



ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DEL ORDEN DIPTERA EN EL DOSEL DEL BOSQUE TROPICAL

ROSA M. ESTRADA-HERNÁNDEZ¹ Y HÉCTOR BARRIOS²

¹ Universidad de Panamá,
Programa Centroamericano de Maestría en Entomología.
rosamariaestradah@gmail.com

² Universidad de Panamá,
Programa Centroamericano de Maestría en Entomología.
Autor para correspondencias: hector.barriosv@up.ac.pa

RESUMEN

La presente investigación se realizó con el propósito de estudiar la diversidad, estructura de la comunidad y grupos tróficos del Orden Diptera en el dosel de un bosque tropical. Para este estudio se utilizaron especímenes capturados con diez trampas de intercepción compuesta (Malaise y ventana) durante los años 1995-1996. Las trampas estaban ubicadas en el dosel del bosque del Parque Natural Metropolitano, distribuidas en cinco árboles de *Anacardium excelsum* y cinco de *Luehea semanii*. Para asignar los especímenes a los grupos tróficos se identificaron hasta género (97%), los restantes fueron determinados a nivel de morfoespecies (3%). En los muestreos se capturaron 6,608 especímenes, distribuidos en dos subórdenes, 41 familias, 180 géneros y seis morfoespecies. Las especies fueron asignadas a siete categorías tróficas; el grupo trófico de Saprófagos presentó diferencias estadísticas significativas con los otros grupos tróficos en cuanto a la abundancia, riqueza de especies y diversidad; este grupo presentó la mayor diversidad, abundancia (71%) y riqueza de especies (51%). La especie que más influye en las diferencias encontradas es *Ledomyia* sp; esta especie pertenece al grupo de Saprófagos y es la más abundante en todo el muestreo (24.88%). El presente trabajo muestra que el Orden Diptera es un

grupo abundante, taxonómicamente diverso y es un grupo heterogéneo en sus grupos tróficos en el dosel del bosque tropical.

PALABRAS CLAVES

Abundancia, diversidad, grupos tróficos, *Ledomia*, *Anacardium excelsum*, *Luehea semannii*, Parque Natural Metropolitano, Panamá.

INTRODUCCIÓN

El Orden Diptera es uno de los cuatro órdenes más diversos de insectos; cuenta con unas 153,000 especies descritas a nivel mundial (Yeates y Wiegmann, 2005; Brown *et al.*, 2009) aunque la mayoría de especies aún no han sido recolectadas o descritas, los expertos creen que el número de especies podría llegar a superar el millón (Hammond, 1992). Este Orden está organizado en 180 familias; Brown (2001) reconoce que 22 de esas familias cuentan con más de 2000 especies descritas cada una, las cuales comprenden aproximadamente el 80% de las especies conocidas.

Los dípteros se encuentran distribuidos en todos los continentes, contando con numerosas especies en las regiones tropicales. Aunque no existe un análisis en el cual se comparen el número de especies por continente o regiones tropicales, la región Paleártica cuenta con la mayor riqueza de especies documentada; sin embargo, se considera que la región Neotropical puede llegar a presentar la mayor riqueza de especies (Brown *et al.*, 2009).

La relevancia de los dípteros para la humanidad es difícil de subestimar; muchas especies son importantes en la transmisión de enfermedades, polinización de las plantas, descomposición de materia vegetal y animal, control biológico y otros procesos de los ecosistemas, que apenas comienzan a ser comprendidos (Brown, 2005; Brown *et al.*, 2009).

A pesar de la importancia ecológica y económica de Diptera, pocos estudios se han realizado en la región tropical y en otras regiones (Brown *et al.*, 2009). Comprender la enorme diversidad de fauna de insectos tropicales es uno de los desafíos que enfrentan los ecologistas. Existen inventarios exactos de especies cada vez más disponibles para ciertos taxones, pero todavía muy poco se sabe acerca de los procesos a nivel comunitario que generan y mantienen la diversidad de insectos tropicales (Lewis *et al.*, 2002). Cada vez es más común; en los

estudios de biodiversidad de insectos basados en el muestreo masivo, que las muestras sean analizadas no sólo en composición taxonómica, sino también utilizando esos mismos datos organizados en grupos tróficos (Southwood *et al.*, 1982; Stork, 1987; Hammond, 1990; Krüger y McGavin, 2001).

Los niveles generales de abundancia, la gran diversidad de taxones, la facilidad de muestreo y la variedad de roles ecológicos desempeñados por los dípteros en los ecosistemas, los sitúan junto a los coleópteros como indicadores potencialmente útiles para los análisis ecológicos. La conversión de datos taxonómicos en datos de gremio trófico debe realizarse con cuidado. Para algunas familias, es evidente que apenas se han realizado registros, pero a medida que las investigaciones se efectúen, existen más datos disponibles para realizar mejores asignaciones (Yeates y Wiegmann, 2005).

Por lo antes mencionado, el objetivo del presente trabajo es estudiar la diversidad, estructura de la comunidad y grupos tróficos del Orden Diptera en el dosel del bosque tropical, en el Parque Natural Metropolitano durante el periodo de los años 1995-1996.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Parque Natural Metropolitano (PNM) está ubicado en el corregimiento de Ancón, distrito de Panamá, provincia de Panamá. El PNM tiene una extensión de 232 hectáreas y tiene una edad aproximada de 80 años. Se considera que, en Centroamérica, es la única área protegida que se encuentra dentro de los límites de una ciudad metropolitana. El PNM junto con el Parque Nacional Camino de Cruces y el Parque Nacional Soberanía, forman parte de un corredor biológico que se extiende a lo largo de la ribera Este del Canal de Panamá (Parque Natural Metropolitano).

Entre las características físicas más relevantes del PNM, podemos mencionar que está conformado por pequeñas colinas; las zonas montañosas cubren aproximadamente dos terceras partes de la sección noreste del área; estas formaciones rocosas moldean el paisaje con elevaciones que varían de 10 a 138 msnm, su altura máxima es de 150 msnm. El PNM presenta un bosque tropical seco, semideciduo, de tierras bajas que una vez estuvo ampliamente distribuido a lo largo de la costa del Pacífico de Mesoamérica desde México hasta Panamá.

Este parque presenta una estación seca que comprende los meses de diciembre hasta abril, período durante el cual el bosque presenta características de semicaducifolio y una lluviosa de mayo a noviembre. La precipitación y temperatura promedio anual es de 1,740 mm y 28°C, respectivamente.

El dosel de este bosque presenta una altura de 25 a 30 metros (m) con árboles que emergen a 40 m. Los árboles grandes más comunes en el PNM son: *Anacardium excelsum* (Espavé), *Bursera simaruba* (Almácigo), *Enterolobium cyclocarpum* (Corotú), *Luehea semannii* (Guácimo colorado), *Spondias mombin* (Jobo), *Spondias radlkolfen* (Jobo), *Calycophyllum candidissimum* (Madroño), *Ficus insipida* (Higuerón) y *Astronium graveolens* (Zorro).

Acceso al Dosel del Parque Natural Metropolitano

La grúa del PNM funciona como un sistema de acceso al dosel del bosque para poder estudiar la biodiversidad de especies que allí interactúan. Ésta cuenta con 40 metros de altura dentro del bosque y opera en un radio de 52 metros; se encuentra ubicada en el Camino del Mono Tití, en el centro de una parcela de una hectárea, donde 316 árboles con un diámetro mayor de 10cm han sido identificados y medidos. Los árboles dentro de esta parcela cuentan con una altura que está entre los 30-40 metros. La especie de árbol dominante es *Anacardium excelsum* (Khunt) Skeels 1912; sin embargo, más de 60 especies de árboles y lianas se pueden alcanzar dentro del perímetro de la grúa.

Método de recolecta de insectos en el Dosel del Parque Natural Metropolitano

El material utilizado en este estudio fue parte del Programa de Biología Tropical del Dosel, impulsado por el Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian (STRI) y el Programa Ambiental de las Naciones Unidas (UNEP). Para la recolección de insectos, se empleó el modelo de trampa de intercepción compuesta, propuesta por Basset (1988), que está conformada por dos subunidades; la parte superior es una pequeña trampa Malaise similar al modelo de Townes (1972), cuyas dimensiones son 66.5 x 61 x 71.5 cm, con un área de cobertura de 35 cm²; la inferior es una trampa de ventana derivada del diseño de Wilkening *et al.*, (1981) con dimensiones de 53 x 26 cm, con un área de cobertura de 14 cm². Esta trampa fue ligeramente modificada para facilitar su manejo en el dosel, añadiéndole una estructura rectangular de tubos de pvc en el contorno, que permitió mantenerla fija.

Para realizar el muestreo se seleccionaron cinco árboles de *Luehea seemannii* Triana y Planch 1862 y cinco de *Anacardium excelsum* (Khunt) Skeels 1912; éstos se encuentran en el radio de operación de la grúa y fueron identificados con los siguientes números 1, 2, 11, 20, 21 y 2, 3, 8, 10, 11, respectivamente. En cada uno de los árboles se estableció una trampa en la parte superior del dosel a una altura aproximada de 40 metros. Utilizando la grúa del STRI, las muestras, contenidas en los frascos colectores de las trampas con alcohol al 70%, fueron retiradas cada siete días; a éstas se les añadió una etiqueta con la información de fecha de colecta, número y especie de árbol, año y sitio de estudio. Los frascos colectores se rellenaron nuevamente con alcohol al 70%.

Identificación taxonómica del material entomológico

Las muestras, que contenían diferentes artrópodos, fueron trasladadas al STRI para ser procesadas por investigadores y estudiantes. Algunos Órdenes de la Clase Insecta provenientes de estas muestras aún no han sido estudiados; por lo tanto, se utilizó material del Orden Diptera correspondientes a los años 1995 y 1996 para este estudio. Los especímenes de Diptera se encontraban preservados en viales de vidrio con alcohol al 70%; estos habían sido previamente separados por otros estudiantes a nivel de Orden. La identificación taxonómica se realizó en las instalaciones del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología (PCMENT). Ésta consistió de dos etapas: en la primera se realizó la identificación de morfoespecies; para ello durante la revisión de muestras con la ayuda del estereo microscopio KONUS Crystal 45, se separaron y contabilizaron las morfoespecies encontradas, con las cuales se creó una base de referencia, colocándolas en viales plásticos por separado; a cada una se le asignó un código alfanumérico el cual era ingresado en la base de datos en el programa Microsoft Excel 2016.

La segunda etapa consistió en la identificación taxonómica de estas morfoespecies. La identificación se realizó hasta el nivel de género; para ello se utilizaron las claves de Rafael y Rosa (1991), Ramírez-García y Hernández-Ortiz (1994), Brown *et al.*, (2009), Nihei y De Carvalho (2009), Brown *et al.*, (2010), O'Hara (2011), Gaimari y Mathis (2011), Rodríguez y Rafael (2012), así como los recursos de los sitios web <http://www.Diptera.info/news.php>, <http://www.phorid.net/>, http://cjai.biological/survey.ca/lcm_14/index.html, <http://www.nadsDiptera.org/Tach/WorldTachs/Genera/Worldgenera.htm>. Para confirmar o corroborar algunas de las identificaciones se consultó la colección de referencia del PCMENT.

Asignación de grupos tróficos

Para los grupos tróficos se utilizaron los propuestos por Yeates y Wiegmann (2005); estos están basados en la información de los hábitos de las larvas debido a que se considera la etapa funcional más importante del ciclo de vida de las moscas, así como la de más larga duración.

Los grupos tróficos de acuerdo a Yeates y Wiegmann (2005) están conformados por ocho categorías: Cecidógenos, Depredadores, Fitófagos, Frugívoros, Micetófagos, Saprófagos, Parasitoides, Xylófagos y Sin impacto trófico. En aquellas especies donde no se contaba con información que permitiera realizar una asignación a una categoría trófica y pertenecían a una familia que, de acuerdo a la literatura, presenta varios hábitos, éstas fueron denominadas como Desconocidas. La asignación de las especies a cada categoría de grupo trófico se basa en los registros de la biología para cada género, de acuerdo a Brown *et al.*, (2009) y Brown *et al.*, (2010) en el que cada familia de Diptera contiene una pequeña sección sobre la biología de los géneros registrados hasta esa fecha para Centro América.

Análisis de datos

Para determinar diferencias estadísticas en la abundancia y riqueza de los especímenes entre los árboles de *A. excelsum* y *L. semannii* se realizó una prueba de *t* de Student.

Para determinar diferencias estadísticas en la abundancia y riqueza de los grupos tróficos en la comunidad de Diptera en general y en los árboles de *A. excelsum* y *L. semannii* se realizó la prueba *H* de Kruskal-Wallis. Para determinar diferencias estadísticas en la abundancia de los grupos tróficos entre los árboles se realizó la prueba de Mann-Whitney.

Se realizó la prueba no paramétrica ANOSIM para medir diferencias significativas entre los árboles para cada grupo trófico; ésta se basa en cualquier medida de distancia (Clarke 1993); en este caso se utilizó la distancia de Bray-Curtis. Complementario al ANOSIM se realizó el análisis SIMPER el cual consiste en un método para la evaluación de los taxones que más contribuyen en las diferencias observadas entre los grupos (Clarke 1993), para lo cual también se utilizó la medida de similitud de Bray-Curtis.

Se calcularon para la comunidad de Diptera y cada árbol, tanto a nivel general como de los grupos tróficos, la diversidad ecológica alfa representada por los índices de Shannon-Wiener (H') y Simpson. Para el análisis de diversidad ecológica beta, entre los árboles para la comunidad de Diptera, se aplicaron los índices cualitativos de Sorensen y Jaccard, así como los índices cuantitativos de Sorensen y de Morisita Horn. Para la diversidad ecológica beta de los grupos tróficos de Diptera entre los árboles se utilizó el índice Sorensen (cuantitativo).

Para realizar comparación de las diversidades de Shannon y Simpson en dos muestras se realizó la prueba t de diversidad (Hutcheson, 1970).

Para los cálculos y análisis estadísticos se utilizaron los programas, Microsoft Excel 2016, XLSTAT, versión 18.06, EstimateS versión 9.1.0 y PAST, versión 3.15.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Descripción de la comunidad de Diptera en el Dosel

Se capturó un total de 6,608 especímenes durante los años 1995-1996, distribuidos en dos subórdenes, 41 familias, 180 géneros y 6 morfoespecies. En las capturas predominó el Suborden Nematocera con el 82% de los especímenes, mientras que para el Suborden Brachycera se registró el 17% de los especímenes (Cuadro 1). En el muestreo las familias más abundantes fueron Cecidomyiidae con un total de 2,891 (43.75%), seguida de Ceratopogonidae con 960 (14.53%) y Sciaridae con 755 (11.43%) especímenes, todas estas pertenecientes al Suborden Nematocera; estas tres familias conforman el 69.7% de especímenes en todo el muestreo.

Las trampas colocadas en *A. excelsum* recolectaron el 81% de los especímenes. En la comparación de la abundancia de dípteros en *Anacardium excelsum* y *Luehea semannii*, la prueba t-Student determinó que existen diferencias estadísticas significativas ($t=3.56$, $p<0.0073$).

Cuadro 1. Especímenes de Diptera recolectados durante los años 1995-1996 en el Parque Natural Metropolitano.

Suborden	Cantidad de especímenes por		Total
	<i>Anacardium excelsum</i>	<i>Luehea semannii</i>	
Nematocera	4371	1096	5467
Brachycera	981	160	1141
Total	5352	1256	6608

De las 186 especies de Diptera que fueron capturadas, 91 de estas especies estuvieron representadas por menos de 1% de las capturas realizadas durante el estudio. En 59 especies se registró un espécimen y en 32 se registraron dos; estas especies representan el 48.9% del total de las especies registradas.

Del total de especies, el 22.58% corresponde al Suborden Nematocera y el 77.42% pertenece al suborden Brachycera (Cuadro 2). Las familias que registraron una mayor riqueza de especies (>10), fueron Tachinidae (23), Stratiomyidae (17), Dolichopodidae (14) y Syrphidae (11), todas pertenecientes al Suborden Brachycera. El 75.3% de las especies se encontraron en las trampas colocadas en *Anacardium excelsum* y 1% en *Luehea semannii*, el 23.7% son especies encontradas en ambos árboles (Cuadro 2). De acuerdo al análisis t-student, realizado para la riqueza de especies, mostró que existen diferencias estadísticamente significativas entre *A. excelsum* y *L. semannii* ($t=5.03$, $p<0.0010$).

Cuadro 2. Riqueza de especies de Diptera recolectados durante los años 1995-1996 en el Parque Natural Metropolitano.

Taxa /Índices	Cantidad de especies por árbol		Especies compartidas	Total
	<i>Anacardium Excelsum</i>	<i>Luehea semannii</i>		
Nematocera	42 (27)	15	15	42
Brachycera	142 (113)	31(2)	29	144
Total de especies capturadas	184 (140)	46(2)	44	186

El ANOSIM muestra diferencias para los árboles ($R=0.65$, $p=0.019$); el análisis SIMPER mostró que la especie que más aporta a la diferencia observada entre los árboles es *Ledomyia* sp 24.88%. De acuerdo al índice de similitud de Jaccard, los árboles son similares en la composición de especies en un 23% y de acuerdo al índice de Sorensen (cuantitativo) presentan una similitud del 37%; el índice de Morisita-Horn muestra una similitud de 70%, esto en relación con las especies más abundantes, por ser sensible a este factor (Cuadro 3), afectado por la abundancia de algunas especies como *Ledomyia* sp, *Bruggmannia* sp, *Dasyhelea* sp. El índice de diversidad de Shannon estimó que la comunidad de Diptera tiene una alta diversidad. En el análisis de las dos especies de árboles, resultó que *L. semannii* y *A. excelsum* muestran también una alta diversidad, siendo la de este último similar a la de la comunidad de Diptera general (Cuadro 3). El índice de Simpson muestra un alto valor, tanto en la comunidad de Diptera como en las dos especies de árboles, indicando que existe la equitatividad en la comunidad. La prueba *t* de diversidad mostró que existen diferencias entre los árboles en los índices de Shannon_H (t-test, $t=15.66$, $p=6.815E-53$) y Simpson (t-test, $t= -2.38$, $p=0.017$), mostrando que las contribuciones de cada árbol a la comunidad de Diptera en general son diferentes.

Cuadro 3. Índices de diversidad alfa y beta para la comunidad de Diptera

Índices	<i>Anacardium excelsum</i>	<i>Luehea semannii</i>	Comunidad de Diptera
Shannon_H	3.14	2.47	3.11
Simpson	0.89	0.87	0.89
Jaccard	-----	----	0.23
Sorensen (cuantitativo)	-----	----	0.37
Morisita-Horn	-----	----	0.70

Estos resultados son similares parcialmente con el estudio de Yeates y Wiegmann (2005), ya que estos autores utilizaron 3 técnicas de recolecta de insectos en un bosque tropical lluvioso, una de ellas la trampa Malaise en sotobosque y dosel; todos los datos que obtuvieron fueron fusionados en sus análisis (28,647 especímenes). Sin embargo, sus resultados son similares en cuanto a las familias más abundantes, ya que una de las tres familias que en conjunto representan 50% del total del muestreo, es Cecidomyiidae (15.3 %), 9 familias más complementan el 90%, dentro de éstas Sciaridae 2,124 (5.4%) y Ceratopogonidae 1,102 (2.8%). De igual forma, en el estudio de Basset (1988) sobre Artrópodos en el dosel en un bosque tropical lluvioso, utilizando una trampa

compuesta durante un año de muestreo, similar a la utilizada en este estudio, se capturaron 24,758 especímenes; el 28% de fue registrado en el Suborden Nematocera y 4.96% en Brachycera. Dentro de las familias más abundantes en este estudio se destacan Sciaridae (11%) y Cecidomyiidae (7.93%).

En el estudio de Hövemeyer y Schauermann (2003), se registraron 10 años de muestreo sobre la Comunidad de Diptera, que se desarrolla en madera; se reportaron 163 especies. Sus resultados son similares en cuanto a la proporción de especies representadas por uno o dos individuos (46%) y es importante mencionar que, en este estudio, sobre un hábitat específico, los ciclos de vida influyen en la presencia y abundancia de ciertas especies. En nuestro estudio, la presencia y abundancia de ciertas especies podría estar asociada a su ciclo de vida; sin embargo, una de las dos subunidades de la trampa utilizada en el muestreo (trampa Malaise) podría estar contribuyendo a la baja abundancia de estas especies raras. Aunque la trampa Malaise por sí sola es uno de los métodos de muestreo más efectivo para capturar grandes cantidades de dípteros en un corto periodo de tiempo, también el uso de ésta por largos periodos de tiempo permite la captura de taxa extremadamente raros, que por su dinámica se hace difícil recolectarlos por medio de otros métodos (Brown, 2005; Brown *et al.*, 2009). Posiblemente las diferencias encontradas entre las especies de árboles con respecto a la abundancia, riqueza de especies y diversidad de Diptera, estén influenciadas por algunos factores como la fenología de la planta, ya que estos árboles florecen y fructifican en diferentes épocas del año, así como también el tipo de fruto, tipo y tamaño de las hojas, y la estructura del dosel del árbol. Muchos de estos factores pueden estar proporcionando una diferencia de microhábitats, alimentos y competencia entre los Diptera y con otros grupos.

Grupos tróficos del Orden Diptera

Las especies de Diptera se asignaron a siete de las nueve categorías propuestas por Yeates y Wiegmann (2005). En la comunidad de Diptera, los Saprófagos presentaron la mayor abundancia y riqueza de especies (>50%), mientras que el grupo de fitófagos estuvo representado en menor proporción =1% (Figura 1, Cuadro 4).

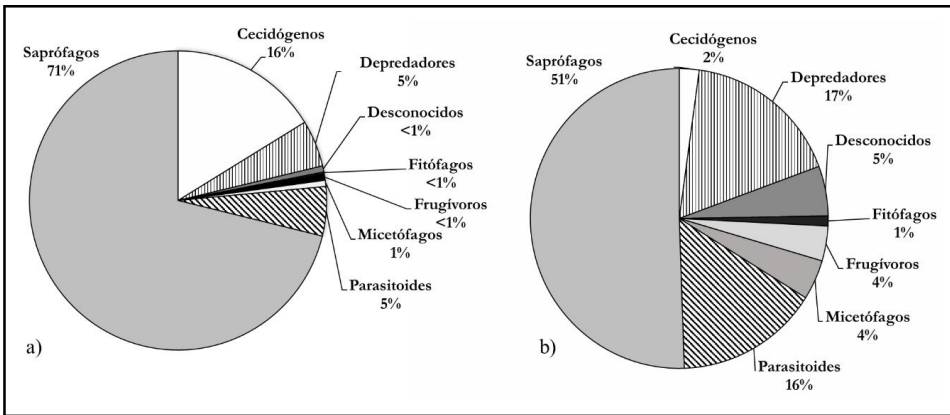
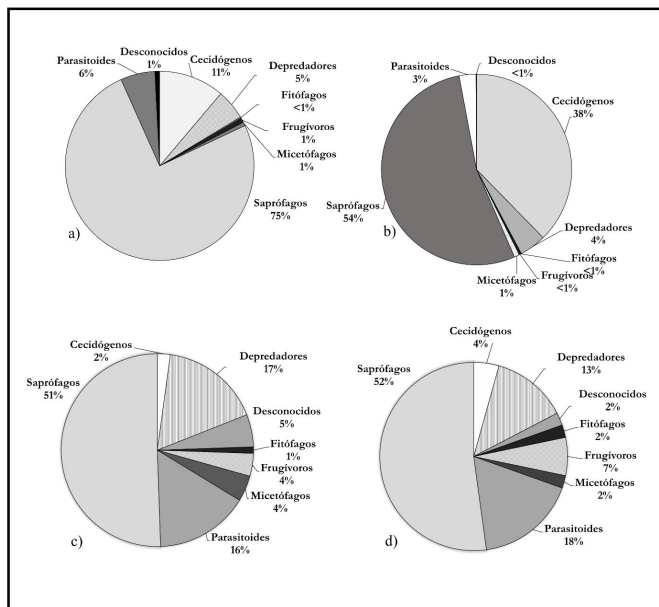


Figura 1. Grupos tróficos de la comunidad de Diptera. a) abundancia porcentual; b) riqueza porcentual de especies.

En *Anacardium excelsum* el grupo de Saprófagos presentó la mayor abundancia y riqueza de especies con proporciones similares a la comunidad de Diptera (Figura 2, Cuadro 4). En *Luehea semanii*, los Saprófagos y Cecidógenos fueron los que presentaron mayor abundancia (Figura 2). En cuanto a los porcentajes de riqueza de especies fueron similares a los de la comunidad de Diptera general (Figura 1 y 2).

Figura 2. Grupos tróficos de la comunidad de Diptera en *Anacardium excelsum* y *Luehea semanii*. a) abundancia porcentual *Anacardium excelsum*; b) abundancia porcentual *Luehea semanii*; c) riqueza porcentual de especies porcentual *Anacardium excelsum*; d) riqueza porcentual de especies *Luehea semanii*.



La prueba H de Kruskal-Wallis para los grupos tróficos de la comunidad de Díptera demostró que existen diferencias estadísticamente significativas con relación a la abundancia [H (7, N= 68) =46.84, p=0.0000] y riqueza de especies [H (7, N= 67) =40.94, p=0.0000] (Cuadro 4).

La prueba H de Kruskal-Wallis para abundancia de especímenes en los grupos tróficos mostró que existen diferencias significativas tanto en *Anacardium excelsum* [H (7, N= 38) =27.37, p =0.0003], como en *Luehea semannii* [H (7, N= 31) =25.93, p =0.0005] (Cuadro 4). En la prueba H de Kruskal-Wallis realizada para la riqueza de especies, ambos árboles mostraron diferencias significativas, *A. excelsum* [H (7, N= 38) =29.1, p =0.0001] y *L. semannii* [H (7, N= 32) =23.28, p =0.0015] (Cuadro 4).

La prueba U de Mann-Whitney mostró que existen diferencias significativas entre *A. excelsum* y *Luehea semannii*, en cuanto a la abundancia para los Saprófagos (p= 0.009) (Cuadro 4).

La prueba ANOSIM mostró que existen diferencias entre *Anacardium excelsum* y *Luehea semannii*, para los grupos tróficos de Depredadores (R=0.38, p=0.0396), Parasitoides (R=0.25, p=0.0495), Saprófagos (R=0.78, p=0.0099) y Micetófagos (R=0.58, p=0.0396), (Cuadro 4). De acuerdo al análisis SIMPER, para el grupo de Depredadores la especie *Chrysotus* sp1 (25.7%) contribuye en mayor proporción a la diferencia entre los árboles; esta especie es la más abundante en ambos árboles. Para los Parasitoides, las especies *Pseudodacteon* sp (8.45%) y *Brachycephaloptera* sp (7%) contribuyen a las diferencias entre los árboles; estas especies están presentes sólo en *A. excelsum*. Para los Saprófagos, la especie que más contribuye a las diferencias entre los árboles es *Ledomyia* sp (33.58%). En los Micetófagos, *Mycomya* sp (44.49%) es la especie que más contribuye a las diferencias entre los árboles.

En la comunidad de Díptera, en general, de acuerdo al análisis SIMPER, para el grupo de Saprófagos la especie *Ledomyia* sp (23-32%) contribuye en mayor proporción a las diferencias de éste con todos los grupos tróficos; esta especie es la más abundante en este grupo y en todo el muestreo. Resultados similares se observan en Yeates y Wiegmann (2005), donde, en orden decreciente, los Saprófagos y Cecidógenos son los más abundantes en el muestreo, seguidos de Parasitoides, Depredadores, Micetófagos Frugívoros y Fitófagos.

Cuadro 4. Abundancia y riqueza de especies de los grupos tróficos de la comunidad de Diptera del dosel.

Comunidad de Diptera	Variable	Grupos tróficos							
		C	D	F	Fr	M	S	P	Ds
General	Abundancia	1073	333	13	46	44	4703	352	44
	p<0.05	a		b	b	b	a		
	Especies	4	32	2	7	8	94	29	10
	p<0.05	b		b	b	b	a		
<i>Anacardium excelsum</i>	Abundancia	600	276	12	42	33	4030	316	43
	p<0.05			b	b	b	a/+		
	Especies	4	31	2	7	8	93	29	10
	p<0.05	b	+	b	b	+	a/+	+	
<i>Luehea semannii</i>	Abundancia	473	57	1	4	11	673	36	1
	p<0.05				b		a/+		
	Especies	2	6	1	3	1	24	8	1
	p<0.05		+		b	+	a/+	+	

Diferencias significativas entre los grupos tróficos se indican con letras diferentes en la misma fila bajo cada variable, diferencias significativas entre los árboles se señalan con un + en la misma fila bajo cada variable. C=Cecidógenos, D=depredadores, F=fitófagos, Fr=frugívoros, M=Micetófagos, S=saprófagos, P=parasitoides y Ds=desconocidos.

En la comunidad de Diptera, el índice de Shannon para los grupos tróficos mostró que los Saprófagos, Depredadores y Parasitoides tienen una mayor heterogeneidad por presentar un mayor índice de diversidad ($H' > 2$); en cuanto al índice de Simpson, estos mismos grupos mostraron una mayor equidad, por lo que se considera que no hay una especie o especies completamente dominantes (Cuadro 5). Resultados similares se observan en *Anacardium excelsum*, no así en *Luehea semannii*, donde sólo los Saprófagos presentan una mayor heterogeneidad y equitatividad (Cuadro 5).

De acuerdo a la prueba t de diversidad realizada entre Saprófagos, Depredadores y Parasitoides, se encontraron diferencias significativas entre Saprófagos y Depredadores, sólo para el índice de Simpson ($t=-3.53$, $p=0.0004$). Entre Saprófagos y Parasitoides se encontraron diferencias significativas para el índice de Shannon ($t=-3.67$, $p=0.0002$) y Simpson ($t=2.88$, $p=0.0041$). También se encontraron diferencias entre Depredadores y Parasitoides para el índice de Shannon ($t=-2.89$, $p=0.0039$) y Simpson ($1.64E-05$), (Cuadro 5).

Los grupos tróficos Cecidógenos, Fitófagos, Frugívoros y Micetófagos que presentan una diversidad que se considera baja ($H' < 2$), observándolos en contras-

te con el índice de Simpson los grupos mostraron una menor equitatividad; es de tomar en cuenta que el número de especies que se registraron es bajo (<10) y en algunos de estos grupos como los Fitófagos, Frugívoros y Micetófagos se registraron pocos especímenes (Cuadro 5). De acuerdo a la prueba *t* de diversidad realizada entre estos grupos, la comparación no pudo realizarse con los fitófagos por la naturaleza de sus datos; en cuanto a los Cecidógenos mostraron diferencias en el índice de Shannon con los Frugívoros ($t=-2.87$, $p=0.0062$) y Micetófagos ($t=-2.17$, $p=0.0350$) y en el índice de Simpson solo con Frugívoros ($t=1.57$, $p=0.121$), (Cuadro 5). La prueba *t* de diversidad entre los Frugívoros y Micetófagos no mostró diferencias.

Cuadro 5. Diversidad de grupos tróficos de la comunidad de Diptera de dosel.

Comunidad de Diptera	Variable	Grupos tróficos							
		C	D	F	Fr	M	S	P	Ds
General	Shannon_H	0.85b	2.43a	0.54	1.27b	1.25b	2.44a	2.14a	2.15
	Simpson 1-D	0.54b	0.85a	0.35	0.62b	0.54	0.81a	0.75a	0.87
	Sorensen _{quant}	0.88	0.32	0.15	0.17	0.50	0.28	0.20	0.04
<i>Anacardium excelsum</i>	Shannon_H	0.96b	2.52a	0.56	1.26b	1.51b	2.44a	2.16a	2.15
	Simpson 1-D	0.57b	0.88a	0.37	0.63b	0.66	0.80a	0.75a	0.87
<i>Luehea semanii</i>	Shannon_H	0.67	1.02a	0	1.03a	0	2.05	1.42a	0
	Simpson 1-D	0.50	0.48a	0	0.63a	0	0.80	0.66a	0

Diferencias significativas entre los grupos tróficos se indican con letras iguales en la misma fila. C=Cecidógenos, D=depredadores, F=fitófagos, Fr=frugívoros, M=Micetófagos, S=saprófagos, P=parasitoides y Ds=desconocidos.

Es de considerar que las dos especies de árboles pertenecen a Familias diferentes por lo que diferencias encontradas entre éstos pueden estar relacionadas con los requerimientos de algunos grupos de Diptera, como en el caso de los Cecidógenos que pudieran estar asociados a uno de los árboles en particular, aunque esto no esté documentado en la literatura para estos grupos de Diptera. También se impone tomar en cuenta que, para los grupos de Depredadores y Parasitoides, no solo existen relaciones intraespecíficas, sino también interespecíficas que involucran no solo a Diptera sino otros grupos de Artrópodos, por los que algunas especies depredadoras y parasíticas presenten preferencia.

CONCLUSIÓN

El orden Diptera es un grupo heterogéneo en grupos tróficos en el dosel del bosque tropical en el Parque Natural Metropolitano.

Los grupos tróficos son diferentes en los grupos taxonómicos en abundancia y riqueza de especies, mostrando que el grupo de Saprófagos es el grupo dominante en esas variables.

Las diferencias entre los árboles en cuanto a la abundancia, riqueza de especies y grupos tróficos, pueden estar relacionadas con la fenología del árbol, vegetación que rodea los árboles, relación insecto-planta y relaciones intraespecíficas e interespecíficas de los insectos en el dosel del bosque

SUMMARY

COMMUNITY STRUCTURE OF DIPTERA IN THE CANOPY OF THE TROPICAL FOREST

The present investigation was carried out with the purpose of studying the diversity, community structure and trophic groups of Diptera in the canopy of a tropical forest. For this study, the specimens were captured with ten interception composite traps (Malaise and window) used during the years 1995-1996. The traps were located in the forest canopy of the Metropolitan Natural Park, distributed in five trees of *Anacardium excelsum* and five of *Luehea semanii*. To assign the specimens to the trophic groups, these were identified up to genus (97%); the rest were determined at morphospecies level (3%). In the samples, 6,608 specimens were collected, distributed in two suborders, 41 families, 180 genera and six morphospecies. The species were assigned to seven trophic categories; the trophic group of Saprofagus presented significant statistical differences with the other trophic groups in terms of abundance, species richness and diversity; this group presented the highest diversity, abundance (71%) and abundance of Species (51%). The species that most influences the differences found is *Ledomyia* sp; this species belongs to the group of Saprofagus and is the most abundant in all sampling (24.88%). The present work shows that the Order Diptera is an abundant group, taxonomically diverse and is a heterogeneous group in its trophic groups in the tropical forest canopy.

KEYWORDS

Abundance, diversity, trophic groups, *Ledomys*, *Anacardium excelsum*, *Luehea semannii*, Parque Natural Metropolitano, Panamá.

AGRADECIMIENTO

A las siguientes instituciones: Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), por el financiamiento. Al Programa Centroamericano de Maestría en Entomología (PCMENT), de la Universidad de Panamá, por facilitar el equipo y las instalaciones para la realización de este trabajo. Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian (STRI). Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología (SENACYT).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BASSET, Y. 1988. A composite interception trap for sampling arthropods in tree canopies. *Australian Journal of Entomology* 27(3): 213-219.
- BROWN, B. V. 2001. Flies, Gnats, and Mosquitoes. En: **Encyclopedia of Biodiversity**, Vol. II. Levin, S.A. (Ed). Academic Press.
- BROWN, B. V. 2005. Malaise trap catches and the crisis in the Neotropical dipterology. *American Entomologist* 51: 180-183.
- BROWN, B. V., BORKENT, A., CUMMING, J. M., WOOD, D. M., WOODLEY, N. E. y ZUMBADO, M.A. 2009. **Manual of Central American Diptera: Volume 1**. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, 714 pp.
- BROWN, B. V., BORKENT, A., CUMMING, J. M., WOOD, D. M., WOODLEY, N. E. y ZUMBADO, M.A. 2010. **Manual of Central American Diptera: Volume 2**. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, 714 pp.
- CLARKE, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143.
- GAIMARI, S. D. y MATHIS, W. N. 2011. World catalog and conspectus on the family Odiniidae (Diptera: Schizophora). Contributions to the Systema Dipterorum (Insecta: Diptera). *Myia* 12: 291-339.
- HAMMOND, P. M. 1990. Insect abundance and diversity in the Dumoga-Bone National Park, North Sulawesi, with special reference to the beetle fauna of lowland rainforest in the Toraut region. En: **Insects and the Rain Forests of Southeast Asia**. Knight, W. J. and Holloway, J. D. (eds), London, Royal Entomological Society.
- HAMMOND, P. M. 1992. Species Inventory. En: **Global biodiversity: status of the earth's living resources**. Groombridge, B. (ed), Londres.
- HÖVEMEYER, K y SCHAURERMANN, J. 2003. Succession of Diptera on dead beech Wood: A 10-year study. *Pedobiology* 47: 61-75
- HUTCHESON, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29:151-154.
- KRÜGER, O. y MCGAVIN, G. C. 2001. Predator-prey ratio and guild constancy in a tropical insect community. *Journal of Zoology* 253: 265-273.
- LEWIS, O. T., MEMMOTT, J., LASALLE, J., LYAL, C. H., WHITEFOORD, C. y GODFRAY, H. C. J. 2002. Structure of a diverse tropical forest insect-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 71(5): 855-873.
- NIHEI, S. S. y DE CARVALHO, C. J. B. 2009. The Muscini flies of the world (Diptera, Muscidae): identification key and generic diagnoses. *Zootaxa* 1976(1): 1-24.
- O'HARA, J. E. 2011. **World genera of the Tachinidae (Diptera) and their regional occurrence**. Disponible en: http://www.nadsDiptera.org/Tach/WorldTachs/Genera/Gentach_ver9.pdf (Consultado, marzo, 2016).
- RAFAEL, J. A. y ROSA, M. S. S. 1991. Pipunculidae (Diptera) da Estação Ecológica de Maracá e da localidade de Pacaraima, Roraima, Brasil. *Acta amazonica* 21: 337-349.
- RAMÍREZ-GARCÍA, E., y HERNÁNDEZ-ORTIZ, V. 1994. Revisión de la familia Ropalomeridae (Diptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana* 61: 57-85.

- RODRÍGUEZ, H. C. y RAFAEL, J. A. 2012. **Pipunculidae (Diptera) of Latin America and the Caribbean: A Catalog of Species with Notes on Biology and Pipunculid-Host Associations**. LAPLAMBERT, Academic Publishing.
- SOUTHWOOD, T. R. E., V. C. MORAN y KENNEDY, C. E. J. 1982. The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees. *Journal of Animal Ecology* 51: 635–649.
- STORK, N. E. 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology* 12(1): 69-80.
- TOWNES, H. 1972. A light-weight Malaise trap. *Entomological News*, 83:239-247
- WILKENING, A. J., FOLTZ, J. L., ATKINSON, T. H. y CONNOR, M. D. 1981. An omnidirectional flight trap for ascending and descending insects. *Canopy Entomology* 113: 453-455.
- YEATES, D. K. y WIEGMANN, B. M. 2005. **The evolutionary biology of flies**. Columbia University Press.

Recibido: 30 abril de 2017.
Aceptado: 10 mayo de 2017.