

4

ESTRATIFICACIÓN VERTICAL Y DIVERSIDAD DE COLEOPTERA: (CURCULIONOIDEA) EN TRAMPAS DE LUZ DE LA ISLA BARRO COLORADO, REPÚBLICA DE PANAMÁ

¹HÉCTOR BARRIOS y ²MARIO GONZÁLEZ

^{1,2}Universidad de Panamá, Programa de Maestría en Entomología, Panamá.

Correspondencia: ^{1,2}Universidad de Panamá Programa de Maestría en Entomología, Campus Central, Panamá. E-mail: Héctor Barrios (hbarrios@ancon.up.ac.pa) y Mario González (osprey84@hotmail.com)

RESUMEN

Este trabajo se realizó con insectos pertenecientes a la superfamilia Curculionoidea capturados con trampas de luz ubicadas en la isla Barro Colorado, República de Panamá, durante el período de 1987 a 1990, con el fin de investigar la existencia de la estratificación vertical y diversidad de las especies de esta superfamilia. 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 36,163 individuos (17,077 sotobosque y 19,086 dosel). Estos insectos pertenecen a ocho familias, 108 géneros, 510 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 obtuvieron mediante los índices de diversidad y la curva de acumulación de especies, encontrándose que en el sotobosque existe una mayor diversidad de especies y que, en el dosel, hay una mayor abundancia de individuos.

PALABRAS CLAVES

Estratificación vertical, diversidad, Coleoptera (Curculionoidea), trampas de luz, Isla Barro Colorado, República de Panamá.

INTRODUCCIÓN

Estudios realizados en Panamá por Wolda, (1977, 1978, 1982, 1988, 1989), Edwards (1994) y en América Central (Ackerman, 1983) han demostrado que muchas taxa de insectos tropicales experimentan fluctuaciones tanto en el espacio como en el tiempo. Este concepto resultó ser controversial debido a que en los trópicos los cambios estacionales no son tan evidentes como lo son en las regiones templadas; éstos fueron denominados fluctuaciones estacionales (Tanaka *et al.* 1988). Fueron los trabajos pioneros realizados por investigadores como Wolda (1978) y Smythe (1990), con trampas de luz e intercepción en la isla Barro Colorado desde mediados de los años 70 los que se pudieron contar entre los primeros intentos por conocer la composición espacial y temporal de los grupos de insectos en el bosque tropical. Se ha requerido de mucho tiempo y esfuerzo para almacenar suficientes datos que puedan apoyar estas ideas.

Existen estudios multidisciplinarios, en América (Barrios, 1997), Asia (Makoto *et al.* 1995), África (Basset *et al.* 2001), Australia (Stork *et al.* 2006) que se dedican a conocer la dinámica de los insectos en los bosques tropicales tanto en el espacio, como en el tiempo. La coexistencia de muchas especies de insectos en un tipo de bosque se debe al alto grado de especialidad y diversidad de nichos, condicionado por la variedad de recursos, hábitat y factores limitantes en el bosque, los cuales son determinados por el tipo de vegetación, grado de perturbación, luz, temperatura, humedad y la edad del mismo (Basset *et al.* 2001).

Varios autores sugieren que los diferentes factores mencionados arriba pueden explicar la estratificación vertical de los insectos en el bosque tropical. Pero algunos de ellos como Sutton *et al.* (1983); Hammond *et al.* (1997); Basset *et al.* (2003) concluyen que la mayor diversidad está en el dosel y otros autores como DeVries *et al.* (1997) y Schultze *et al.* (2001) aseveran que la mayor diversidad se da en el sotobosque. En la actualidad conocemos que hay una evidente estratificación vertical para algunos grupos estudiados (Barrios 2003; Medianero *et al.* 2003; Basset 2001). Con esta base no podemos concluir de forma definitiva que el patrón de diversidad para todos los grupos de insectos y para todos los trópicos será de igual forma.

Por eso en este trabajo se intenta contribuir a lo ya aportado por los autores antes mencionados en el tema de la estratificación vertical de los insectos del bosque tropical. Hemos escogido para esto la superfamilia Curculionioidea la cual contiene a la familia Curculionidae, que representa la familia de organismos vivos más diversa del planeta. En este trabajo se estudia la estratificación vertical (dosel sotobosque) y la diversidad de la superfamilia Curculionioidea que fueron capturadas en las trampas de luz de la isla Barro Colorado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio:

Este trabajo se llevó a cabo en la isla Barro Colorado en el Lago Gatún, Panamá. Esta isla tiene una superficie de 15,6 Km² y un perímetro de 48 Km. Otras características físicas y biológicas de este lugar se pueden encontrar en Leigh *et al.* (1990), Windsor (1990), Leigh (1999), Hubbell y Foster (1991a, 1991b), Foster (1990c) y Foster (1991).

Trabajo de Campo:

Se emplearon dos trampas de luz modelos Pennsylvania modificadas por Smythe (1990). A las trampas de intercepción se le colocaron cuatro láminas acrílicas de 49 cm. de largo por 13,5 cm. de ancho (superficie total 5292 cm²) y 0,6 centímetros de espesor formando una cruz alrededor del tubo fluorescente ultravioleta modelo F15T8-BL que funcionaba las 24 horas. Instaladas en la isla Barro Colorado a tres metros de altura en el sotobosque y la otra a 27 metros de altura en el dosel del bosque. Las muestras estudiadas corresponden a los años 1987-1990. Las trampas eran servidas diariamente y depositadas en dos recipientes. Posteriormente, fueron llevadas al Centro Tupper donde se extraían algunos grupos focales y el residuo del material se colocaba en dos recipientes, uno por cada trampa con la colecta de una semana debidamente etiquetados. Con este material (residuos) se ha procesado un total de 208 semanas desde 1987 a 1990. Actualmente las muestras de Curculionioidea se encuentran en la colección de referencia del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología de la Universidad de Panamá. Las variables climáticas del área de estudio fueron cedidas por Steve Paton de la estación meteorológica situada en la isla Barro Colorado, la cual forma parte del programa del medio ambiente del Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian.

Procesamiento e Identificación del Material Entomológico:

Los especímenes fueron montados en alfileres entomológicos y etiquetados. Este material se identificó por medio de claves (Arnett, 2002; Kissinger, 1964; O'Brien y Wibmer, 1978, 1979; Dobie *et al.* 1984) y/o se comparó con material identificado de las colecciones de referencia de la Universidad de Panamá: a) Programa Centroamericano de Maestría en Entomología, b) Museo de Invertebrados G.B. Fairchild, de la Facultad de Ciencias Naturales y Tecnología. Se estableció una colección de referencia adicionando las nuevas especies en el proceso. Se les asignó un código de tres letras y un número. Para los grupos que no pudieran ser identificados a nivel de especie se utilizó el concepto de morfoespecies (Olivier y Beattie, 1996). Las variables climáticas fueron cedidas por Steve Paton del programa del medio ambiente del Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian. Al final se elaboró una base de datos con todas las variables juntas.

El Análisis Estadístico:

Se utilizó la base de datos para ordenar la información y el análisis por familias. Para analizar la estratificación vertical se utilizó el ANOVA sencillo, con la cual se comparó la frecuencia de captura en las trampas del sotobosque y el dosel (Lestón y Johnson, 1987). Se analizaron utilizando los paquetes estadísticos (STATISTICA 5.0 y SYSTAT 5.0). La abundancia y diversidad se compararon en ambos estratos utilizando las curvas de acumulación de especies. Los índices de diversidad, de Shannon-Weaver y de dominancia de Simpson-Gini, así como el índice de similitud de Morisita-Horn para medir la similitud de especies en los estratos. También se utilizaron los índices de CHAO 1 y 2 debido a que se encontraron muchas especies que sólo contaban con uno o dos individuos. Estos parámetros fueron analizados con EstimateS 7.5.

RESULTADOS

Se colectaron 36,163 especímenes de la superfamilia Curculionoidea agrupándose en ocho familias, 23 subfamilias, 106 géneros, 519 especies. Muchas especies (133) estaban representadas por un solo individuo (especies *singletons*) y 82 con sólo dos individuos (especies *doubletons*).

Como se aprecia en el (Cuadro 1) para el año 1990 se registró la mayor cantidad de individuos con 13,782 lo que representó el 36,2% de la captura total, seguido del año 1987 con 9,251 (24,3%), 1988 con 7,300 (19,2%) y por último el año

1989 con 6,637 (17,4%) de la captura total. El análisis de ANOVA simple indicó que existen diferencias altamente significativas entre los años de colecta.

La familia más abundante fue Curculionidae con 22,796 insectos (59,9% de la colecta), seguido por Scolytidae con 7,504 (19,7%), Platypodidae con 2,578 (6,77%), Brentidae con 1,468 (3,86%), Anthribidae con 775 (2,04%), Apionidae con 674 (1,77%), Attelabidae con 355 (0,93%) y por último Rhynchitidae con 13 (0,0003%), (Cuadro 2).

Estos escarabajos se agruparon en nueve grupos ecológicos tomando en cuenta sus hábitos alimenticios y los datos de abundancia total y la abundancia en cada estrato. El grupo más predominante fue el de los barrenadores de tallos y descortezadores con 13,362 insectos (35,09%), seguido por los barrenadores de tallos y raíces herbáceas con 10,501 (27,58%), los barrenadores de frutos y semillas con 6,489 (17,04%), los comedores de hojas con 3267 (8,58%), los comedores de flores y brotes florales con 2,569 (6,82%), los minadores de hojas con 1,319 (3,46%), los comedores de frutos con 297 (0,78%) y los formadores de agallas con 287 (0,75%) (Cuadro 3).

Estratificación Vertical:

La trampa del sotobosque capturó 17,573 (46,16%) individuos que representaron 444 (87,06%) especies. Se encontraron 94 (18,58%) especies propias de este estrato; 89 especies (17,45%) con un solo individuo y 49 especies (9,68%) tenían dos individuos. En el dosel se colectaron 20,498 individuos que representaron el 53,84% de la colecta pertenecientes a 388 (76,08%) especies. Se observaron 375 (73,3%) especies compartidas entre los dos estratos. De las especies que se reportan tan solo para uno de los estratos tenemos que para el dosel fueron colectadas 66 (13%) y para el sotobosque 94 (18,6%) especies. En el dosel 65 especies (12,8%), estuvieron representadas por un solo individuo y 36 especies (7%) estuvieron representadas por dos individuos. En el sotobosque encontramos 89 (17,5%) especies con un solo individuo y 49 (9,7%) con dos individuos (Cuadro 4). El análisis de las curvas de acumulación de especies en ambos estratos fue altamente significativo, ANOVA ($F = 53060,29$; $p < 0,00$).

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

La comparación de las 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.

Debemos resaltar que la composición de especies de las comunidades en los dos estratos estudiados son diferentes. El análisis de varianza aplicado muestra que para los cuatro años de estudio es significativo ($F = 63075,451$; $p < 0.000$). De igual forma se nota la composición de especies de los dos estratos cuando se analiza cada año por separado (Cuadro 6).

Para los dos estratos en conjunto se utilizó la curva de acumulación de especies y se pudo observar que durante 1987 se colectaron 380 especies que representan el 71,15% del total de especies colectadas. En 1988 se agregan 95 especies alcanzándose 475 especies (85,97% del total de especies) lo que equivale a un incremento del 14,82%. En 1989 se registran 498 especies; es decir tenemos 23 especies adicionales (98,42%) el incremento de este año es de 12,45%. Por último en 1990 sólo se adicionan ocho especies (1,58%) completándose, así, el total de especies estudiadas.

Para el sotobosque, durante el año 1987, se acumularon 290 especies (65,76%); en 1988 se adicionan 78 especies, aumentando a 368 (84,45%), esto equivale a un incremento del 17,69%. Otras 44 especies se suman en 1989, con lo que se alcanzó las 412 especies (93,42%) con un incremento 9,97%. En 1990 tenemos las 441 especies, con incremento del 6,58% con respecto a 1989, como se observa en la Fig. 1.

Para el dosel, durante el año 1987, se acumularon 277 especies (74,14%). En 1988 se sumaron 55 especies para alcanzar las 332 (86,46%), equivalentes a un incremento del 14,32%. Se sumaron 31 especies en 1989, con lo que se alcanzó las 363 especies (94,53%), con un incremento de 8,07%. En 1990 se llegó a las 384 especies, las cuales representan el total colectado en este estrato, habiendo incremento del 5,47% con respecto a 1989. Así es que, en el dosel, hay más individuos y acumulan más rápido que en el sotobosque como se aprecia en la Fig. 2.

Al comparar las curvas de acumulación de especies, para los dos estratos, escogimos un punto en la curva donde el número de individuos era bastante similar en ambos estratos. Para el sotobosque éste tuvo un valor de 16,573 individuos que correspondían a 441 especies; mientras que para el dosel éste tuvo un valor

de 16,597 individuos que correspondían a 376 especies. Aquí podemos apreciar una mayor diversidad en el sotobosque.

Con respecto a los grupos ecológicos en ambos estratos, la abundancia de ellos fue significativa (Cuadro 6) con la excepción de los comedores de hojas y los formadores de agallas. Siendo los barrenadores de tallos y raíces herbáceas los más abundantes en el sotobosque, mientras que el resto de los grupos ecológicos lo fueron en el dosel del bosque. En cuanto a la comparación de las medias de la abundancia de los grupos ecológicos por estrato, encontramos que 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.

El número de individuos en cada familia estuvo fuertemente correlacionado en ambos estratos. Se observó correlación significativa en Attelabidae, Brentidae, Curculionidae y Scolytidae; no así en Anthribidae y Apionidae. Los grupos ecológicos muestran una correlación altamente significativa excepto los formadores de agallas y minadores de hojas.

Diversidad y Abundancia:

El valor del índice de Shannon-Weaver "H" para los cuatro años fue de 4,55, siendo variado de acuerdo con el año. En tanto que el índice de Simpson "S" fue de 39,66, indicando la dominancia de unas pocas especies. El índice Morisita-Horn tuvo un valor de 0,5 en el muestreo por estrato, señalando que la composición de especies fue de 50% de similaridad dejando un claro 50% de especies propias de cada estrato.

Como se aprecia en el (Cuadro 7) para el sotobosque el índice de Shannon-Weaver tuvo un valor de 4,36; mientras que para el dosel fue de 4,54. En tanto que el índice de Simpson para el sotobosque fue de 30,23 y para el dosel 41,3. Estos índices disminuyeron a través de los años hasta 1989, aumentando en 1990. El índice de diversidad Chao 1 fue 508,11 para el sotobosque y 427,52 para el dosel; mientras que el índice de riqueza Chao 2 fue 507,4 para el sotobosque y 431,87 para el dosel. Finalmente el índice alfa fue 83,13 para el sotobosque y 68,36 para el dosel.

Con respecto a los grupos ecológicos el índice de Shannon-Weaver para 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 para el sotobosque hasta 1990. Sin embargo, para el dosel descendió hasta 1989, luego aumentó en 1990.

DISCUSIÓN

Con base en los resultados obtenidos de los Curculionidae capturados con trampas de luz de 1987 a 1990, la mayor captura de individuos se realizó en 1990, tanto en la colecta total, como por cada estrato. 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 el resultado del análisis estadístico indicó que la captura de cada año fue significativamente diferente. En términos generales los resultados presentados aquí concuerdan con los de Wolda *et al.* (1998); ellos encontraron en promedio por año de 788 especies y 31,776 especímenes, contrastando evidentemente con nuestros resultados (313 especies y 9,000 especímenes promedio por año). Una posible explicación a esto es dada por Wolda *et al.* (1998) cuando informa detalladamente que el árbol donde estaba suspendida la trampa produjo flores e inmediatamente comenzó a morir. Esto generó que una mayor captura de especies/individuos y de otros grupos de xilófagos y xylomicetofagos asociados a la descomposición de la madera del árbol en descomposición. Esto hizo cambiar la composición de la comunidad de forma evidente. Más detalles de este fenómeno se pueden encontrar en el trabajo citado de Wolda.

Los grupos ecológicos con mayor abundancia fueron los 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 (Arnett *et al.* 2002, Hubbell y Foster, 1991). 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. El comportamiento de estos grupos puede que reduzca la posibilidad de capturarlos en comparación con los generalistas, que por sus números aumentan estas probabilidades (Dobie *et al.* 1984).

Estratificación Vertical:

Los resultados indican la existencia de una diferencia significativa en la composición de la estructura de la comunidad de ambos estratos. Además, ambos es-

tratos comparten 376 especies que representaron el 73% de las especies colectadas, lo que concuerda con (Barrios, 1997), quien obtuvo resultados similares en la composición de la estructura de la comunidad de ambos estratos utilizando este mismo método de muestreo. (fig. 1).

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 trampa por lo que habrían caído al impactar con los paneles de acrílico de la trampa. También pudo deberse a que no se alimentaban de las especies de árboles que se encontraban en los alrededores de las trampas siendo atrapados más bien al azar (Basset *et al.*, 2003).

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. 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.

Cuando se analizó estadísticamente la composición de los grupos ecológicos en ambos estratos, sólo los comedores de hojas y los formadores de agallas, no mostraron una diferencia significativa, lo que se pudo deber a los hábitos alimenticios de las especies. Es posible que los miembros de estos grupos ecológicos requieran únicamente una selección de árboles de ciertas especies con los que han evolucionado, y que no se encuentren en las cercanías del árbol donde se instalaron las trampas. Así, su captura fue accidental al desplazarse.

Cuando se calcularon las correlaciones entre familias y grupos ecológicos se observó que sólo Apionidae y Attelabidae, así como los grupos ecológicos comedores de frutos y formadores de agallas, no presentaron una correlación significativa.

Abundancia y Diversidad de Curculionoidea:

Los índices de diversidad muestran que hubo una gran dominancia, lo que es evidente si observamos la cantidad de individuos y especies que tuvo la familia

Curculionidae en total y en cada estrato. 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, Chao 1 y Chao 2 son mayores en el sotobosque que en 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 Harms *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 del índice de Simpson es mayor 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 Morisita-Horn indica que la composición de especies en este lugar es muy parecida a través de los cuatro años de muestreos (Cuadro 6). La inflexión que se observó en la curva de acumulación de especies 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 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 hay una mayor diversidad de especies que en el dosel. Mientras que en este último estrato se registró una mayor riqueza de individuos que en el sotobosque.

Algunos autores, como Coley (1983) y Karr (1990), manifiestan que en el sotobosque hay una mayor diversidad de plantas jóvenes y que este grupo de plantas son más propensas a la herbivoría que las maduras. Esto puede influenciar a que algunos grupos de insectos tales como los estudiados en este trabajo estén relacionados con este fenómeno lo que explicaría su diversidad en el sotobosque.

CONCLUSIONES

Con base en nuestros resultados podemos afirmar que las especies estudiadas presentaron estratificación vertical definida entre los dos estratos dosel sotobosque. En el sotobosque existió una mayor diversidad de especies, mientras que en el dosel hubo una mayor abundancia de individuos.

SUMMARY

VERTICAL STRATIFICATION AND DIVERSITY OF COLEOPTERA (CURCULIONIDAE) IN LIGHT TRAPS LOCATED IN BARRO COLORADO ISLAND, REPUBLIC OF PANAMA.

This work was realized with insects belonging to the superfamily Curculionoidea captured with light traps located in Barro Colorado Island, during the period from 1987 to 1990. With the purpose to investigate vertical stratification, and species diversity of this superfamily. A trap was in the understorey at three meters height and the other in the canopy at 27 meters height. 36,163 individuals were collected (17,077 understorey and 19,086 in the canopy). These insects belong to nine families, 108 genera, 510 species. The existence of the vertical stratification was observed when analyzing the data of both strata with a ANOVA whose result is highly significant. The abundance and diversity of the species obtained by means of the indices of diversity and the accumulation curve of species that agreed in which in the understorey shows a greater diversity of species than in the canopy, but the individuals abundance on the canopy is higher than in the understorey.

KEY WORDS

Vertical stratification, diversity, Coleoptera (Curculionoidea), light traps, Barro Colorado Island, Republic of Panama

AGRADECIMIENTOS

A la licenciada Maribel González, por toda su ayuda en la elaboración de este artículo, a la licenciada Dallys Pérez por su ayuda en la elaboración de los gráficos de este artículo. Al Dr. Plutarco Ramos por su invaluable ayuda con los análisis estadísticos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERMAN, J.D. 1983. Diversity and Seasonality of Male Euglossine Bees (Hymenoptera, Apidae) in Central America. **Ecology** 64(2): 274-283.
- ARNETT, R. H.; M.C. THOMAS; P.E. SKELLEY AND J.H. FRANK. 2002. **American Beetles**, Vol. 2, **Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. CRC Press, London. First edition. 861 pages.
- 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. 2003 Insects herbivores feeding on conspecific seedlings and trees.. In: **Arthropods of tropical forests - spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy**, eds. Y. Basset, V. Novotny, S.E. Miller & R.L. Kitching. pp. 282-290. Cambridge University Press, Cambridge.
- BASSET, Y.; ABERLENC, H.-P., BARRIOS, H., CURLETTI, G., BÉRANGER, J.-M., VESCO, J.-P., CAUSSE, P., HAUG, A., HENNION, A.-S., LESOBRE, L., MARQUES, F. AND O'MEARA, R. 2001. Stratification and diel activity of arthropods in a lowland rain forest in Gabon. **Biological Journal of the Linnean Society** 72, 585-607.
- BASSET, Y., HAMMOND, P.M., BARRIOS, H., HOLLOWAY, J.D. AND MILLER, S.E. 2003. Vertical stratification of arthropod assemblages. In: Y. Basset, V. Novotny, S.E. Miller & R.L. Kitching (eds), **Arthropods of Tropical Forests. Spatio-temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy**, pp. 17-27. Cambridge University Press, Cambridge.
- COLEY, P. 1983. Intraespecific Variation in Herbivory on Two Tropical Tree Species. **Ecology** 64(3): 426-433.
- DeVRIES, P. J., MURRAY, D. & LANDE, R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. **Biological Journal of the Linnean Society**. 62, 343-364.
- DOBIE, P.; C. HAINES; R. HODGES AND P. PREVETT (compilers) 1984. **Insects and Arachnids of Tropical Stored Products. Their Biology and Identification (A Training Manual)**. Storaged 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.

- 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. En: Leigh, E.; Rand, E. and D. Windsor. (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. En: Leigh, E.; Rand, E. and D. Windsor. (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**. En: Leigh, E.; Rand, E. and D. Windsor. (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 Rainforests**. New Haven Yale University Press.
- HAMMOND, P. M., STORK, N. E. AND BRENDLELL, M. J. D. 1997. Tree crown beetles in context: a comparison of canopy and other ecotone assemblages in a lowland tropical forest in Sulawesi. In **Canopy arthropods** (ed. N. E. Stork, J. Adis & R. K. Didham), pp. 184-223. London, UK: Chapman & Hall. Soc. 78, 287-297.
- HARMS, K.; J. POWERS AND R. MONTGOMERY 2004. Variation in Small Sampling Density, Understory Cover, and Resource Availability in Four Neotropical Forest. **Biotropica** 36(1): 40-51.
- HUBBELL, S. AND FOSTER, R. 1991a. The Fate of Juvenile Trees in a Neotropical Forest: Implications for the Natural Maintenance of Tropical Tree Diversity. 7: 317-342. En **Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants: Meeting**, Bangi, Malasia. Man and Biosphere Series.
- HUBBELL, S. AND R. FOSTER 1991b. Structure, Dynamics, and Equilibrium Status of Old-Growth Forest on Barro Colorado Island. 552-541. En **Four Neotropical Rainforests; Meeting of the American Institute of Biological Sciences**, Columbus, Ohio USA. Gentry, P. (ed)
- KARR, J. 1990. Birds of Tropical Rainforest: Comparative Biogeography and Ecology. In **Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities**: 215- 228
- KISSINGER, D.G. 1964. **Curculionidae of America North of Mexico**. Taxonomic Publications. South Lancaster, Massachusetts. U.S.A. First edition. 143 pages.

- LEIGH, E. 1999. **Tropical forest ecology: a view from Barro Colorado Island**, New York : Oxford University Press, 245 p.
- LESTÓN, R. C. AND W. D. JOHNSON 1987. **Principios de Bioestadística**. Editorial Manual Moderno S. A., México D.F. Primera edición. 298 pag.
- MAKOTO K., TAMIJI I., ABANG A. H, TERUYOSHI N., MAHAMUD B. M., ABDUL R. N., TAKAO I., SEIKI Y. AND TAKAKAZU Y. 1995. Seasonality and Vertical Structure of Light-Attracted Insect Communities in a Dipterocarp Forest in Sarawak. **Researchers on Population Ecology** 37(1), 1995, pp. 59-79.
- MEDIANERO, E; VALDERRAMA, A; BARRIOS, H. 2003. Diversidad de insectos minadores de hojas y formadores de agallas en el dosel y sotobosque del bosque tropical. **Acta Zoológica Mexicana**, 89: 153-168.
- O'BRIEN, C. W. AND G. J. WIBMER 1978. Numbers of Genera and Species of Curculionidae (Coleoptera). **Entomological News**. 89(1,2):89-92.
- O'BRIEN, C. W. AND 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.
- OLIVIER, R. AND A. BEATTIE 1996. Invertebrate Morphospecies Surrogates for Species. A Case of Study. **Conservation Biology**. 10(1): 99-109.
- SCHULTZE, C. H., LINSENMAIER, E. AND FIEDLER, K. 2001. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. **Plant Ecology**. 153,133-152.
- SHELLY, T. 1988. Relative Abundance of the Day-Flying in Treefall Gaps vs. Shaded Understory in a Neotropical Forest. **Biotropica** 20(2): 114-119.
- SMYTHE, N. 1990. Abundancia de Insectos Nocturnos en un Bosque Neotropical. En **Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo**. Leigh, E.; Rand, E. and D. Windsor. (eds) 393-402. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa. Panama. 546 pag.
- STORK, N. E. AND P. S. GRIMBACHER. 2006. Beetle assemblages from an Australian tropical rainforest show that the canopy and the ground strata contribute equally to biodiversity. **Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences**. 7; 273(1596): 1969-1975.
- SUTTON, S. L.; C. P. ASH AND 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.
- 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 En: **Ecología de un Bosque Tropical**, pag 403-414. ed. Egberts G. Leigh et. al. 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.; C. O'BRIEN AND H. STOCKWELL. 1998. Weevil Diversity and Seasonality in Tropical Panama as Deduced from Light-Trap Catches (Coleoptera: Curculionoidea). **Smithsonian Contributions to Zoology**. 590. 1-79.

Cuadro 1: Número de especies compartidas e individuos por estrato durante los años de estudio.

años	dosel		sotobosque	
	especies	individuos	especies	individuos
1987	272	3,975	282	4,436
1988	281	3,846	306	3,487
1989	227	3,940	190	2,629
1990	231	7,325	212	6,457
1987-90	447	20,498 (53.8%)	448	17,573 (46.2%)

Cuadro 2: Cantidad de individuos por familias y por estratos

Familias	Sotobosque	Dosel	Total
Anthribidae	353	422	775
Apionidae	431	243	674
Attelabidae	89	266	355
Brentidae	806	662	1468
Curculionidae	10,254	12,542	22,796
Platypodidae	1,465	1,113	2,578
Rhynchitidae	6	7	13
Scolytidae	3,673	3,831	7,504
Total	17,077	19,086	36,163

Cuadro 3: Abundancia de Curculionoidea por grupo ecológico y por estrato.

Grupos ecológicos	Sotobosque	Dosel	Total
Barrenadores de frutos y semillas	1,996	2,563	4,559
Barrenadores de tallos y descortezadores	6,174	7150	13,324
Barrenadores de tallos y raíces	6,377	4175	10,552
Comedores de flores	936	1621	2557
Comedores de frutos	73	223	296
Comedores de hojas	1,036	2231	3,267
Formadores de agallas	67	220	287
Minadores de hojas	418	903	1321
Total	17,077	19,086	36,163

Cuadro 4: Número de especies propias del estrato, únicas y dobles durante los años de estudio.

Ubicación y representación de la especies	dosel	sotobosque
sp propias del estrato	66 (13%)	94 (18.6%)
sp singletons	65 (12.8%)	89 (17.5%)
sp doubletons	36 (7%)	49 (9.7%)

Cuadro 5: Resultado del ANOVA entre las familias en ambos.

estratos ($p < 0,05$)

Sotobosque/Dosel	ANT	API	ATT	BRE	CUR	PLA	SCO
Anthribidae	0,81						
Apionidae		0.05					
Attelabidae			0.05				
Brentidae				4,69			
Curculionidae					0,52		
Platypodidae						0,33	
Scolytidae							0,35

*se muestran en negrita las diferencias significativas Anthribidae (ANT), Apionidae (API), Attelabidae (ATT), Brentidae (BRE), Curculionidae (CUR), Platypodidae (PLA), Scolytidae (SCO).

Cuadro 6: Número de especies compartidas por estrato durante los años de estudio.

años	dosel	especies compartidas	soto-bosque	F	P	Morisita-Horn
1987	272	216 (64%)	282	2.25	0.000	0.403
1988	281	219 (59%)	306	1.96	0.000	0.146
1989	227	156 (60%)	190	1.57	0.000	0.357
1990	231	176 (66%)	212	2.34	0.000	0.446
1987-90	447	376 (72%)	448	2.10	0.000	0.501

F y P producto del análisis de varianza simple ANOVA

Cuadro 6: Resultado del ANOVA entre los grupos ecológicos de ambos

estratos ($p < 0,05$)

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

BFS = Barrenadores de frutos y semillas, BTD = Barrenadores de tallos y descortezadores, BTR = Barrenadores de tallos y raíces, CFL = Comedores de flores, CFR = Comedores de frutos, CH = Comedores de hojas, FA = Formadores de agallas, MH = Minadores de hojas.

Cuadro 7: Diversos índices utilizados para medir la riqueza y abundancia de especies durante los años de estudio.

Indices	dosel	sotobosque
Chao1	247.52	508.11
Chao2	431.87	507.44
ACE	420.37	498.46
Simpson	41.30	30.23
Shannon Winner	4.54	4.36
Alfa	68.36	83.13
Coleman	383.74	440.62
Morisita-Horn	0,501	0.501

