Este grupo estuvo influido significativamente por la humedad relativa, la precipitación pluvial, la abundancia y la diversidad de árboles con flores así como la diversidad de árboles con frutos (Cuadro 36).

Cuadro 36: Los minadores de hojas vs. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos y bióticos	r	p < 0,05	valor máximo	valor mínimo
Temperatura máxima	0,088634679	0,2029786	32°C	30,78°C
Temperatura mínima	0,036706586	0,598626217	24,7°C	24,5°C
Humedad relativa	-0,26396503	0,00011688	95,62%	79,12%
Humedad del suelo	-0,130467931	0,060335698	37%	33,50%
Precipitación pluvial	-0,27770433	4,8833x10⁻⁰⁵	3400 mm	1150 mm
Velocidad del viento	0,087302307	0,209878488	37,5 Km. /h	5,88 Km. /h
Presión atmosférica	-0,063683791	0,360793662	635 hPa	375 hPa
Radiación solar	-0,082014814	0,238919642	615 W/m ²	527,5 W/m ²
Abundancia de árboles con flores	0,26287729	0,000125	142,5 árboles	31,25 árboles
Diversidad de árboles con flores	0,20681586	0,00272438	29,5 especies	21,5 especies
Abundancia de frutos	-0,135795969	0,050495336	27000 frutos	3500 frutos
Diversidad de árboles con frutos	0,14316348	0,03911939	19,75 especies	14,5 especies

*en negritas resultados significativos

Ninguno de los individuos de este grupo ecológico no tienen estacionalidad ($Z_R =$

1,23, $p < 0,05$); (Cuadro 37).

Cuadro 37: La prueba de Rayleigh por años ($p < 0,05$).

Años	Valores de Rayleigh
1987	0,18
1988	1,24
1989	0,29
1990	0,93

*en negritas resultados significativos

DISCUSIÓN

5.1. Descripción del grupo de los Curculionoidea.

En base a los resultados obtenidos de los escarabajos capturados por trampas de luz de 1987 a 1990, la mayor captura se realizó en 1990, tanto en general, como por cada estrato (Cuadro 1) Esto concuerda con (Barrios, 1997) quien trabajando con 12 especies de la familia Curculionidae provenientes de las mismas trampas de luz, encontró en este año el mayor número de capturas. Es importante comentar que estadísticamente la captura de cada año fue significativamente diferente (Cuadro 2)

Las familias presentaron la mayor abundancia de individuos fueron los Curculionidae, Scolytidae y Platypodidae (Cuadro 3) Esto se debe tal vez a que estos individuos son más susceptibles a ser atraídos por la luz de las trampas o quizás se debió a que sus miembros son los mejores adaptados a los recursos que se encuentran disponibles y los pueden utilizar con mayor eficiencia. Sin embargo, si son comparados con las familias Anthribidae, Attelabidae, Apionidae, Brentidae y Rhynchitidae, éstas tal vez son las que más utilizan especies vegetales raras y difíciles de encontrar o partes de plantas que demoran en formarse.

Los grupos ecológicos con mayor abundancia fueron los grupos de los barrenadores de tallos y descortezadores, los barrenadores de tallos y raíces herbáceas, los barrenadores de frutos, los comedores de hojas y los comedores de flores (Cuadro 4) Esto se debió tal vez a que los miembros de estos grupos pudieron aprovechar los recursos de una manera más generalista. Los grupos que tuvieron menor abundancia, fueron los barrenadores de frutos y semillas, formadores de agallas y los minadores de hojas donde utilizan medios especializados para obtener los recursos que necesitan los cuales pueden ir desde horadar un túnel en el parénquima de una hoja hasta inyectar

medios especializados para obtener los recursos que necesitan los cuales pueden ir desde horadar un túnel en el parénquima de una hoja hasta inyectar sustancias químicas o biológicas que induzcan a la planta el desarrollo de excrecencias en los que los inmaduros puedan habitar y desarrollarse. Este comportamiento tal vez reduciría la posibilidad de capturarlos en comparación con los generalistas, que por sus números aumentan estas probabilidades (Dobbie, et al 1984)

También podemos argumentar que dichas especies pueden haber sido capturadas debido a que fueron atraídas por la luz del bombillo ultravioleta de la trampa, mientras que aquellos encontrados en menor abundancia se pudo, será que no eran atraídos por la luz, sino que chocaban por accidente contra los paneles de acrílico que rodeaban a la fuente de luz de la trampa

5.2. Estratificación Vertical.

Los resultados indican la existencia de una diferencia significativa en la composición entomológica de ambos estratos (Fig 14). Además ambos estratos comparten 375 especies, lo que concuerda con (Barrios, 1997), quien obtuvo los mismos resultados en la composición entomológica de ambos estratos utilizando este mismo método de muestreo (Basset, et al 2003)

Al comparar estadísticamente la composición de familias en ambos estratos, sólo Anthribidae y Apionidae no presentaron una diferencia significativa. Esto se pudo deber a que estos escarabajos no son atraídos por la luz de la lámpara por lo que habrían caído al tropezarse con los paneles de acrílico que rodeaban al bombillo de luz. También pudo deberse a que por sus hábitos alimenticios no volaban mucho o no se alimentaban de las especies de árboles que se encontraban en los alrededores de las trampas por lo que fueron atrapados de forma accidental

Si bien es cierto que se capturaron las mismas familias y grupos ecológicos en ambos estratos, las medias de los individuos de estos grupos eran distintas. Por ejemplo las familias Apionidae, Brentidae, Curculionidae y Platypodidae presentaron medias más altas en el sotobosque que en el dosel, mientras que en Anthribidae, Attelabidae, Rhynchitidae y Scolytidae fueron mayores en el dosel (Fig 15). En el caso de los grupos ecológicos podemos observar que sólo en los barrenadores de tallos y descortezadores la media es mayor en el sotobosque que en el dosel (Fig 16). Esta diferencia tal vez se debió a que aún estamos lejos de alcanzar un sistema de clasificación que represente la ubicación real que cada individuo tiene en la naturaleza. En parte debido a la falta de recursos económicos y taxónomos calificados que se interesen en estos grupos de insectos. Y así aún se continúan utilizando nomenclaturas y ubicaciones dadas por antiguos naturalistas que les otorgaron un peso taxonómico considerable a caracteres que en la realidad no son importantes, obedeciendo tal vez a parecidos superficiales o a convergencias evolutivas.

Cuando se analizó estadísticamente la composición de los grupos ecológicos en ambos (Camacho, 1999) estratos sólo los comedores de hojas y los formadores de agallas, no demostraron una diferencia significativa, lo que se pudo deber a los hábitos alimenticios de los escarabajos. Por ejemplo, los comedores de hojas devoran el parénquima de las hojas tanto en sus estadios inmaduros como adultos y los formadores de agallas forman unas estructuras protectoras en las hojas de las plantas, por lo que es posible que los miembros de estos grupos ecológicos requieran únicamente una selección de árboles de ciertas especies con los que han evolucionado que puede que no se encuentren en las cercanías del árbol donde se instalaron las trampas. Así su captura fue accidental al volar de un árbol a otro, debido a que como es sabido a veces en el bosque los árboles de las mismas especies no se encuentran

cerca y cuando lo hacen pueden formar parches a manera de pequeñas islas dentro del bosque

Los grupos de escarabajos de la superfamilia Curculionoidea (Fig 17) que se encontraban en ambos estratos estuvieron muy relacionados como lo indica su valor de correlación significativo, posiblemente porque existían las mismas especies en ambos estratos o porque las cantidades de individuos tanto en el sotobosque como en el dosel eran bastante similares. Sin embargo, cuando se calculó las correlaciones entre familias (Fig 18) y grupos ecológicos (Fig 19) se observó que sólo Apionidae y Attelabidae, así como los grupos ecológicos comedores de frutos y formadores de agallas, no presentaron una correlación significativa. Esto pudo deberse al hecho de que en los trópicos existe una gran homogeneidad entre los insectos que habitan los diferentes estratos de los bosques, por lo que como la firmó (Wolda, 1981, 1982, 1988) Para la mayoría de los estudiosos de la biología tropical la estratificación vertical no era tan perceptible como en las tierras templadas

5.3. Abundancia y Diversidad de Curculionoidea.

Los índices de diversidad muestran que hubo una gran dominancia, los que es evidente si observamos la cantidad de individuos y especies que tuvo la familia Curculionidae en total y en cada estrato (Fig 8, 9 y 10). Sin embargo, los mismos resultados mostraron que en el sotobosque hay mayor número de especies que en el dosel, ya que el valor de los índices de Shannon-Weaver y Chao 1 son mayores en el sotobosque que en el dosel. Esto pudo deberse a que en el sotobosque existe un mayor número de nichos ecológicos que proporcionarían la oportunidad de que más especies pudieran explotarlos que en el dosel. (Shelly 1988 y Harm et al 2004) indican que en el sotobosque existe una mayor cantidad de especies de plantas y muchas del dosel pasan gran parte de su vida temprana en este estrato. En el dosel no existen tantos

nichos como en el sotobosque. Sin embargo, el valor de los índices de Simpson y Chao 2 son mayores en el dosel lo que indica que este estrato tiene una mayor riqueza de individuos que el sotobosque. Esto tal vez, se debe a que aunque este estrato tiene una menor cantidad de nichos ecológicos, quizás estos tengan la capacidad de tolerar un mayor número de individuos.

El índice de Jacard y Morisita indican que la composición de especies en este lugar es la misma a través de los cuatro años de muestreos.

La inflexión que se observó en la curva de acumulación de especies (Fig. 22) indicó que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para llevar a cabo un muestreo representativo del grupo de Curculionoidea al colectarse el 71,15% de las especies durante el primer año de muestreo 1987. En la de cada estrato también se pudo observar la misma inflexión durante ese primer año, lo que indica que el muestreo realizado tanto en forma total como por estrato colectó un número suficiente de especies.

Las curvas de acumulación de especies confirmaron los resultados expuestos por los índices de abundancia y diversidad al mostrar que en el sotobosque (Fig. 23) hay una mayor diversidad de especies que en el dosel (Fig. 24). Mientras que en este último estrato se registró una mayor riqueza de individuos que en el sotobosque (Fig. 25). Estos resultados se pueden deber a que el bosque en donde están ubicadas las trampas no ha alcanzado su maduración, por lo que hay claros o entradas de luz solar en el sotobosque que permitieron el crecimiento de la vegetación mayormente integrada por arbustos. Así, estos pondrían a disposición a los grupos que habitan en este estrato del bosque y que contaba con una mayor diversidad de plantas jóvenes como lo indicaron (Coley, 1983, Karr, 1990), que este grupo de plantas son más propensas al herbivorismo que las maduras. En el dosel se registró una mayor riqueza

de individuos que en el sotobosque lo que se puede explicar por el hecho de los recursos de este estrato eran más abundantes y tienen una mayor disponibilidad que en el sotobosque, y tal vez por esto hay una mayor cantidad de individuos en este estrato y se acumulan más rápido que en el sotobosque (Fig 23)

5.4. Estacionalidad.

El grupo de Curculionoidea presentó un comportamiento estacional regular (Fig 26, 27, 28), cuya tendencia fue comprobada por la prueba de Ryleigh. Estos comportamientos pueden ser el resultado de la interacción con un complejo de factores abióticos y bióticos de los cuales la humedad relativa fue el que tuvo mayor influencia sobre la abundancia de estos grupos, seguida por la temperatura mínima y la diversidad de los árboles con frutos, los cuales afectaron a la mitad de las familias, así como, a los grupos ecológicos como lo afirmaron (Howe, 1990c y Shupp, 1988) sobre la importancia de estos factores sobre la abundancia. Estos factores determinarían eventos importantes como la eclosión, las mudas, la emergencia y la reproducción.

Estamos de acuerdo con lo expuesto por (Wolda, 1988) el establecimiento de los patrones estacionales de abundancia sólo se puede lograr usando datos de gran tamaño.

Dos comportamientos en las familias y en los grupos ecológicos, uno regular donde se observan fácilmente los picos estacionales como en las familias Anthribidae (Fig 29, 30, 31), Brentidae (Fig 38, 39, 40), Curculionidae (Fig 41, 42, 43), así como, también en los barrenadores de frutos y semillas (Fig 50, 51, 52), barrenadores de tallos y descortezadores (Fig 53, 54, 55), comedores de flores y brotes florales (Fig 59, 60, 61), comedores de frutos (Fig 65, 66, 67) y los minadores de hojas (Fig 71, 72, 73). El otro comportamiento es irregular en el cual no se aprecia un patrón

definido como en los Apionidae (Fig 32, 33, 34), Attelabidae (Fig 35, 36 y 37) Platypodidae (Fig 44, 45, 46) y Scolytidae (Fig 47, 48, 49), así como, también, en los barrenadores de tallos y raíces herbáceas (Fig 56, 57, 58), comedores de hojas (Fig 62, 63, 64) y los formadores de agallas (Fig 68, 69, 70) Es posible que el origen de estos comportamientos irregulares se encuentre primero en que estos grupos no presenten un fototropismo positivo, por lo cual el sebo (luz ultravioleta) utilizado por la trampa no funcione y sólo hayan sido capturados al chocar contra los paneles de acrílico, mientras volaban durante el día. Esto coincide con lo expuesto por (Howard, 1990) en los desfoliadores. También es posible que estas irregularidades tal vez pudieran deberse a la heterogeneidad tanto taxonómica como ecológica del grupo que han sido reunido bajo el nombre de Curculionidea, la cual a nuestro juicio pudo producir esta interferencia y que se aprecia en las figuras y que no permite que se muestre el comportamiento de este grupo de una manera más clara de exponer.

Es importante indicar que el comportamiento irregular de las figuras no significa que exista una falta de estacionalidad, sino que tal vez se debió a la ubicación y número de trampas.

La estacionalidad se demostró con la prueba de Rayleigh en donde la única familia que no presenta estacionalidad fue Attelabidae. Tal vez porque se necesitaba un mayor tiempo de muestreo para que mostrara este comportamiento. De igual manera los grupos ecológicos de los comedores de frutos, formadores de agallas y minadores de hojas quizás estos resultados se produjeron debido a la falta de otras trampas que se debieron ubicar en otros lugares donde se encuentran los frutos más cercanos o a las hojas con estructuras donde se encuentran estos grupos y así tener la posibilidad de mejorar el muestreo y mostrar el comportamiento estacional.

El fenómeno de la Niña de 1989 provee de mucha humedad a la nubes que viajan hacia el Este (Glantz, 2002) pudo haber sido la causa de la drástica disminución de la abundancia de Curculionoidea observada debido a las condiciones climáticas que tuvo que enfrentar el bosque que pudieron afectar los ciclos de las especies vegetales donde estos miembros de esta superfamilia obtienen los recursos necesarios para completar su ciclo vital. Al parecer estos grupos de escarabajos o las especies vegetales de las que ellos dependen fueron más sensibles a este fenómeno climático, nos inclinamos por esta última posibilidad ya que aunque la temperatura no fluctuó significativamente, si pudo ser lo suficientemente para alterar la sincronización que existe entre las especies y sus plantas huéspedes, como lo indicó (Foster, 1990b) con quien estamos de acuerdo en sus planteamientos sobre las diferencias que existieron en las producciones de frutos entre los años observando que la disminución en las producciones de frutos conlleva a la disminución en la cantidad de insectos que utilizaban estos recursos.

El fenómeno del Niño y la oscilación del Sur conocido como (ENOS) que comenzaba a manifestarse en 1990, hasta alcanzar sus máximos efectos en 1991 (Quiroz, 1991, Glantz, 2002) pudo ser el responsable del aumento en la abundancia de estos grupos debido tal vez, a que pudo provocar que algunas camadas de huevos entraran en un letargo fisiológico denominado diapausa hasta que las condiciones climáticas mejoraran y así proseguir con su desarrollo, originando una superposición de generaciones, al eclosionar al mismo tiempo que los huevos de los insectos que pudieron desarrollarse y sobrevivieron a las condiciones ambientales que remaron al año anterior junto con los de grupos que volvían, luego de haber migrado hacia otros lugares en busca de refugio y alimento.

CONCLUSIONES

- 1- En base a nuestros resultados podemos afirmar que los miembros de la superfamilia Curculionoidea, procedentes de las muestras obtenidas en las trampas de luz de la isla Barro Colorado colectadas entre 1987 y 1990, presentaron estratificación vertical definida entre los estratos del sotobosque y el dosel
- 2- En el sotobosque existió una mayor diversidad de especies, mientras que en el dosel hubo una mayor riqueza de individuos
- 3- Existe un comportamiento estacional que pudo observarse en las gráficas de las series de tiempo tanto a nivel de familias, y el cual puede estar relacionado con algunos factores abióticos y bióticos. Al utilizar los grupos ecológicos para verificar los resultados, estos mostraban el comportamiento estacional de una forma más evidente que los grupos taxonómicos, lo cual pudo deberse al tipo de trampas que se utilizaron en este trabajo, o tal vez debido a que haga falta más estudios de estos grupos de insectos de modo que puedan conocer mejor sus caracteres, para que puedan ser colocados en grupos que representen mejor su ubicación en la naturaleza de manera que en un futuro los resultados de los grupos taxonómicos y los ecológicos se acerquen o coincidan

RECOMENDACIONES

1- Realizar más trabajos de este tipo con la esperanza de aumentar el conocimiento que existe sobre nuestra fauna de insectos a la vez conocer un poco mejor las relaciones que existen entre los estratos del bosque, tanto en el espacio como en el tiempo

2-Utilizar otro tipo de trampas y diferentes sitios para comparar los resultados

3- Analizar algunas especies representativas por separado para comparar resultados

4- Realizar más estudios que aumenten el conocimiento que sobre la taxonomía del grupo se tienen así como otros interesantes aspectos de su biología y ecología. Al utilizar los grupos ecológicos los resultados fueron diferentes en relación a las familias lo que podría deberse a que falta trabajo al método de muestreo utilizado o tal vez taxonómico a que en

5- Utilizar curvas de acumulación de especies aleatorizadas, ya que estas brindan una acertada visión del esfuerzo de muestreo con lo que se puede ahorrar tiempo y dinero al muestrear un área determinada

LITERATURA CITADA

ACKERMAN, J D 1983 Diversity and Seasonality of Male Euglossine Bees (Hymenoptera, Apidae) in Central America Ecology 64(2) 274-283

AIDE, T 1991 Synchronous Leaf Production and Herbivory in Juveniles of *Gustavia superba* Oecologia 88(4) 511-514

AMAT-GARCÍA, E, G AMAT-GARCÍA y L HENAO 2004 Diversidad Taxonómica y Ecológica de la Entomofauna Micófaga en un Bosque Altoandino de la Cordillera Oriental de Colombia Rev Acad Colomb Cienc 28(107) 223-231

ANDERSON, A 1991 The Smithsonian's Tropical Niche Nature 349(6311) 647-648

ARNETT, R H 1963 The Beetles of United States (A Manual for Identification) The Catholic University of America Press Washington, D C U S A first edition 1112 pages

ARNETT, R H, M C THOMAS, P E SKELLEY y J H FRANK 2002 American Beetles Vol 2 Polyphaga Scarabaeoidea through Curculionoidea CRC Press, London First edition 861 pages

ATKINSON, T H y A E MARTINEZ 1986 Biology of Bark and Beetles (Coleoptera Scolytidae and Platypodidae) of a Tropical Rain Forest in Southeastern Mexico with an Annotated Checklist of Species Annals of the Entomological Society of America 79(3) 415-423

AUGSPURGER, C 1990 Spatial Patterns of Damping-Off Disease During Seedling Recruitment in Tropical Forests In Pest, Pathogens and Plants Communities 131-144 Burdon, J, S Leather (eds) Oxford Blackwell Scientific Publications

AYOUB, N A, J PICKERING, M SHARKEY y D WINDSOR 1999 Nocturnal and Diurnal Parasitic Wasp Activity in the Canopy versus Understorey Moist Forest on Barro Colorado Island, Panama (manuscrito sin publicar, bajado de la red)

BARTELEMY, D, C EDELIN y F HALLE 1996 Canopy Architecture Institut botanique, first France, edition 140 pages

BATSCHLET, E 1981 Circular Statistics in Biology Academic Press first edition Zurich Switzerland 371 pages

BARONE, J A y P COLEY 2000 Herbivorismo y las Defensas de las Plantas En Guariguata M y G Catan (eds) 465-490 Ecología de un Bosque Neotropical 691 pag

- BARRIOS, H 1997 Fluctuación Poblacional de Curculionidos (Coleoptera Curculionidae) Capturados en Trampa de Luz en la Isla Barro Colorado Scientia 12(1) 55-68
- BARRIOS, H 2000 Apuntes del Curso de Taxonomía I Programa Centroamericano de Maestría en Entomología Universidad de Panamá 140 pag
- BASSET, Y 2001a Invertebrates in the Canopy of the Tropical Rain Forest How Much We Really Know? Plant Ecology 153 87-107
- BASSET, Y 2001b Communities of Insects Herbivores Foraging on Samplings versus Mature Tree of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama Oecologia 129 253-260
- BASSET, Y, P HAMMOND, J HOLLOWAY y S MILLER 2003 Vertical Stratification of Arthropods Assemblages 17-27 En Basset, I, V Novotny, S E Miller and R Kitching (eds) Arthropods of Tropical Forest Spatio-Temporal Dynamic Resource Use in the Canopy Cambridge University Press 474 pages
- BASSET, Y, V HORLYCK y S J WRIGHT (eds) 2003 Studying Forest Canopy from Above The International Canopy Crane Network Smithsonian Tropical Research Institute, Panama and the United Nations Environmental Programme Printed in Panama first edition 196 pages
- BIGGER, M 1976 Oscillation of Tropical Insects Population Nature 259 207-209
- BORBUA, A V y C Marin 1999 Diversidad y Abundancia de los Ordenes Coleoptera, Homoptera en el Dosel del Árbol *Anacardium excelsum* (Espavé) en el Parque Natural Metropolitano, Colectados con Trampas de Intersección (Malaise y Ventana) Tesis de Licenciatura Escuela de Biología Centro Regional Universitario de Colón Universidad de Panamá 104 pag
- BORROR, D y R WHITE 1970 A Field Guide to Insects America, North of Mexico. Houghton Mifflin Company Boston U S A firth edition, 404 pages
- BORROR, D, C TRIPHEHORN y N JOHNSON 1992 An Introduction to the Study of Insects Saunder College Publishing Philadelphia U S A VI edition 875 pages
- CAMACHO, J D 1999 Introducción a los Métodos No Parametricos Aplicación de los Paquetes STATA y STATISTICA en la Solución de Problemas Universidad Veracruzana Facultad de Estadística e Informática Especialización en Métodos Estadísticos 134 pag
- COLEY, P 1983 Intraespecific Variation in Herbivory on Two Tropical Tree Species Ecology 64(3) 426-433

- COLEY, P y T AIDE 1991 Comparison of Herbivory and Plants Defenses in Temperate and Tropical Broad-Leaved Forest 25-49 *En: Plant-Animal Interactions Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* Price, T, G Fernandes and W Benson John Wiley and Sons New York U S A
- COSTA, C 1997 Diversidad de Coleoptera en el Dosel del Bosque del Parque Natural Metropolitano Tesis de Licenciatura Escuela de Biología Facultad de Ciencia Naturales y Exactas Universidad de Panamá Tesis de Licenciatura 65 pag
- CROAT, T B 1978 Flora of Barro Colorado Stanford University Press Stanford, California U S A I edition 943 pages
- CROWSON, R A 1960 The Phylogeny of Coleoptera Annual Review of Entomology 5 111-134
- DEL PINO, J, R ZAMORA y J OLIET 2005 Empleo de los Índices de Biodiversidad en los Modelos Basados en Técnicas de Decisión Multicriterio Caldasia 1- 14
- DOBIE, P, C HAINES, R HODGES y P PREVETT (copilators) 1984 Insects and Arachnids of Tropical Stored Products Their Biology and Identification (A Training Manual) Storage Department and Research Institute London U K 201 pages
- EDWARDS, C 1994 Dinámica Poblacional de *Rhinostomus barbirrostris* (Coleoptera Curculionidae) Capturados en Trampas de Luz en la Isla Barro Colorado Tesis de Licenciatura Escuela de Biología Universidad de Panamá 61 pag
- FAIRCHILD, G B 1979 La Entomología en Panamá Durante la Primera Mitad del Siglo Revista Medica de Panamá 4(3) 195-210
- FISHER, N I 1993 Statistical Analysis of Circular Data Cambridge University Press Great Britain first edition 277 pages
- FOSTER, R B 1977 *Tachygala versicolor* is a Suicidal Neotropical Tree Nature 268 624-626
- FOSTER, R 1990a Ciclo Estacional de Caída de Frutos en la Isla de Barro Colorado *En: Ecología de un Bosque Tropical Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo* 219-242 Leigh, E; Rand, E and D Winsor (eds) Smithsonian Tropical Research Institute Balboa Panama 546 pag
- FOSTER, R 1990b Hambruna en la Isla de Barro Colorado *Ecología de un Bosque Tropical Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo* 271-284 Leigh, E, Rand, E and D Winsor (eds) Smithsonian Tropical Research Institute Balboa Panamá

FOSTER, R 1990c Estructura e historia de la Vegetación de la Isla de Barro Colorado Ecología de un Bosque Tropical Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo Leigh, E, Rand, E and D Winsor (eds) 113-128 Smithsonian Tropical Research Institute Balboa Panama 546 pag

FOSTER, R 1991 Long-Term Change in the Successional Forest Community of the Rio Manu Floodplain 565-572 En Gentry, A (ed) Four Neotropical Rainforest New Haven Yale University Press

FOSTER, R y S HUBBELL 1988 Estructura de la Vegetación y Composición de Especies de un Lote de Cincuenta Hectáreas en la Isla de Barro Colorado pp 141-152 En Leigh, E, Rand, E and D Winsor (eds) Ecología de un Bosque Tropical Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo Smithsonian Tropical Research Institute Balboa Panama 546 pag

FOSTER, R y S HUBBELL 1990 The Floristic Composition of the Barro Colorado Island Forest 565-572 En Four Neotropical Rainforest Gentry, A (ed) New Haven Yale University Press

GARWOOD, N 1983 Seed Germination in a Seasonal Tropical Forest in Panama A Community Study Ecological Monographs 53(2) 159-181

GARWOOD, N 1990 Ciclo Estacional de Germinación de Semillas en un Bosque Semicaducifolio 243-255 En Leigh, E, Rand, E and D Winsor (eds) Tropical Ecología de un Bosque Tropical Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo Smithsonian Tropical Research Institute Balboa Panama 546 pag

GARWOOD, N y J LIGHTON 1990 Physiological Ecology of Seed Respiration in Some Tropical Species The New Phytologist 115(3) 549-558

GASTON, K 1991 The Magnitude of Global Insects Richness Conservation Biology 5(3) 283-296

GLANTZ, M 2002 La Niña and its Impacts Facts and Especulation, United Nation, University Press, New York U S A 269 pages

GONZALO, H, C MORENO y E PINEDA 2002 Manual de Evaluación de la Biodiversidad en las Reservas de la Biosfera Instituto de Ecología, Coatepec, México, primera edición 300 pag

HAEDO, J A 1961 Brentidos Argentinos (Brentidae, Coleoptera) Opera Lilloana VI Tucuman, Argentina, Primera edición, 35 pag

HALFFTER, G, C E MORENO y E O PINEDA 2001 Manual para la Evaluación de la Biodiversidad en Reservas de la Biosfera Mexico D F UNESCO 79 pag

HANDLEY, C y E LEIGH 1991 Diet and Food Supply 147-149 En Demography and natural History of the Common Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá, Smithsonian Tropical Research Institute Balboa Panama 321 pag

HARMS, K, J POWERS y R MONTGOMERY 2004 Variation in Small Sampling Density, Understory Cover, and Resource Availability in Four Neotropical Forest *Biotropica* 36(1) 40-51

HECKADON-MORENO, S 1998 Naturalistas del Istmo de Panamá Instituto de Investigaciones Tropicales (S T R I) y la Fundación Santillana para Iberoamérica Panamá Primera edición 215 pag

HOGAN, K, P SMITH y H ZISKA 1991 Potential Effects of Elevated CO₂ and Changes in Temperature on Tropical Plants *Plant, Cell and Environments* 14 763-778

HOWARD, J 1990 Infidelity of Leafcutting ant to host plants Resource Heterogeneity or Defense Induction? *Oecologia* 82 394-401

HOWE, H 1990a Survival and Growth of Juvenile *Virola surinamensis* in Panama Effects of Herbivory and Canopy Closure *Journal of Tropical Ecology* 6 259-280

HOWE, H 1990b Habitat Implications of Gap Geometry in Tropical Forest *Oikos* 59(1) 141-144

HOWE, H 1990c Producción de Frutos y Actividad Animal en Dos Árboles Tropicales *En Ecología de un Bosque Tropical Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo* 259-270 Leigh, E, Rand, E and D Winsor (eds) Smithsonian Tropical Research Institute Balboa Panama 546 pag

HUBBELL, S y R FOSTER 1990 Structure, Dynamics, and Equilibrium Status of Old-Growth Forest on Barro Colorado Island 522-541 En *Four Neotropical Rainforest Gentry, A (ed) New Haven Yale University Press*

HUBBELL, S y R FOSTER 1991a The Fate of Juvenile Trees in a Neotropical Forest Implications for the Natural Maintenance of Tropical Tree Diversity 7 317-342 *In Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants Meeting, Bangi, Malasia Man and Biosphere Series*

HUBBELL, S y R FOSTER 1991b Structure, Dynamics, and Equilibrium Status of Old-Growth Forest on Barro Colorado Island 552-541 *En Gentry, P (ed) Four Neotropical Rainforest, Meeting of the American Institute of Biological Sciences, Columbus, Ohio USA*

- JOHNSON, L K 1983 Reproductive Behaviour of *Claeoderes bivittata* (Coleoptera, Brentidae) *Psyche* 90(1,2) 135-149
- KARR, J 1990a Birds of Tropical Rainforest Comparative Biogeography and Ecology In *Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities* 215- 228
- KARR, J y J BRAUN 1990 Food Resources of Understory Birds in Central Panama Quantification and Effects on Avian Populations *Studies in Avian Biology* 13 58-64
- KING, D 1991 The Adaptive significance of Tree Height *The American Naturalist* 135(6) 809-828
- KING, E 2001 Introducción a la Historia de la Isla Barro Colorado En Heckadon-Moreno, E (ed) 62-68 Panamá Puente Biológico Smithsonian Institution 233 pag
- KISSINGER, D G 1964 Curculionidae of America North of Mexico Taxonomic Publications South Lancaster, Massachusetts U S A first edition 143 pages
- KITCHING, R L , L DAIQUIN y N STORK 2001 Assessing biodiversity “sampling packages” How similar are arthropod assemblages in different tropical rainforest? *Biodiversity and Conservation* 10 793-813
- LANG, G 1983 Tree Growth, Mortality, Recruitment and Canopy Gap Formation During a 10-Year Period in a Tropical Moist Forest *Ecology* 64(5) 1075-1080
- LEIGH, E 1990a Community Diversity and Environmental Stability A Re-Examination *Trends in Ecology and Evolution* 5(10) 340-344
- LEIGH, E 1990b The Varieties of Order in Tropical Rainforest *Ecology* 71(6) 2396-2397
- LEIGH, E G Jr , A S RAND Y D WINDSOR (ed) 1990 *Ecología de un Bosque Tropical Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo* Smithsonian Institution Primera edición 546 pag
- LEIGH, E G JR y J WRIGHT 1990 “Barro Colorado and Tropical Biology” *En En Four Neotropical Rainforest* Gentry, A (ed)522-541 New Haven Yale University Press
- LESTÓN, R C y W D JONSON 1987 *Principios de Bioestadística* Editorial Manual Moderno S A México D F primera edición 298 pag
- MARDIA, K V 1972 *Statistics of Directional Data* Academic Press Inc U S A first edition 357 pages

- MARTÍNEZ, G y J PARDO 1996 Fluctuaciones en la Abundancia de Insectos en el Dosel del Bosque del Parque Natural Metropolitano, Provincia de Panamá Tesis de Licenciatura Escuela de Biología Centro Regional Universitario de Veraguas Universidad de Panamá 82 pag
- MASON, R, D LIND y W MARSHALL 2002 Estadística para la Administración y la Economía Editorial Alfaomega, México D F decima edición 795 pag
- McNAB, B 1983 **The Physiological Ecology of South American Mammals** *En* Mares, M and H Geonoways 187- 207 (eds) *Mammals Biology in South America* Special Publ 6, Pymatuning Lab Ecol Univ Pittsburgh
- MORENO, C E 2001 **Métodos para Medir la Biodiversidad** Manuales de Tesis SEA Mexico D F primera edición Volumen 1 83 pag
- MORRIS, M 1990 Orthocerous Weevils Coleoptera Curculionoidea (Nemonychidae, Anthribidae, Urodontidae, Attelabidae and Apionidae) Handbook for Identification of British Insects Royal Entomological Society of London Publishing by the Royal Museum 108 pages
- O'BRIEN, C W y G J WIBMER 1978 **Numbers of Genera and Species of Curculionidae (Coleoptera)** *Entomological News* 89(1,2) 89-92
- O'BRIEN, C W y G J WIBMER 1979 **The Use of Trend Curves of Rates of species Descriptions** Examples from the Curculionidae (Coleoptera) *The Coleopterist Bulletin* 32(2) 151-168
- OCAÑA, G 1981 **La Misión del "Smithsonian Tropical Research Institute" (STRI) en Panamá y en el Trópico en General** *Revista Medica de Panamá* 6(1) 3-12
- ØDEGAARD, F 2004 **Species Richness of Phytophagous Beetles in the Tropical Tree *Brosimum utile* (Moraceae)** The Effects of sampling Strategy and The Problem of Tourists *Ecological Entomology* 25 76-88
- ODUM, E P 1971 **Ecología Nueva** Editorial Interamericana S A Tercera Edición México D F 639 pag
- OLIVIER, R y A BEATTIE 1996 **Invertebrate Morphospecies Surrogates for Species** A Case of Study *Conservation Biology* 10(1) 99-109
- OVALLE, K y V SÁNCHEZ 2001 **Diversidad de Curculionoidea en el Bosque del Monumento Natural Barro Colorado, Capturados con Trampa Malaise** Tesis de Licenciatura Escuela de Biología Universidad de Panamá 123 pag

QUIROZ, G 1991 El Niño y la Oscilación del Sur Editorial UNA Heredia Costa Rica
Primera Edición 54 pag

ROBINSON, M 1991 A Mecca for Tropical Biologists The World and I 299-307

SHELLY, T 1988 Relative Abundance of the Day-Flying in Treefall Gaps vs Shaded Understory in a Neotropical Forest Biotropica 20(2) 114-119

SCHUPP, E 1988 Factors Affecting Post-Dispersal Seed Survival in a Tropic Forest Oecologia 76 525-530

SMITHE, N 1990 Abundancia de Insectos Nocturnos en un Bosque Neotropical 393-402 En Leigh, E, Rand, E and D Winsor (eds) Ecología de un Bosque Tropical Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo Smithsonian Tropical Research Institute Balboa Panama 546 pag

STEVEN, D 1981 Abundance and Survival of Seed-Infested Weevil, *Pseudanthomonus hamamelidis* (Coleoptera Curculionidae), on Its Variable-Fruiting Host Plants, With-Hazel (*Hamamelis virginiana*)

SUTTON, S L, C P ASH y A GRUNDY 1983 The Vertical Distribution of Flying Insects in Lowland Rain-Forest of Panama, Papua New Guinea and Brunei Zoological Journal of the Linnean Society 78 287-297

TANAKA, S, D DENLINGER and H WOLDA 1988 Seasonal Changes in the Photoperiodic Response Regulating Diapause in a Tropical Beetle, *Stenotarsus rotundus* Journal of Insect Physiology 34(12) 1135-1142

VILLAR, B y R GUERRA 1996 Análisis Estadístico de los Patrones de Precipitación Pluvial en Diferentes Estaciones Pluviométricas del Canal de Panamá Escuela de Estadística Facultad de Ciencias Naturales y Exactas Universidad de Panamá Tesis de Licenciatura 125 pag

WIBMER, G J y C W O'BRIEN 1986 Annotated Checklist of the Weevil (Curculionidae Sensu lato) of South America (Coleoptera Curculionoidea) Memoirs of the American Entomological Institute 39 563 pages

WIEDER, R y S WRIGHT 1995 Tropical Forest Litter Dynamics and Prey Season Irrigation on Barro Colorado Island, Panama Ecology 76(6) 1971-1979

WINDSOR, D M 1990 Climate and Moisture Variability in a Tropical Forest Long-term Records from Barro Colorado Island, Panama Smithsonian Contribution to the Earth Sciences Smithsonian Institution Washington U S A 29 145 pages

WOLDA, H 1977 Ecología de Insectos en la Provincia de Chiriquí ConCiencia 4 3-5

- WOLDA, H 1978 Seasonal Fluctuations in Rainfall, Food and Abundance of Tropical Insects *Annals of Animal Ecology* 47 369-381
- WOLDA, H 1981 Similarity Indices, Sample Size and Diversity *Oecologia* 50 296-302
- WOLDA, H 1982 Estacionalidad de los Homoptera en la Isla Barro Colorado pag 403-414 *En* Egberts G Leigh et al (ed) *Ecología de Bosque Tropical*, Smithsonian Institution
- WOLDA, H 1988 Insect Seasonality Why? *Annual Review of Ecology and Systematic* 19 1-18
- WOLDA, H 1989 Seasonal Cues in Tropical Organisms Rainfall? Not Necessary! *Oecologia* 80 437-442
- WOLDA, H y F FISK 1981 Seasonality of Tropical Insects II Blattaria in Panama 50 827-838
- WOLDA, H y R FLOWERS 1985 Seasonality and Diversity of Mayfly Adults (Ephemeroptera) in a "Nonseasonal" Tropical Environment *Biotropica* 17(4) 330-335
- WOLDA, H y M WONG 1988 Tropical Insects Diversity and Seasonality Sweep-Samples vs Light-Traps *Proceeding* 91(2) 203-216
- WOLDA, H, C O'BRIEN y H STOCKWELL 1984 Weevil Diversity and Seasonality in Tropical Panama as Deduced from Light-Trap Catches (Coleoptera Curculionoidea) *Smithsonian Contributions to Zoology* 590 79 pages
- WONG, M y J VENTOCILLA 1987 *Un Día en la Isla de Barro Colorado Guía para el Sendero Natural Interpretativo de la Isla* Smithsonian Tropical Research Institute Primera edición 134 pag
- WRIGHT, J S 1988 Patterns of Abundance and the Form of the Species-Areas Relation *The American Naturalist* 131(3) 401-411
- WOOD, S L 1982 *The Bark and Ambrosia Beetles of North and Central America (Coleoptera Scolytidae) A Taxonomic Monograph* Great Basin Naturalist Memoir Number 6 Brengan Young University, UTAH U S A 1350 pages
- WOODRING, W P 1958 *Geology of Barro Colorado Island, Canal Zone* Smithsonian Institution Washington U S A 39 pages
- ZAR, J H 1999 *Biostatistical Analysis Practice Hill* U S A IV edition 860 pages

ANEXOS

1. Anexo I: Mapas de la Isla Barro Colorado

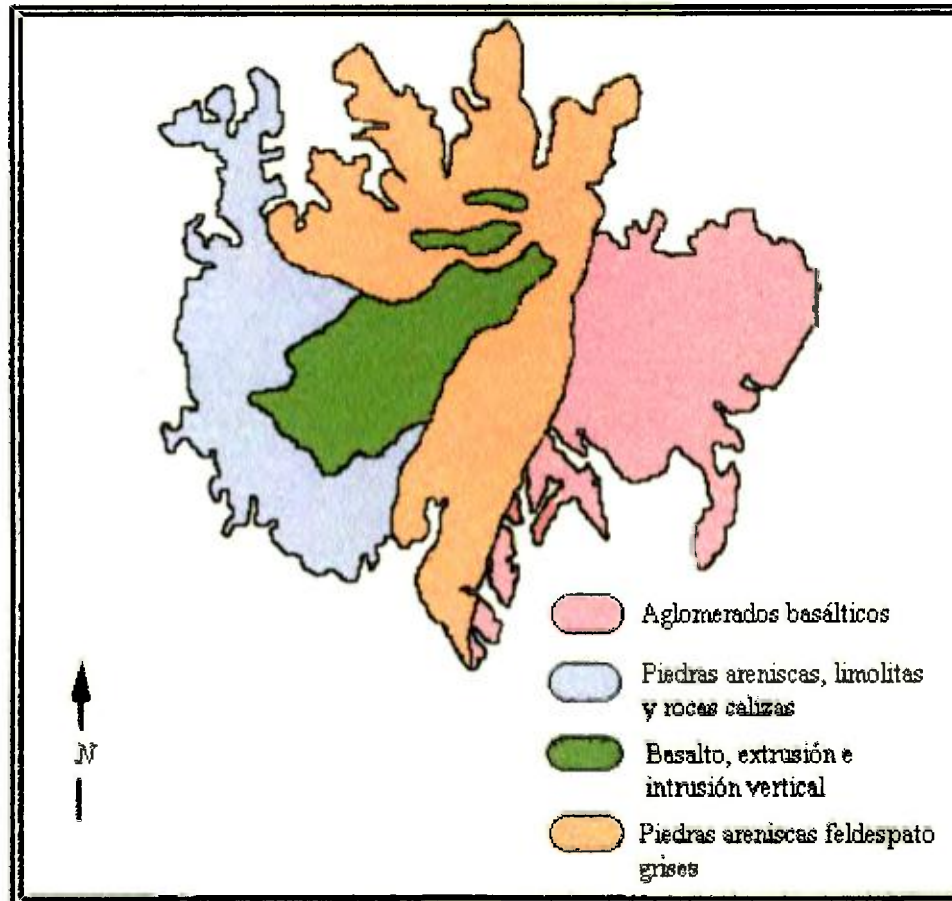


Fig. 76: El mapa muestra los diferentes componentes geológicos de la isla Barro Colorado (El dibujo está basado en un mapa aparecido en Woodring, W. 1958 Geology of Barro Colorado Island, Canal Zone).

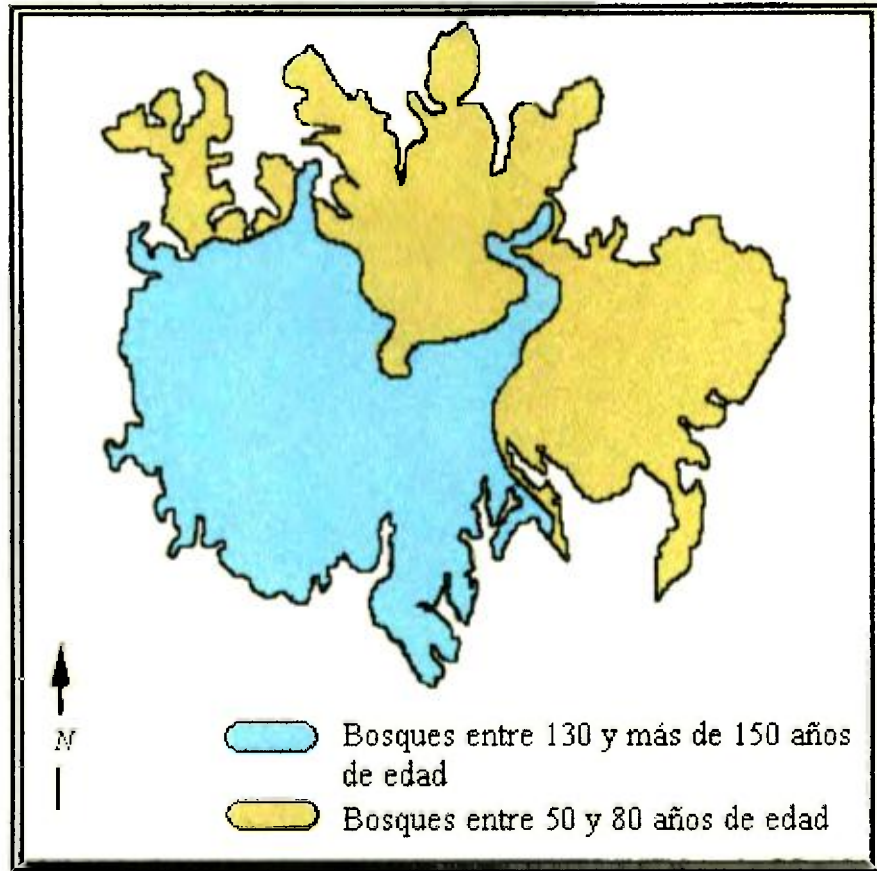


Fig. 77: Muestra la distribución de los bosques joven y más viejo en la isla Barro Colorado (Dibujo basado en Willis, E y E. Eisenmann 1979, A Revised List of Birds of Barro Colorado Island, Panama).



Fig. 78: Esta sección de un antiguo mapa francés de 1889 que muestra el curso del río Chagres, la Colina llamada Loma de Palenquilla en la cual se señala el área que ocupa la actual isla Barro Colorado. Así como muchos pueblos que desaparecieron con la construcción del Canal de Panamá, la ruta original del ferrocarril de Panamá a su paso por estos lugares y el final del Canal francés (El dibujo está basado en un mapa aparecido en Woodring, W. 1958 Geology of Barro Colorado Island, Canal Zone).

2. Anexo II. Gráficas circulares

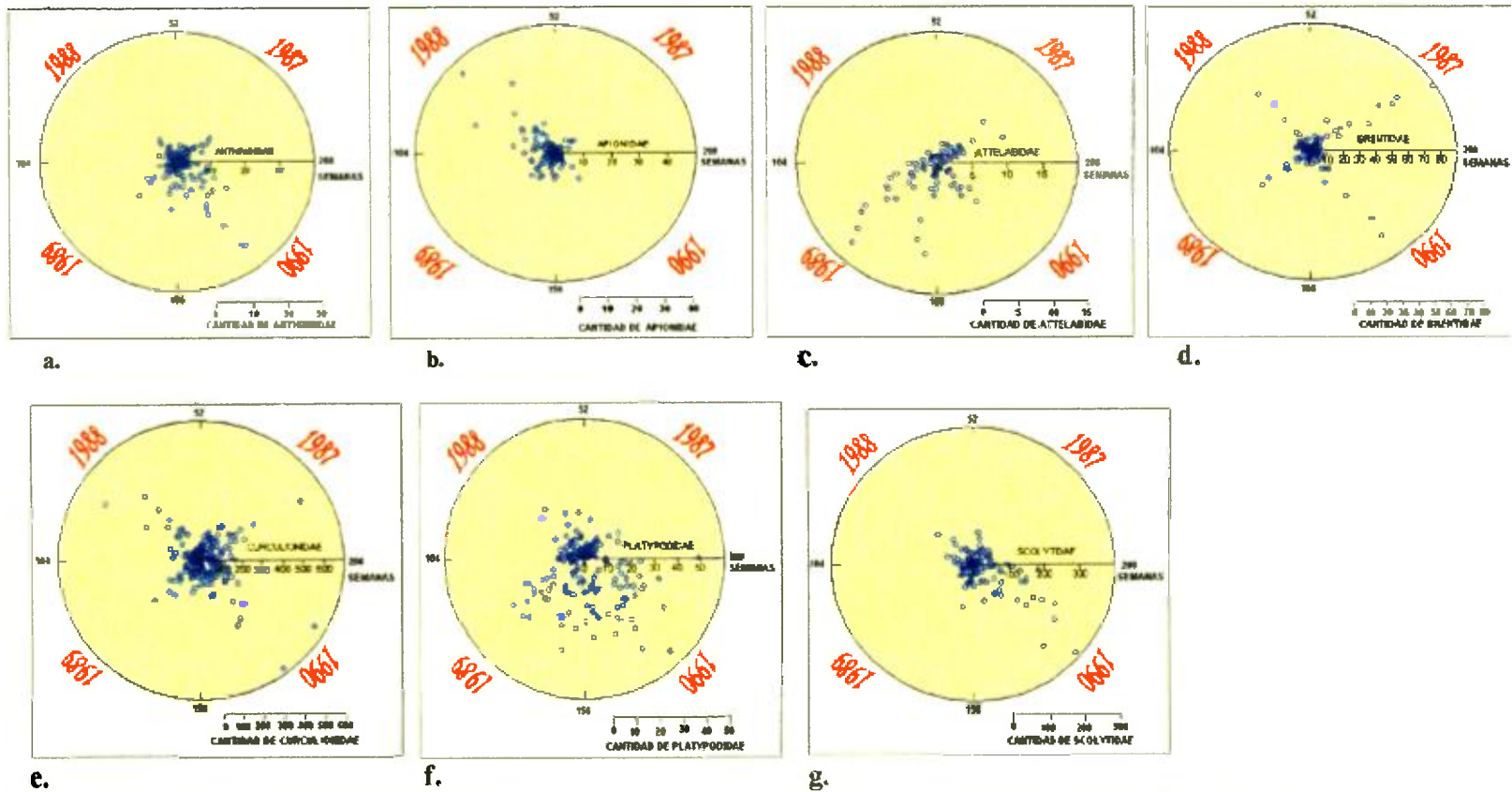
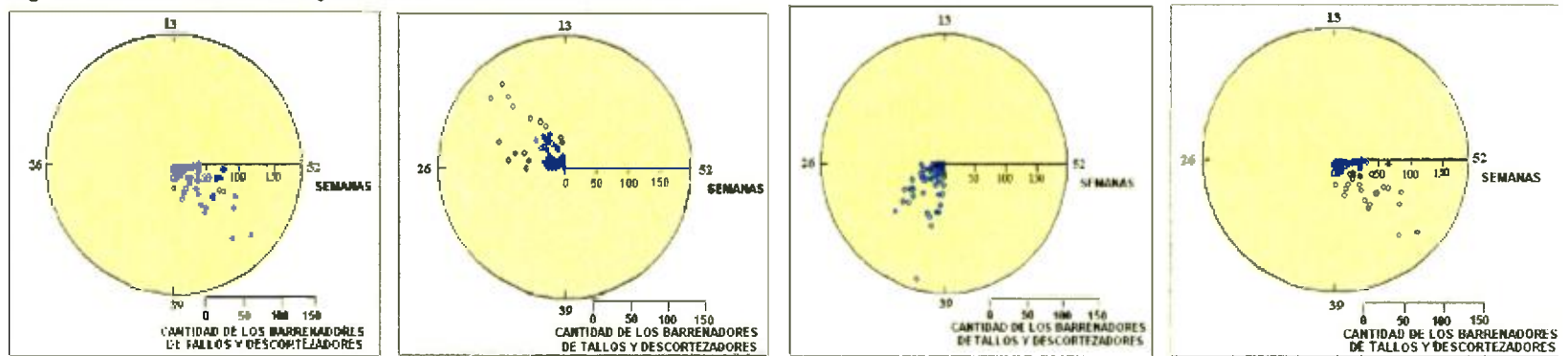
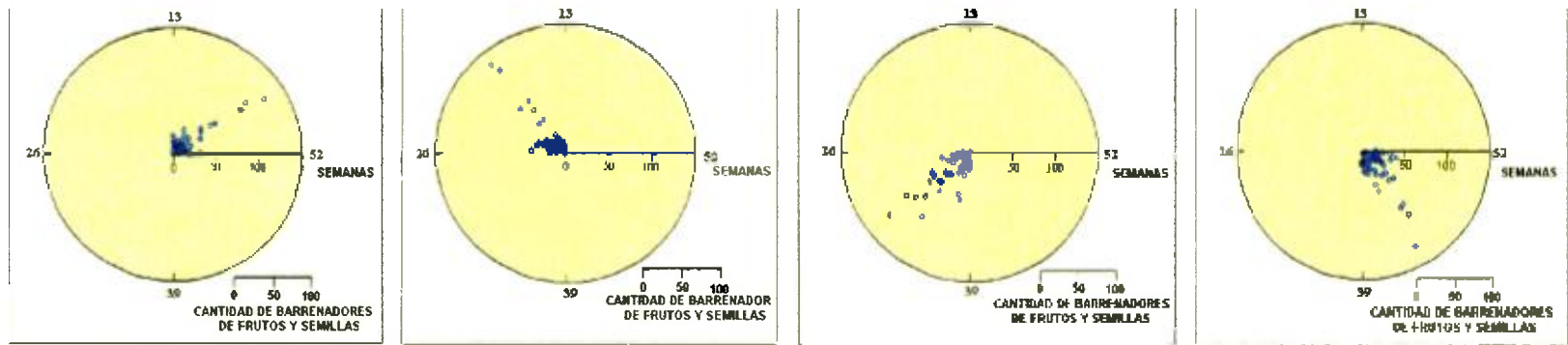


Fig. 79 Fluctuación de las familias: a. Anthribidae b. Apionidae c. Attelabidae d. Brentidae e. Curculionidae f. Platypodidae g. Scolytidae



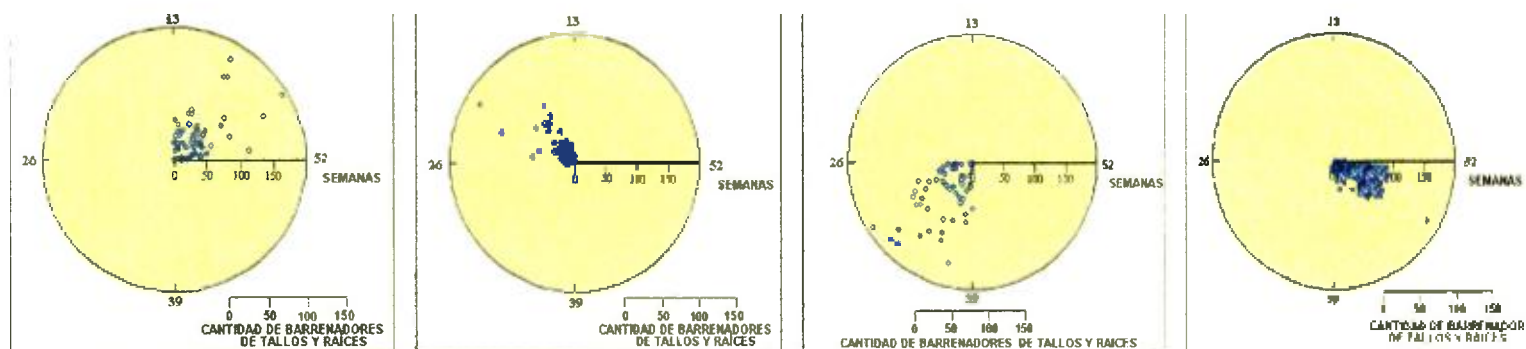


Fig. 80c Barrenadores de tallos y raíces durante los años 1987 a 1990

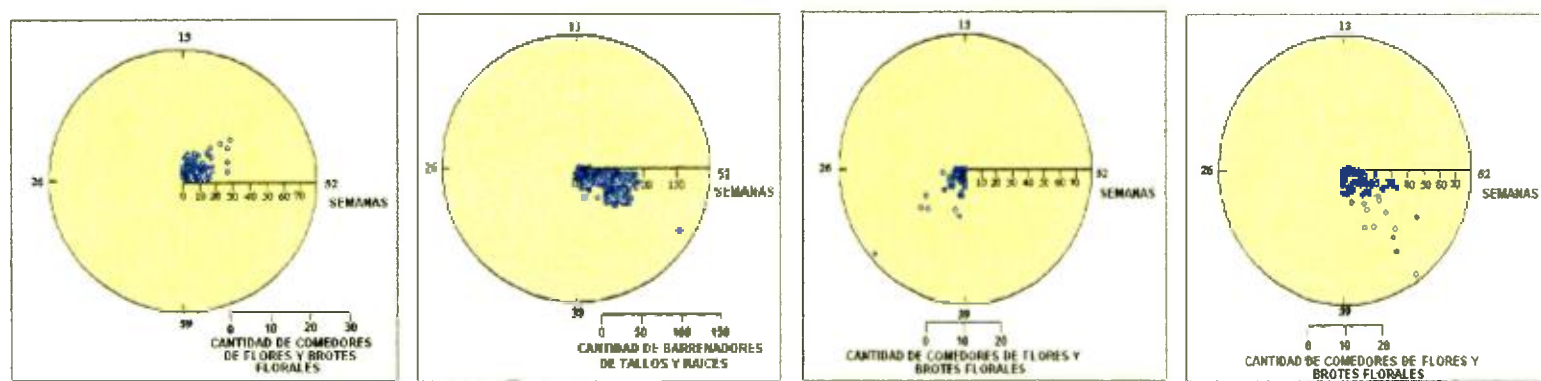


Fig. 80d Comedores de flores y brotes florales durante los años 1987 a 1990

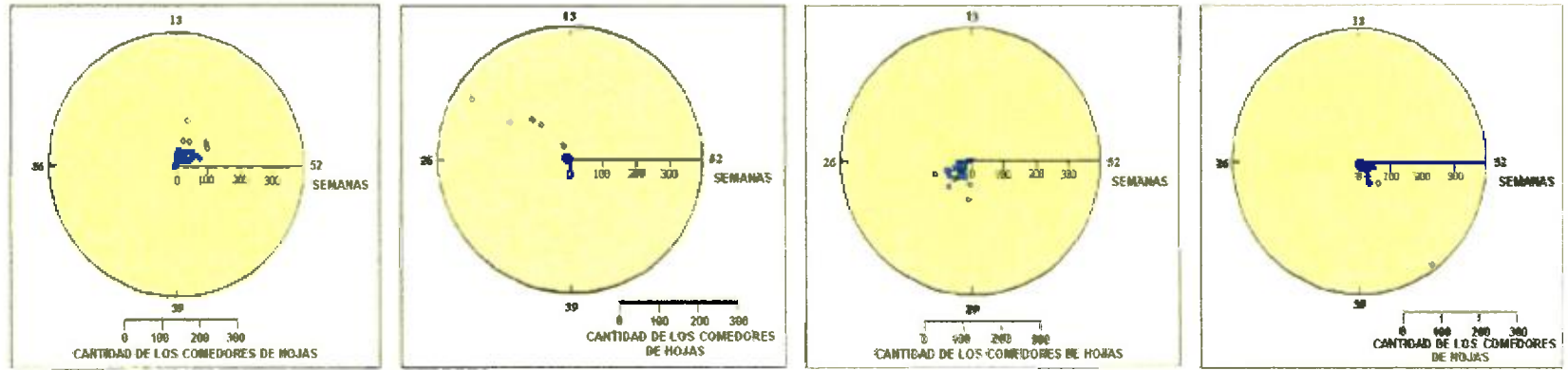


Fig. 80e Comedores de hojas durante los años 1987 a 1990