

DIVERSIDAD DE INSECTOS MINADORES DE HOJAS Y FORMADORES DE AGALLAS EN EL DOSEL Y SOTOBOSQUE DEL BOSQUE TROPICAL

***Enrique MEDIANERO¹, Anayansi VALDERRAMA² y Héctor BARRIOS³.**

Programa Centroamericano de Maestría en Entomología
Vicerectoría de Investigación y Postgrado, Universidad de Panamá
Estafeta Universitaria, Panamá, PANAMÁ
E-mail: ¹ medianero@yahoo.com, ³ hbarrios@ancon.up.ac.pa

RESUMEN

Con el propósito de estimar en que estrato del bosque tropical ocurre mayor diversidad de especies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas, se realizaron muestreos desde marzo de 1997 a mayo de 1998 en dos bosques de la República de Panamá (Parque Natural Metropolitano y Fuerte Sherman). Nuestros resultados indican que en el dosel de ambos bosques existe mayor riqueza de insectos formadores de agallas y minadores de hojas que en el sotobosque, siendo la proporción de especies de estos dos grupos en el dosel y sotobosque de 2:1 respectivamente. El índice alfa de Fisher indica que los dos grupos de insectos son más diversos en el dosel de los dos bosques que en el sotobosque, siendo el dosel del Fuerte Sherman donde ocurre mayor abundancia de algunas morfoespecies.

Palabras Claves: diversidad, dosel, insecto formador de agalla, insecto minador de hoja, Panamá, riqueza de especies, sotobosque.

ABSTRACT

To estimating in which layer of the tropical forest occurs the highest diversity of species of insect gall-makers and leaf miners, a survey was performed from March 1997 to May 1998 in two forests of the Republic of Panama (Parque Natural Metropolitano and Fuerte Sherman). Our results indicate that the canopy of tropical forest supports a higher species richness of insect gall-maker and leaf miners than the understorey. The proportion of species of both of these groups in the canopy and understorey is 2:1, respectively. The Fisher index alpha indicates that both groups of insects are more diverse in the canopy than in the understorey, the canopy of Fuerte Sherman being where the highest abundance of some morphospecies occurs.

Key Words: canopy, diversity, gall-maker, leaf-miner, Panama, species richness, understorey.

INTRODUCCIÓN

En las regiones tropicales ocurre una mayor radiación adaptativa por poseer una heterogeneidad de hábitats disponibles, lo que trae como consecuencia la existencia de una alta diversidad biológica (Price 1991a). El desarrollo de inventarios biológicos para conocer la diversidad tiene como propósito estimar el tamaño de las poblaciones y la composición de las comunidades. Estos datos permiten hacer inferencias para lograr el mantenimiento de la diversidad local a través de programas de conservación y manejo de los diversos ecosistemas (Parker *et al.* 1992). Las evaluaciones sobre la

diversidad también permiten observar la influencia de los factores que ocasionan disturbios en las comunidades. Conociendo más sobre la diversidad de especies y la complejidad de sus hábitats podemos entender mejor las respuestas de los sistemas tropicales a los cambios climáticos ocurridos a nivel local y global (Inoue 1996).

Dentro del bosque tropical la vegetación brinda diversos gradientes que permiten la diversificación y estratificación de los organismos. De igual forma, las relaciones de competencia, depredación, parasitismo, la disponibilidad de alimento y la capacidad de desplazamiento, influyen en mayor o menor grado sobre la diversidad dentro de los diferentes estratos del bosque (Basset *et al.* 1992).

De los 1.4 millones de organismos que han sido descritos a la fecha, más de la mitad se encuentran en los bosques tropicales, siendo un 62% artrópodos, particularmente insectos herbívoros (Wilson 1988), y es posible que no se hallan determinado ni la mitad de las especies de insectos que habitan estos ecosistemas (Erwin 1982, May 1986, Stork 1988, Gaston 1991, 1992, Hammond 1992, Price 1997).

De los diferentes estratos en el bosque tropical el dosel es considerado por muchos como el microhábitat donde se alberga una cantidad incalculable de especies por conocer (Edwin 1982, Stork 1988). La importancia de estudiar este estrato radica en que ahí ocurre la mayor fuente de hojas nuevas, frutos y semillas dentro del bosque (e.g., Parker 1995, Hallé 1998).

En el pasado los estudios sobre diversidad, herbivoría y estructura de las comunidades en el dosel no eran comunes, la razón principal fue la dificultad para llegar y trabajar en éste estrato (Sterck *et al.* 1992), por lo que la información que se tiene sobre los bosques está concentrada en la fauna del sotobosque. No obstante, en los últimos años se han elaborado varios métodos que permiten llegar al dosel y desarrollar estudios que sirven para responder preguntas, tales como: ¿en qué estrato del bosque hay mayor riqueza de especies? ¿Dónde están más especializadas las especies? ¿Cuál es el comportamiento, la estacionalidad y la historia natural de los diferentes grupos que habitan este estrato del bosque y qué factores influyen en éstos? (ver Sterck *et al.* 1992, Lowman 1985, 1993, Basset 1991, 1992, 1996, 2001, Springate & Basset 1996, Barrios 2003).

Estimar la diversidad intrínseca de los diferentes estratos dentro del bosque utilizando insectos herbívoros presenta algunos inconvenientes, principalmente la movilidad de los mismos. Sin embargo, dentro de los herbívoros, los insectos con hábitos endofitófagos como los insectos formadores de agallas y los minadores de hojas son excelentes para estudios ecológicos de diversidad y especificidad, por su riqueza, abundancia y hábito sésil (Hering 1951). Debido a que las especies con este hábito permanecen dentro de los tejidos de las plantas durante gran parte de su desarrollo (estableciendo una estrecha asociación con las plantas hospederas), permiten realizar una mejor estimación de la diversidad de especies en los distintos bosques y sus estratos. Otra característica fundamental en el uso de estos insectos, es que cada especie de formador de agalla y muchas de minadores de hojas desarrollan agallas o minas específicas lo que permite realizar con bastante exactitud estimaciones de riqueza de especies.

En el bosque tropical hay muchas características abióticas y bióticas del dosel que son diferentes a las que podemos encontrar en el sotobosque. Por ejemplo: la iluminación, la temperatura del aire, el viento, las fluctuaciones de la humedad relativa y la condensación del agua en la noche, son más altas en el dosel que en el sotobosque (e.g., Blanc 1990, Parker 1995). Muchos de los árboles adultos del bosque tropical son más altos que sus plántulas al menos en un factor de 100, si los comparamos con el factor de 30 en estudios hechos en las zonas templadas (Fowler 1985). El follaje se vera afectado por la diferencia de microclimas que prevalece en el sotobosque. Lo anterior tiene importantes implicaciones en las estrategias de forrajeo de los insectos que aún más, en el bosque tropical, se verán afectados drásticamente por el régimen de luz y el microclima (e.g., Shelly 1985, Roubik 1993).

La densidad del área foliar y la abundancia de hojas nuevas, flores y semillas son mayores en el dosel del bosque tropical que en el sotobosque (e.g., Parker 1995, Hallé 1998). La riqueza de especies de insectos en algunas localidades del bosque tropical depende de diversos acontecimientos históricos y ecológicos. Para los insectos herbívoros, parece ser de particular interés, la disponibilidad de hojas nuevas (e.g., Strong 1977, Marquis 1991, Lewinsohn *et al.* 1991, Basset 1996). Los árboles adultos del bosque tropical albergan una mayor riqueza de especies de insectos herbívoros que sus plántulas, es más, algunos trabajos hechos en el bosque tropical reportan una mayor abundancia, actividad y riqueza de insectos herbívoros en el dosel (e.g., Sutton 1983, Edwin 1983, Basset *et al.* 1992).

El objetivo de este trabajo fue comparar la entomofauna de insectos formadores de agallas y minadores del dosel y sotobosque de dos localidades en el bosque tropical en Panamá. En lo particular, el trabajo intenta responder a la siguiente interrogante: ¿sí la riqueza de la fauna del dosel de estos dos grupos ecológicos de insectos es dos veces mayor en el dosel que en el sotobosque del bosque tropical?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue realizado en dos bosques de la República de Panamá, con características diferentes según la clasificación de Tossi (1971), de marzo de 1997 a mayo de 1998.

El primer sitio de colecta fue el Parque Natural Metropolitano (PNM), en la Provincia de Panamá (8° 58' N y 79° 35' O; con una altitud máxima de 50 m snm). El parque se ubica en una zona de vida de Bosque Seco Tropical donde la temperatura promedio es de 28° C y la precipitación promedio anual es de 1740 mm, tiene una edad aproximada de 80 años (Wright & Colley 1996). Este bosque, que se encuentra insertado a un costado de la ciudad de Panamá, tiene una extensión aproximada de 270 ha y presenta una estación seca que generalmente va de diciembre a abril, (período durante el cual el bosque presenta características de semicaducifolio) y una lluviosa de mayo a noviembre. El dosel de este bosque presenta una altura de 25 a 30 metros (m) con árboles que emergen a 40 m.

El segundo lugar de colecta fue el Fuerte Sherman (FTS), en el área de San Lorenzo, en la Provincia de Colón (9° 17' N y 79° 58' O; a una altitud de 125 m snm). El Fuerte Sherman se ubica en una zona de vida de Bosque Húmedo Trópic, donde la temperatura promedio es de 27° C y la precipitación promedio anual es de 3200 mm, y tiene una edad aproximada de 200 años (Condit 1998).

Trabajo de campo

Las colectas se llevaron a cabo cada quince días tanto en el dosel como en el sotobosque de las áreas mencionadas. Para alcanzar el dosel se utilizó una grúa de construcción instalada por el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. En el PNM, este sistema tiene una altura máxima de 42 m y un radio de 51 m, permitiendo el estudio de 8,100 m² de bosque (Wright & Colley 1996). Aproximadamente 70 especies entre árboles y lianas han sido identificadas en el área bajo la grúa. Entre las especies dominantes en el dosel se encuentran *Anacardium excelsum* (Bertero & Balb. ex Kunth) Skeels, *Astronium graveolens* Jacq., *Castilla elastica* Cerv. y *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken. En el sotobosque predominan especies como *Heliconia latispatha* Benth., *Piper reticulatum* L., *Hirtella racemosa* Lam., *Psychotria* sp., *Astronium graveolens* Jacq., y *Cojoba rufescens* (Benth.) Britton & Rose.

En el FTS el sistema tiene 60 m de altura y 54 m de radio, permitiendo el estudio de aproximadamente 9,000 m² de bosque (Wright & Colley 1996). Bajo el radio de la grúa se han identificado aproximadamente 100 especies de plantas, siendo las dominantes *Manilkara bidentata* (A. DC.) A. Chev., *Dussia munda* C.H. Stirt., *Guatteria dumetorum* R.E. Fr., *Tocoyena pittierii* (Standl.) Standl., *Vochysia ferruginea* Mart. y *Brosimum utile* (H.B.K.) Pitt. En el sotobosque las especies más comunes son *Tovomita stylosa* Hemsl., *Tovomita longifolia* (Rich.) Hochr., *Marila laxiflora* Rusby, *Socratea exorrhiza* (Mart.) Wendl., *Cyathea petiolata* (Hook.) R. M. Tryon, *Tachigali versicolor* Standley & L. O. Williams, *Tapirira guianensis* Aubl., *Geonoma* sp. y *Garcinia madruno* (Kunt) Hammel. Las colectas en el sotobosque de ambos sitios se realizaron en áreas aledañas a la grúa en senderos previamente establecidos.

Tamaño de muestra y unidad de muestro

El tamaño de la muestra fue el número de especies de plantas a revisar en cada uno de los estratos de los dos bosques y se estableció en n = 50. De cada especie de planta se marcaron, generalmente, tres individuos. En algunas ocasiones donde sólo existía un individuo (principalmente árboles del dosel), se revisó más de una rama. La unidad muestreo utilizada fue el área foliar. Para realizar las comparaciones de diversidad en los dos estratos de cada bosque se homogenizó el área foliar a revisar. Para ello se colectaron cinco hojas de cada especie de planta y se estimó el valor promedio de área foliar de las hojas de cada especie. Los valores promedios de área foliar de cada especie de planta se sumaron para cada estrato, obteniéndose un área total para el dosel y el sotobosque que permitiera comparar la diversidad de especies encontradas.

A todos los individuos se les asignó un código numérico en la cinta de marcado. Una vez marcado el individuo, se registraba la presencia o ausencia de agallas y minas, en las hojas y tallos de las plantas. De encontrarse agallas o minas se anotaba cuantas diferentes habían y en qué estado fenológico estaba la planta. Luego se procedía a contar el número de agallas y minas encontradas, las mismas eran colectadas y colocadas en bolsas plásticas, cerradas y etiquetadas para su traslado al laboratorio.

Identificación del material entomológico

En el laboratorio las agallas y minas eran generalmente fotografiadas para llevar un registro de las diversas formas encontradas. Posteriormente, y dependiendo del número de agallas y minas que se tenía, se abría el 50% de éstas y se extraían las larvas del insecto, las cuales eran preservadas en alcohol glicerado al 70%.

El material restante era retornado a las bolsas y colocado en cajas de cartón para obtener el estado adulto de los insectos. Las bolsas eran revisadas diariamente y el material que había emergido era retirado de las bolsas y colocado en alcohol al 75%, en el caso de los microlepidoptera estos fueron montados en minutos.

La identificación hasta el nivel de familia de los adultos se realizó con las claves de Borror *et al.* (1989) y la identificación de las larvas se realizó con las claves de Stehr (1987, 1991). Los diferentes especímenes de cada familia fueron categorizados a morfoespecie basados en la morfología de los insectos adultos y en la forma, color, textura y estructura interna de las agallas y las minas. La identificación a nivel de morfoespecies es frecuentemente utilizado en entomología y está demostrado el grado de confiabilidad que ella representa (Oliver & Beattie 1995).

El material entomológico ha sido depositado en el Programa de Maestría en Entomología de la Universidad de Panamá. La identificación del material botánico fue realizado por un especialista en el área de estudio y en el laboratorio.

Análisis estadístico

Con el propósito de determinar si las frecuencias de los dos grupos de insectos colectados en el dosel del bosque eran mayores que las observadas en el sotobosque se aplicó la prueba de U Mann-Whitney. Para determinar si existían diferencias entre el número de morfoespecies de los dos bosques y en la preferencia de hojas nuevas o viejas a los datos se les aplicó una Prueba de Bondad de Ajuste utilizando la distribución de Ji- Cuadrada, $\chi^2 = (O-E)^2/E$. Las frecuencias esperadas son aquellas que esperaríamos encontrar si la hipótesis nula es verdadera, dado el número total de observaciones en la investigación (Zar 1974, Márquez de Cantú 1990, Siegel & Castellan 1990).

Para determinar la diversidad de especies en cada uno de los estratos y entre los dos bosques se aplicó el índice de diversidad alfa de Fisher (Fisher *et al.* 1943):

$$S = \alpha \text{Log}_e (I+N/\alpha)$$

Donde S es: número de especies de la muestra, N es: el número de individuos en la muestra y α es: el índice de diversidad.

Consideramos apropiado el uso del índice de diversidad de Fisher para el análisis de nuestros datos pues este índice funciona mejor con datos donde la mayoría de las especies tienen una abundancia de uno o dos individuos y desafortunadamente el uso de los índices muy conocidos como el de Shannon-Weaver (H') y aún más el de Simpson (S) dependen demasiado del número de las especies más comunes y las especies raras casi no tienen ninguna influencia.

RESULTADOS

Diversidad florística

Un total de 258 especies de plantas incluidas en 57 familias y un área foliar de 36348.70 cm² fueron muestreadas en los dos sitios (Fig. 1). Los resultados indican un total de 17 especies de plantas en común entre dosel y sotobosque del PNM y 18 especies de plantas en común en FTS con 5 especies de plantas en común entre ambos bosques.

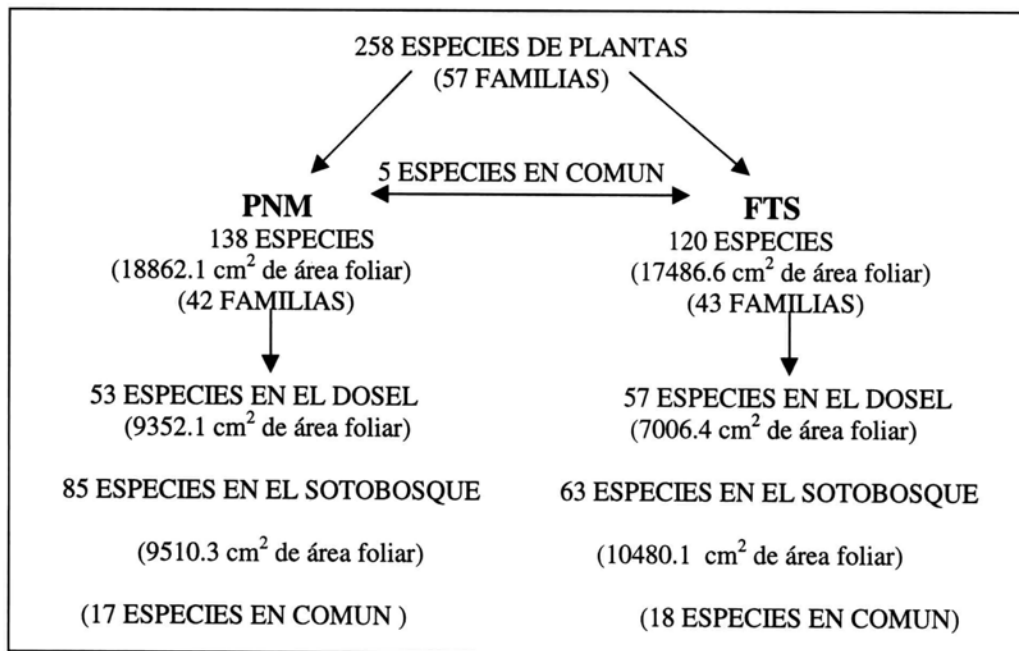


Figura 1
Número de especies de plantas en el estudio y su distribución por bosque y estrato.

Riqueza, abundancia y diversidad de morfoespecies

En el PNM encontramos 115 morfoespecies de insectos minadores y formadores de agallas, 74 morfoespecies en el dosel, donde 40 eran minadores de hojas y 34 eran formadores de agallas. En el sotobosque del PNM encontramos 41 morfoespecies donde 25 eran minadores de hojas y 16 eran formadores de agallas (Cuadro 1). En el FTS encontramos 130 morfoespecies de minadores y formadores de agallas, 82 morfoespecies en el dosel donde 44 eran minadores de hojas y 38 morfoespecies formadores de agallas. En el sotobosque se encontraron 48 morfoespecies donde 28 eran minadores de hojas y 20 eran formadores de agallas (Cuadro 1). En el dosel de ambos bosques existe una mayor riqueza de morfoespecies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas que en el sotobosque (Figs. 2 y 3): $U = 54$, $p < 0.01$, $n = 27$ (PNM), $U = 62$, $p < 0.01$, $n = 23$ (FTS) para los minadores y $U = 162$, $p < 0.01$, $n = 27$ (PNM); $U = 0$, $p < 0.01$, $n = 23$ (FTS) para los formadores de agallas. La proporción de especies de estos dos grupos en el dosel y sotobosque es de 2:1 respectivamente. El índice alfa de Fisher indica que los dos grupos de insectos son más diversos en el dosel de los dos bosques que en el sotobosque (Cuadro 2), siendo el dosel del FTS donde ocurre mayor diversidad.

Cuadro 1

Número de morfoespecies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas por estrato en los dos bosques, en paréntesis el número de plantas hospederas.

	Insectos Formadores De Agallas	Insectos Minadores	Total
DOSEL PNM	34(23)	40(36)	74
SOTOBOSQUE PNM	16(15)	25(25)	41
TOTAL PNM	50	65	115
DOSEL FTS	38(35)	44(40)	82
SOTOBOSQUE FTS	20(19)	28(28)	48
TOTAL FTS	58	72	130

Cuadro 2

Índice de diversidad alfa en los dos tipos de bosques, para las morfoespecies de formadores de agallas y minadores de hojas.

	FTS			PNM		
	Dosel	Sotobosque	Total	Dosel	Sotobosque	Total
MINADORES	8.53	6.45	14.98	8.19	6.11	14.30
FORMADORES DE AGALLAS	5.80	3.55	9.35	6.53	2.76	9.29

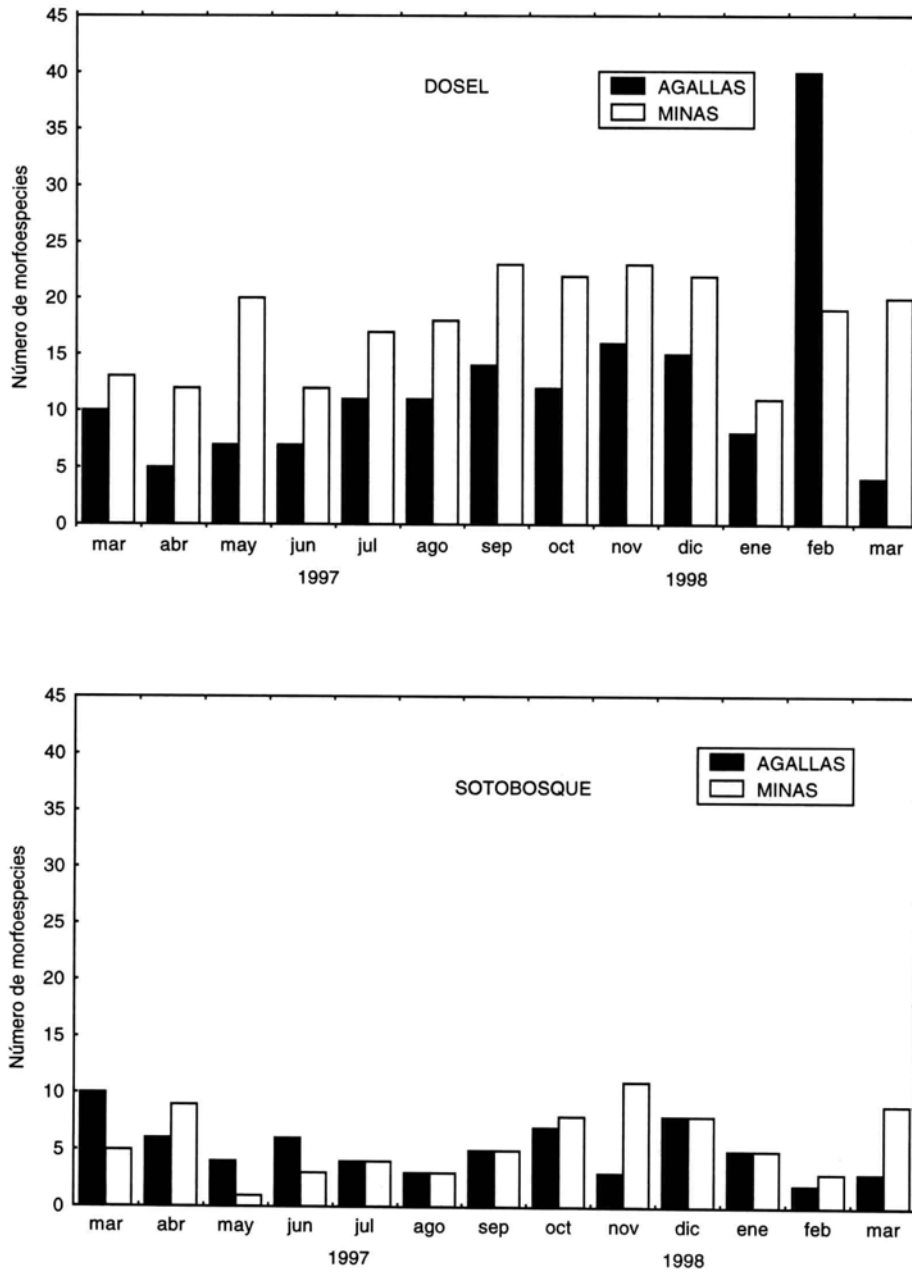


Figura 2

Número de morfoespecies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas en el dosel y sotobosque del PNM.

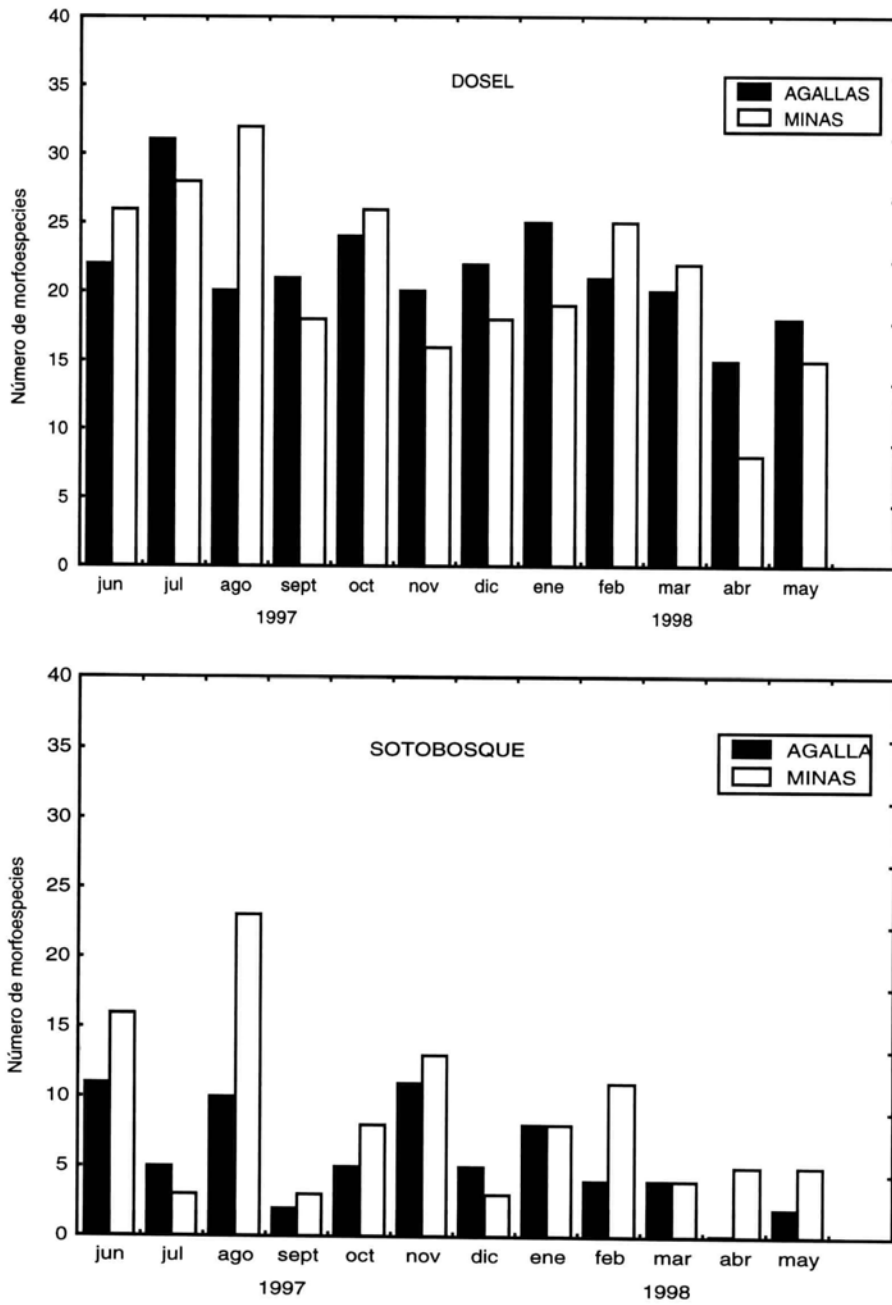


Figura 3

Número de morfoespecies de insectos formadores de agallas y minadores de hojas en el dosel y sotobosque del FTS.

Un total de 2257 y 1243 individuos de insectos minadores y formadores de agallas fueron colectados en el dosel y sotobosque del PNM, en el FTS se colectó 5560 y 1429 individuos de cada grupo, respectivamente. El Cuadro 3 muestra el número de morfoespecies y de individuos de las familias de insectos formadores de agallas y minadores de hojas encontradas en los estratos de los dos sitios de colecta.

Cuadro 3

Número de morfoespecies de las familias de insectos formadores de agallas, minadores de hojas y su abundancia por bosques.

Familia	Hábito	Nº de morfoespecies	Número de individuos			
			Dosel PNM	Sot PNM	Dosel FTS	Sot FTS
Agromyzidae	Minador	8	90	110	0	48
Anthomyiidae	Minador	2	80	0	0	0
Chrysomelidae	Minador	4	0	0	51	0
Gracillariidae	Minador	105	784	204	1221	366
Heliozelidae	Minador	3	94	0	0	0
Lyonetiidae	Minador	6	0	15	0	35
Buprestidae	Minador	7	32	0	219	0
Buprestidae	Agallas	1	60	0	0	0
Cecidomyiidae	Agallas	98	1046	914	2857	980
Curculionidae	Agallas	2	4	0	0	0
Euritomydae	Agallas	3	53	0	102	0
Psyllidae	Agallas	2	0	0	964	0
Pteromalidae	Agallas	2	14	0	146	0

Traslape entre estratos

En el PNM, tres de las 50 morfoespecies de insectos formadores de agallas fueron encontradas en los dos estratos infestando la misma planta (*Mikania leiostachya* Benth., *Phryganocidia corymbosa* (Vent.) Baillon, *Cecropia longipes* Pittier), mientras que en el FTS, solo una morfoespecie de las 58 registradas se encontro en los dos estratos utilizando como hospedera *Cassipourea elliptica* (Sw.) Poit. En cuanto a los minadores de hojas se registraron iguales valores sin embargo las plantas infestadas fueron, *Astronium graveolens* Jacq., *Serjania mexicana* (L.) Willd., *Lacistema aggregatum* (P. J. Berg.) Rusby en el PNM y *Pera arborea* Mutis en el FTS.

Diversidad entre bosques

Los resultados indican que aunque el bosque húmedo tropical del FTS alberga un mayor número de morfoespecies para ambos grupos de insectos (Cuadro 1) y una mayor abundancia de ciertas morfoespecies de formadores de agallas, no existe diferencia en cuanto a la riqueza de morfoespecies encontradas en ambos bosques ($\chi^2 = 0.362$, $p > 0.05$ para los insectos minadores y $\chi^2 = 0.592$, $p > 0.05$ para los insectos formadores de agallas). Sin embargo, la composición de las comunidades de insectos

formadores de agallas y minadores de hojas de ambos sitios es diferente ya que sólo dos especies se encontraron en ambos bosques.

En términos de diversidad los valores obtenidos con el índice alfa de Fisher son similares para ambos bosques; 9.29 en el PNM y 9.35 en el FTS, para los formadores de agallas; 14.30 para el PNM y 14.98 en el FTS para los minadores. Los minadores fueron más diversos que los formadores de agallas pero estos últimos fueron más abundantes (Cuadro 3).

Proporción de infestación por hojas y estacionalidad

Las morfoespecies de los dos grupos de insectos presentan una preferencia significativa para infestar plantas con hojas nuevas ($\chi^2 = 8.26$, $p < 0.05$). En cuanto a la estacionalidad el Cuadro 4 muestra el número de morfoespecies de los grupos de insectos que aparecieron durante cada estación del año y cuántas se mantuvieron durante las dos estaciones en ambos bosques. Sugiriendo la estacionalidad de algunas morfoespecies, tanto de formadores de agallas como de minadores de hojas.

Cuadro 4

Número de morfoespecies de formadores de agallas y minadores por estación climática del año.

Estación	PNM		FTS		Total
	Dosel	Sotob.	Dosel	Sotob.	
Seca (Agallas)	7	6	5	1	19
Lluviosa (Agallas)	14	1	4	9	28
Seca-Lluviosa (Agallas)	13	9	29	10	61
Seca (Minadores)	1	8	0	1	10
Lluviosa (Minadores)	11	8	11	8	38
Seca-Lluviosa (Minadores)	28	9	33	19	89

DISCUSIÓN

Riqueza de especies

Nuestros resultados, producto del muestreo de un número mayor de especies de plantas en la zona de sombra del sotobosque y de un área foliar similar en ambos estratos, muestran una mayor diversidad de especies en el dosel del bosque húmedo tropical. Podemos señalar que este resultado es el producto de la interacción de un conjunto de factores propios del hábito endofitófago y de las condiciones particulares de este estrato del bosque, que acondiciona el medio para una mayor expresión de estos insectos. Si consideramos que los insectos formadores de agallas y los minadores de hojas, al igual que la mayoría de los herbívoros, atacan con más frecuencia plantas jóvenes y vigorosas, que aquellas viejas y maduras (Price 1991b),

que los herbívoros causan más daños en hojas nuevas y en expansión (Coley & Barone 1996, Larrea 1999, Sánchez *et al.* 1999), que los ataques a las plantas ocurren durante períodos de alta producción de nitrógeno (Frenzel & Brand 1988, Hartley 1988, Basset 1991) y que es en el dosel del bosque donde se dan estas condiciones debido a la alta producción de biomasa que se genera en este estrato (Parker 1995, Hallé 1998). Provocado por los altos niveles de luz que recibe este estrato que promueven tasas más rápidas de fotosíntesis y una producción más constante de hojas nuevas, flores y frutos, que sostiene una mayor diversidad de comunidades (Wright 1997). Entonces resulta razonable que exista una mayor riqueza y diversificación de estas especies en el dosel del bosque, como lo reflejan nuestros resultados y los encontrados por Basset (2001) en árboles de *Pouruma bicolor* y Barrios (2003), en árboles de *Castilla elastica*.

Otras de las posibles razones por la cual exista mayor diversidad de minadores y formadores de agalla en el dosel y que está relacionada a la cantidad de luz (calor) es la argumentada por Fernandes y Price (1992) con los insectos formadores de agalla. Ellos observaron que la riqueza y tasa de supervivencia de los insectos formadores de agallas es alta en ambientes áridos o estresados y es que, como ya se mencionó, dentro de un bosque tropical, el dosel recibe una mayor cantidad de luz solar (calor) durante todo el día (a diferentes intensidades pero constante). El dosel por consiguiente mantiene temperaturas mucho más elevadas (de cinco a ocho grados más alta) que las registradas en otros estratos del bosque y una humedad menor (30% menos que otros estratos), debido a los procesos de evaporación que ocurren con mayor rapidez (Wright 1997). Lo que es análogo a un ambiente estresado, provocando como sugieren nuestros resultados, los de Fernandes y Price (1988, 1991) y Waring y Price (1990), una mayor riqueza de estos insectos en estos ambientes.

Según Price (1991b), cuando la planta está fisiológicamente estresada, ésta comienza a hacerse más susceptible a los herbívoros. Debido a que se da una reducción en la síntesis de proteínas y un incremento de los aminoácidos en los diferentes tejidos de la planta. Así habrá más generación de nutrientes por la cantidad de nitrógeno disponible (White 1969). Las plantas en estrés sintetizan menos defensas químicas (Rhodes 1979). La combinación de una nutrición mejorada y la reducción de defensa, mantendrá a la planta particularmente vulnerable a los herbívoros, lo que provocará una mayor riqueza de éstos en ambientes estresados, que en cualquier otro lugar (Price 1991a).

Estratificación vertical y horizontal

En cuanto a la estratificación vertical de las morfoespecies nuestros resultados indican que entre los dos bosques, tres morfoespecies de insectos formadores de agallas, lograron ocupar ambos estratos. Dentro de un bosque tropical, factores como el microclima, la iluminación, movilidad del insecto, competencia interespecífica, enemigos naturales, calidad del recurso alimenticio, la producción de hojas y la caída de éstas, pueden promover la estratificación de los insectos (Hespenheide 1991, Basset *et al.* 1992), provocando una mayor o menor acumulación de insectos en los

dos estratos dentro del bosque. En los insectos herbívoros libres comedores de follaje, la distribución de cada estado en el ciclo de vida es diferente, ya que, la movilidad de la larva permite su redistribución subsecuente a la oviposición de la hembra, logrando así ocupar algunas especies diversos niveles dentro del bosque (Brown *et al.* 1997). Sin embargo, comedores internos de tejido como los insectos formadores de agallas y minadores de hojas son especies que están restringidas a desarrollarse con el ciclo de las hojas y su inicial distribución está determinada por la oviposición de la hembra, sin embargo, la subsecuente modificación en la distribución puede sólo ocurrir vía mortalidad diferencial (Brown *et al.* 1997), provocando como sugieren nuestros resultados una alta identidad de la comunidad de insectos formadores de agallas en cada estrato.

En cuanto a la estratificación horizontal en nuestros resultados sólo dos de las 245 morfoespecies de insectos se encontraron en ambos bosques y éstas infestan la misma especie de planta. Un factor fundamental en la distribución a través de un gradiente horizontal de las especies fitófagas con hábito específico (como lo son los insectos formadores de agallas y minadores de hojas), es la distribución de su hospedero. Procesos coevolutivos han llevado a muchas especies de insectos a alimentarse de una especie de planta en particular o un grupo de éstas con una estrecha relación taxonómica, lo que provoca una dependencia de las especies de insectos con respecto a la distribución de su hospedero (Futuyma 1991).

Conclusiones

Nuestro estudio confirma que los insectos minadores y formadores de agallas se encuentran estratificados en los dos tipos de bosques estudiados. Varios factores afectan en la estratificación de estos dos grupos de insectos. Primero, la altura del dosel del bosque en los dos sitios es diferente, en el bosque húmedo (FTS) en promedio más alta que en el bosque seco (PNM). La densidad de follaje en FTS es más densa que en el PNM. La iluminación en los dos tipos de bosques es diferente debido a la mayor nubosidad en el bosque húmedo que en el bosque seco, lo cual afecta de manera directa el nivel de la iluminación en los dos bosques e indirectamente en los dos estratos afectando de esta manera la disponibilidad de los recursos para los insectos estudiados (hojas nuevas). Segundo, la alta frecuencia de lianas, que crecen en suelos de bosques ricos en nutrientes (Laurance *et al.* 2001), en el bosque seco más que en el húmedo pueden promover las interconexiones entre el sotobosque y el dosel en el bosque seco.

Dos conclusiones generales que podríamos hacer de este estudio. Primero, se hace necesario promover el estudio de la fauna del dosel del bosque tropical. Esto contribuirá de manera invaluable al debate que se da en la actualidad sobre la distribución de la diversidad de artrópodos en el bosque tropical. Segundo, muchas de las morfoespecies estudiadas en este trabajo han sido representadas por un único individuo. La deforestación del bosque tropical cada día se incrementa y esto trae como consecuencia la desaparición del microhábitat del dosel, lo que pone en riesgo la desaparición de las especies que habitan en estas condiciones muy particulares.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al Environmental United Nations Programme (UNEP), al gobierno de Dinamarca, al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales y a la Secretaría Nacional de Ciencias y Tecnología (SENACYT) por su apoyo a esta investigación.

LITERATURA CITADA

- Barrios, H.** 2003. Insect herbivores feeding on conspecific seedlings and trees. Pp. 282-290. In: Basset, Y; V. Novotny; S.E. Miller & R.L. Kitching (eds). *Arthropods of Tropical Forests. Spatio-temporal Dynamics and Resource use in the Canopy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Basset, Y.** 1991. The spatial distribution of herbivory mines and gall within an Australian rain forest tree. *Biotropica* 23: 271-281.
- _____. 1992. Host specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forest. *Biol. J. Linn. Soc.* 47: 115-133.
- _____. 1996. Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: Predictors of insect variables. *Ecology* 77: 1906 - 1919.
- _____. 2001. Communities of insects herbivores foraging on saplings versus mature trees of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. *Oecologia* 129: 253-260.
- Basset, Y. H.P. Aberlenc & G. Delvare.** 1992. Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecol. Entomol.* 17: 310-318.
- Blanc, P.** 1990. Bioclimatologie comparée de la canopée et du sous-bois. Pp. 42-43. In: F. Hallé & P. Blanc (eds). *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale*. Rapport de Mission Radeau des Cimes Octobre-Novembre 1989, Petit Saut - Guyane Française Montpellier II et CNRS-Paris VI, Montpellier/Paris.
- Borror, D., C. Triplehorn & N. Johnson.** 1989. *An introduction to the study of insect*. 6th. Saunders College Publishing. U.S.A. 875 pp.
- Brown, J., S. Vargo, E. Connor & M. Nuckols.** 1997. Causes of vertical stratification in the density of *Camenaria hamadryadella*. *Ecol. Entomol.* 22: 16-25.
- Coley, P.D. & Barone, J.** 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335.
- Condit, R.** 1998. Ecological implications of changes in drought patterns shifts in forest composition in Panama. *Climatic Change* 39: 413-427.
- Erwin, T.** 1982. Tropical forest; their richness in Coleoptera and other Arthropod species. *Coleopt. Bull.* 36: 74-75.
- Erwin, T.L.** 1983 Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bull. Ent. Soc. Amer.* 29: 14-19.
- Fernandes, G.W. & P. Price.** 1988. Biogeographical gradients in galling species richness. *Oecologia* 76:161 - 167.
- Fernandes, G.W. & P. Price.** 1991. Comparison of tropical and temperate galling species richness: the roles of environmental harshness and plant nutrient status. Pp. 51-69. In: Price, W. P., T. M. Lewinshohn, G. Fernandes & W. Benson (eds). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York.
- _____. 1992. The adaptative significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitat. *Oecologia* 125:14-20.
- Fisher, R., S. Corbet & C. Williams.** 1943. The relation between the number of species and the number of individual in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12: 42-58.

- Fowler, S.V.** 1985. Difference in insect species richness and faunal composition of birch seedlings, saplings and trees: the importance of plant architecture. *Ecol. Entomol.* 10: 159-169.
- Frenzel, R. & R. Brand.** 1988. Diversity and composition of phytophagous insect guilds on Brassicaceae. *Oecologia* 113: 391 - 399.
- Futuyma, D.** 1991. Evolution of host specificity in herbivorous insect: Genetic, ecological and phylogenetic aspect. Pp. 431-454. *In:* Price, W. P., T. M. Lewinsohn, G. Fernandes y W. Benson (eds). *Plant-Animal Interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York.
- Gaston, K. J.** 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conserv. Biol.* 5: 283-296.
- _____. 1992. Regional numbers of insect and plant species. *Func. Ecol.* 6: 243-247.
- Hallé, F.** 1998. Distribution verticale des métabolites secondaires en forêt équatoriale - une hypothèse. Pp. 129-138. *In:* F. Hallé (ed). *Biologie d'une Canopée de Forêt Equatoriale - III*. Rapport de la Mission d' Exploration Scientifique de la Canopée de Guyane, Octobre - Décembre 1996 Pro-Natura International & Opération Canopée, Paris.
- Hammond, P.M.** 1992. Species inventory. Pp. 17-39. *In:* B. Groombridge (ed). *Global Biodiversity, Status of the Earth's Living Resources*. Chapman & Hall, London.
- Hartley, S. E.** 1988. The chemical composition of galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former? *Oecologia* 113: 492-501.
- Hering, E. M.** 1951. *Biology of the leaf miners*. Uitgeverij Dr. W. Junk, Gravenhague. 301 pp.
- Hespenheide, H.A.** 1991. Bionomics of leaf-mining insects. *Ann. Rev. Ent.* 36: 535-560.
- Inoue, T.** 1996. Biodiversity in Western Pacific and Asia and action plan for the first phase of DIWPA. Pp. 13-31. *In:* Turner, I. M., C. H. Diong, S. S. L. Lim & P.K. L. Ng (eds). *Biodiversity and The Dynamics of Ecosystems*. DIWPA series.
- Larrea, D.** 1999. Efecto de la etapa de crecimiento y la concentración de nitrógeno y carbono en la folivoría por insectos en plántulas de *Swietenia macrophylla* (Meliaceae). *Ecol. Bolivia* 32: 29-35.
- Laurance, W. F., D. Pérez-Salicrup, P. Delamônica, P. M. Fearnside, S. D'Angelo, A. Jerozolinski, L. Pohl & T.E. Lovejoy.** 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*, 82, 105-116.
- Lewinsohn, T.M., G.W. Fernandes, W.W. Benson & P.W. Price.** 1991. Introduction: historical roots and current issues in tropical evolutionary ecology. Pp. 1-21. *In:* P.W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes & W. W. Benson (eds). *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. Wiley, New York.
- Lowman, M. D.** 1985. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species. *Aust. J. Ecol.* 10: 7-24.
- _____. 1993. The ecology of tropical rain forest canopies. *Trend. Ecol. Evol.* 8: 104-107
- Márquez de Cantú, M.** 1990. *Probabilidad y estadística para ciencias químicas-biológicas*. McGraw-Hill. México. 656 pp.
- Marquis, R. J.** 1991. Herbivore Fauna of *Piper* (Piperaceae) in a Costa Rican Wet Forest: Diversity, specificity and impact. Pp. 179-208. *In:* P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes & W. W. Benson (eds). *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley & Sons, New York.
- May, R.M.** 1986. How many species are there? *Nature* 324: 514-515.
- Oliver, I. & A. Beattie.** 1995. Invertebrate Morphospecies as Surrogates for Species: A Case Study. *Conserv. Biol.* 10: 99-109.
- Parker, G. G.** 1995. Structure and microclimate of forest canopies. Pp. 431-455. *In:* M.D. Lowman & N.M. Nadkarni (eds). *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego.

- Parker, G., A. Smith & K. Hogan.** 1992. Access to the upper forest canopy with a large crane. *Bioscience* 42: 664-670.
- Price, P.** 1991a. Patterns in communities along latitudinal gradients. Pp. 51-69. *In: Price, W. P., T. M. Lewinshohn, G. Fernandes & W. Benson (eds). Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions.* Wiley, New York.
- _____. 1991b. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62: 244-251.
- _____. 1997. *Insect ecology.* Third Edition. John Wiley and Sons, Inc., New York. 874 pp.
- Rhodes, D. F.** 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. Pp. 4-48. *In: Rosenthal, G. A. & D. H. Janzen (eds). Herbivores: their Interaction with Secondary Plant Metabolites.* Academic Press, New York.
- Roubik, D.W.** 1993. Tropical pollinators in the canopy and understorey: field data and theory for stratum "preferences". *J. Insect Behav.* 6: 659-673.
- Sánchez, G., R. Dirzo & M. Balcazar.** 1999. Especificidad y herbivoría de Lepidoptera sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la reserva de la Biosfera el Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 78: 103-118.
- Shelly, T. E.** 1985. Ecological comparisons of robber fly species (Diptera : Asilidae) coexisting in a neotropical forest. *Oecologia* 67: 57-70.
- Siegel, S. & J. Castellan.** 1990. *Estadística no paramétrica.* Trillas. México. 4^a edición. 435 pp.
- Springate, N.D. & Y. Basset.** 1996. Diel activity of arboreal arthropods associated with Papua New Guinean trees. *J. Nat. Hist.* 30: 101-112.
- Stehr, F.W.** 1987. *Immature insects.* Vol. 1. Kendall, Hunt Publishing Company. U.S.A. 754 pp.
- _____. 1991. *Immature insects.* Vol. 2. Kendall, Hunt Publishing Company. U.S.A. 975 pp.
- Sterck, F., P. Van der Meer & F. Bongers.** 1992. Herbivory in two rain forest canopies in French Guiana. *Biotropica* 24: 97-99.
- Stork, N.** 1988. Insect diversity facts, fiction and speculation. *Biol. J. Linn. Soc.* 35: 321-337.
- Strong, D. R. J.; E. McCoy & J. R. Rey.** 1977. Time and the number of herbivore species: the pests of sugarcane. *Ecology* 58: 167-177.
- Sutton, S. L.** 1983. The spatial distribution of flying insects in tropical rain forests. Pp. 77-92. *In: S. L. Sutton, T. C. Whitmore & A. C. Chadwick (eds). Tropical Rain Forest: Ecology and Management.* Blackwell, Oxford.
- Tossi, J.** 1971. *Zonas de vida. Una base ecológica para la investigación silvícola e inventario forestal en la República de Panamá.* Programa de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). Roma. 126 pp.
- Waring, G. & P. Price.** 1990. Plant water stress and gall formation. *Ecol. Entomol.* 15: 87-95.
- White, T. C.** 1969. An index to measure weather induced stress of trees associated with outbreaks of Psyllidae in Australia. *Ecology* 50: 905 - 909.
- Wilson, E. O.** 1988. The current state of biological diversity. Pp. 3-18. *In: E. O. Wilson (ed). Biodiversity* National Academy Press, Washington.
- Wright, S. J.** 1997. *Accessing the canopy.* Smithsonian Tropical Research Institute. 84 pp.
- Wright, S. J. & M. Colley.** 1996. *Accessing the canopy. Assessment of biological diversity and microclimate of the tropical forest canopy: Phase 1* United Nation Environmental Program, Nairobi, Kenya.
- Zar, J.** 1974. *Biostatistical analysis.* Prentice-Hall International. 620 pp.

Recibido: 18 de mayo 2002
Aceptado: 20 de enero 2003