

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Interacciones Ecológicas de la familia Membracidae (Hemiptera,
Auchenorrhyncha) dentro de claros de bosque de la Amazonía Ecuatoriana y notas
sobre su historia natural**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciado (a) en
Ciencias Biológicas**

ADRIANA G. ARGOTI ÁVILA

Quito, 2011

Certificación

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Adriana G. Argoti Ávila ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dr. Clifford Keil

Director de Disertación

Quito, abril del 2011

Agradecimientos

Al Dr. Clifford Keil por la dirección y opiniones en la elaboración de esta disertación. A Olivier Dangles por su valioso aporte con los análisis estadísticos y revisión de este escrito. A Florencio Maza por su inmenso apoyo, amistad y ayuda con el montaje de especímenes. A Taryn Ghia y David Landeta por su apoyo y comentarios de este escrito. Al Ing. Julio Sánchez, al Lic. Pablo Salvador, Mauricio Vega, Miguel Subía, Andrea Narváez, Diego Páez por sus consejos y ayuda con los análisis estadísticos. A Andrea Narváez, Florencio Maza, Cristian Borja y Luis Camacho por su ayuda en el campo. Al Dr. Jaime Jaramillo por la alegría de pasar los días en campo, sus enseñanzas en Botánica y por la identificación de las plantas de este estudio. A Juan Vieira por sus opiniones, consejos e identificación de hormigas. A Stuart McKamey del Instituto Smithsonian y Carolina Godoy de O.T.S. por su apoyo, enseñanzas en campo, y corroboración en las identificaciones de los especímenes de Membracidae. A Murray Cooper por su interés, entusiasmo en fotografiar membrácidos y por las excelentes fotografías brindadas para el estudio. A Santiago Burneo y el grupo de SIG por el mapa del área de estudio. A mis padres y hermano Miriam Ávila y Nelson Argoti y Andrés A. por su amor y paciencia. A mis amigos inseparables Tania, Mino, Ñañin, Peri, Jossy, Ramón, Pame, Majito, Joha, Vivi, Alex, Dianita, Pollito y Carin por darme tantas alegrías. A mis amigos de papel Vale, David, JuanC, Santi, Vero, Ine y los chicos de A.E.O. por la alegría de aprender y compartir con ellos. A la comunidad de Pandanuque y asistentes nativos por su ayuda en el campo.

La presente investigación fue financiada por Eni E&P División y Agip Oil Ecuador, y científicamente supervisada por Fauna & Flora Internacional (FFI). Los comentarios, interpretaciones y conclusiones contenidos en esta tesis son de responsabilidad del autor

y no reflejan necesariamente el criterio ni tienen el respaldo de Agip Oil Ecuador o Eni E&P División.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	III
TABLA DE CONTENIDOS	V
LISTA DE FIGURAS	VII
LISTA DE TABLAS	X
LISTA DE ANEXOS	XI
1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN	5
3.1. Familia Membracidae – historia natural	5
3.2. Comportamiento social	6
3.3. Mirmecofilia	7
3.4. Plantas hospederas	9
3.5. Relaciones multitróficas	9
3.6. Claros de bosque y su dinámica.....	10
3.7. La sucesión y sus implicaciones ecológicas	11
3.8. Claros de bosque naturales y claros de bosque artificiales	12
3.9. Claros de bosque y biogeografía de islas.....	13
3.10. Claros de bosque y Membracidae	14
3.11. Justificación.....	14
3.12. Objetivos	16
1.1.1 Objetivo General.....	16
1.1.2 Objetivos Específicos	16
4. MATERIALES Y MÉTODOS	17
4.1. Descripción del área de estudio	17
4.2. Metodología de campo.....	17
4.2.1 Unidades de investigación (Claros de bosque).....	17
4.2.2 Toma de datos.....	18
4.3. Metodología de Laboratorio	20
4.3.1 Identificación taxonómica	20

4.4.	Análisis de datos	20
4.4.1	Diferencias entre claros de bosque Naturales y Artificiales.....	20
4.4.2	Variación temporal	23
4.4.3	Interacciones ecológicas	23
4.4.4	Redes tróficas	25
5.	RESULTADOS.....	27
5.1.	Diferencias entre claros de bosque Naturales y Artificiales	27
5.2.	Variación temporal	28
5.3.	Interacciones ecológicas	29
5.3.1	mutualismo formicidae-membracidae	29
5.3.2	Redes tróficas	31
6.	DISCUSIÓN.....	34
6.1.	Diferencias entre claros de bosque Naturales y Artificiales	34
6.1.1	El área y la intensidad de disturbio afectan la diversidad de membrácidos en claros de bosque.....	34
6.1.2	La edad del gap también influencia la diversidad de membrácidos	39
6.1.3	No existen diferencias entre claros de bosque naturales y artificiales	39
6.2.	Variación temporal	40
6.2.1	La fenología de la planta hospedera influye en la dinámica poblacional de ciertos membrácidos	42
6.2.2	No se evidencia un patrón general en la dinámica poblacional y las condiciones climáticas	43
6.3.	Interacciones ecológicas	43
6.3.1	Mutualismo Formicidae-Membracidae	43
6.3.2	La atención no siempre es monopolizada por una especie de formícido.	45
6.3.3	La construcción de escudos permite monopolizar el recurso alimenticio y evitar la competencia.....	45
6.3.4	La agresividad como indicadores de calidad de atención y como señal de preferencia por ciertas especies de membrácidos.	46
6.3.5	Redes tróficas	48
7.	CONCLUSIONES	51
8.	LITERATURA CITADA.....	54
9.	FIGURAS.....	63

10. TABLAS	82
11. ANEXOS.....	87

LISTA DE FIGURAS

1. Área de trabajo en la que se muestran los 11 sitios de muestreo (claros de bosque). Los claros de bosque están representados por letras de la A-J, la parcela de restauración está representada como (PR). Todos los claros de bosques están distribuidos a lo largo del transecto de 2km entre dos instalaciones de producción hidrocarburífera.....	64
2. Modelo log-normal de Preston mostrando la relación especies (S) – área (A) de las comunidades de Membracidae presentes en 11 claros de bosques clasificados en dos grupos, naturales y artificiales.....	65
3a. Ranking de abundancia de especies (SRA) en claros de bosque naturales...	66
3b. Ranking de abundancia de especies (SRA) en claros de bosque artificiales sin la parcela de restauración.	66
3c. Ranking de abundancia de especies (SRA) en claros de bosque artificiales..	67
4. Correlación de Pearson de la distancia vs. similaridad. La distancia y similaridad de especies fue graficada para cada par de claros de bosque combinados (Total 11 claros de bosque).....	68
5a. Escalamiento dimensional no métrico (NMDS) para claros de bosque naturales y artificiales.....	69
5b. Escalamiento dimensional no métrico (NMDS) para los 11 claros de bosque individuales.....	69
6a. Variación poblacional de las ocho especies más abundantes (poblaciones con ≥ 200 individuos) según el ranking de abundancia de especies (SRA). Se muestran todos los estadíos en total (adultos, puestas y ninfas).....	70

6b.	Variación poblacional de las ocho especies más abundantes (poblaciones con ≥ 200 individuos) según el ranking de abundancia de especies (SRA). Se muestran los estadíos adultos, puestas y ninfas por separado.....	71
7.	Análisis de las categorías de agresividad para las 16 especies de Formicidae encontradas en los claros de bosque de estudio.....	72
8.	Gráfico de caja en el que se representa la tendencia en la agresividad de las cuatro hormigas más abundantes: <i>Camponotus femoratus</i> , <i>Crematogaster sp.</i> , <i>Ectatommatuberculatum</i> y <i>Pheidole sp. gr. biconstricta</i>	73
9a.	Análisis de las categorías de agresividad y mirmecofilia de <i>Camponotus femoratus</i>	74
9b.	Análisis de las categorías de agresividad y mirmecofilia de <i>Crematogaster sp.</i>	75
9c.	Análisis de las categorías de agresividad y mirmecofilia de <i>Ectatomma tuberculatum</i>	76
9d.	Análisis de las categorías de agresividad y mirmecofilia de <i>Pheidole sp. gr. biconstricta</i>	77
10.	Red trófica Planta Hospedera-Membracidae-Formicidae	78
11a.	Distribución de frecuencias de las interacciones o links que Formicidae tiene con las especies de Membracidae dentro de la red trófica analizada. N=59, $\bar{x}=2,71 \pm 1,8$	80
11b.	Distribución de frecuencias de las interacciones o links que las familias de plantas hospederas tienen con las especies de Membracidae dentro de la red trófica analizada. N=59, $\bar{x}=4,1 \pm 3,2$	80

- 11c.** Distribución de frecuencias de las interacciones o links que las familias de plantas hospederas tienen con las especies de Formicidae dentro de la red trófica analizada. $N=17$, $\bar{x}=6,8 \pm 9,4$ 81

LISTA DE TABLAS

1. Registros climáticos de humedad relativa, temperatura y precipitación tomados durante un año en la plataforma B.....	83
2. Lista de especies de Membracidae encontrados en los 11 claros de bosque de estudio.....	84
3. Correlación de Spearman de las variables área, luminosidad y cobertura vegetal. Se muestran los coeficientes de correlación de Spearman	85
4. Análisis de Similaridad SIMPER entre claros de bosque naturalesy artificiales.....	85
5. Valores del análisis métrico de la red trófica global (Membracido-Planta Hospedera-Formícido) y las tres subredes que lo componen (Membracidae-Formicidae, Membracidae-Planta hospedera y Formicidae-Planta hospedera).....	86
6. Valores de los parámetros diversidad (S), número de links (L), conectividad (C) y anidamiento (N) de diferentes estudios y tipos de redes tróficas para comparación con el presente estudio.....	86

LISTA DE ANEXOS

1.	Descripción de los sitios de muestreo (claros de bosque) donde se muestra las coordenadas, área, número de especies, número de poblaciones, promedio de altura de plantas y características importantes de cada uno de los claros de bosque.....	88
2.	Bibliografía usada en la identificación de Membracidae.....	89
3.	Fórmula para el cálculo de anidamiento (N) en la red mutualista	89
4.	Curvas de acumulación de especies esperadas (CHAO ₁) y observadas de claros de bosque naturales.....	90
5.	Curvas de acumulación de especies esperadas (CHAO ₁) y observadas de claros de bosque artificiales.....	90
6.	Análisis de Similaridad de SIMPER en el que se trata a la parcela de restauración (PR) a parte del los claros de bosque naturales y artificiales...	91
7.	ANOVA de un factor o DCA de tamaño de muestra desigual en el que se analizan las diferencias del nivel de agresividad entre las hormigas: <i>Camponotus femoratus</i> , <i>Crematogaster sp.</i> , <i>Ectatomma tuberculatum</i> y <i>Pheidole biconstricta</i>	91
8.	Prueba honesta de significación o de TUKEY en la que se comparan las medias de los valores de agresividad para las hormigas: <i>Camponotus femoratus</i> , <i>Crematogaster sp.</i> , <i>Ectatomma tuberculatum</i> y <i>Pheidole biconstricta</i>	92
9a.	Cálculo del sesgo en la distribución de las frecuencias de agresividad para la hormiga <i>Camponotus femoratus</i> . Se muestra el valor de la media de la	93

	distribución.....	
9b.	Cálculo del sesgo en la distribución de las frecuencias de agresividad para la hormiga <i>Crematogaster sp.</i> Se muestra el valor de la media de la distribución.....	93
9c.	Cálculo del sesgo en la distribución de las frecuencias de agresividad para la hormiga <i>Ectatomma tuberculatum</i> . Se muestra el valor de la media de la distribución.....	94
9d.	Cálculo del sesgo en la distribución de las frecuencias de agresividad para la hormiga <i>Pheidole sp. gr. biconstricta</i> . Se muestra el valor de la media de la distribución.....	94
10.	Gráfico de la isoclina de máximo anidamiento y parámetro de desorden físico temperatura (T°) para calcular el parámetro de anidamiento (N) en la red trófica Membracidae-planta hospedera.....	95
11.	Gráfico de la isoclina de máximo anidamiento y parámetro de desorden físico Temperatura (T°) para calcular el parámetro de anidamiento (N) en la red trófica Membracidae-Formicidae.....	96
12.	Gráfico de la isoclina de máximo anidamiento y parámetro de desorden físico Temperatura (T°) para calcular el parámetro de anidamiento (N) en la red trófica planta hospedera-Formicidae.....	97
13a	Ninfas y adultos de <i>Erechtia sp10</i> en las inflorescencias de <i>Garcinia madruno</i> (Clusiaceae). Las ninfas están siendo atendidas por melipónidos oportunistas del género <i>Partamona sp.</i>	99
13b	Agregado de membrácidos de <i>Endoiastus caviceps</i> . Arriba: Se muestra la cantidad de hormigas <i>Camponotus femoratus</i> que atiende esta población de Membracidae. <i>Camponotus femoratus</i> es una de las hormigas más	

	sensibles al disturbio. Abajo: Se muestra la gran cantidad de adultos, huevos y ninfas de <i>Endoiastus caviceps</i> que se encuentra en un solo foliolo. Nótese la avispa parasitoidea de huevos <i>Polynema</i> sp. cf. (Mymaridae).....	100
13c.	Adultos y ninfas de <i>Membracis foliata</i> . Arriba: Agregado de adultos de <i>Membracis foliata</i> . Abajo: Ninfas de 5to estadio de <i>Membracis foliata</i> siendo atendidas por el véspido <i>Parachartergus apicalis</i>	101
13d	Agregado de ninfas y adultos de <i>Anobilia luteimaculata</i> atendidas por <i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i> . Nótese el material y la manera de construcción del escudo de protección que la hormiga crea para <i>Anobilia luteimaculata</i> . Parte del material fue removido para develar la especie de membrácido en su interior.....	102
13e.	Adultos de <i>Anobilia sagittata</i> atendidos por <i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i> y construcción del escudo protector por parte de la hormiga.....	102
13f.	Adultos y puestas de <i>Anobilia guinea</i> en el escudo protector construido por <i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	103
13g	Población de adultos y puestas de <i>Horiola</i> sp. en el interior del escudo protector construido por <i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i> . Nótese las heridas y la despigmentación en el tallo de la planta hospedera producto de la alimentación de los membrácidos.....	103
13h	Población de <i>Erechtia</i> sp1. En la inflorescencia de una especie de planta hospedera no identificada de la familia Loganiaceae. Los círculos indican los adultos, las ninfas y la puesta de <i>Erechtia</i> sp1. Esta población estaba bajo la cubierta del escudo protector construido por <i>Crematogaster</i> sp.....	104
14.	Lista de formícidos mutualistas de los géneros de Membracidae y	105

construcción de escudos.....	
15. Lista de plantas hospederas de Membracidae.....	108

1. RESUMEN

Dentro de un ecosistema los organismos interactúan entre sí creando conexiones que serán las responsables de mantener en equilibrio el ecosistema. Un ejemplo de interacción es la relación multitrófica Formicidae-Membracidae-planta hospedera. Se ha estudiado esta interacción a tres niveles en claros de bosque naturales y artificiales en un intento por averiguar si existen diferencias en estas interacciones entre estos dos tipos de hábitat. Adicionalmente, se intenta evaluar algún patrón en la dinámica poblacional de ciertas especies de membrácidos y, determinar si existe algún grado de especialismo en la relación multitrófica. Para esto, se analizaron variables físicas (área, luminosidad, cobertura vegetal) y biológicas (diversidad) de cada tipo de claro de bosque. Se realizaron censos mensuales de 400 poblaciones de 74 especies de membrácidos distribuidos en 11 claros de bosque durante un año (2008-2009) y se registraron sus interacciones con hormigas mutualistas y plantas hospederas. Para analizar las diferencias entre claros de bosque naturales y artificiales se realizaron correlaciones entre las variables físicas, un análisis no paramétrico de similaridad (ANOSIM) y un análisis de escalamiento dimensional no métrico (NMDS). Se analizó la relación especies-área y la abundancia y dominancia de especies fue analizada mediante análisis de ranking de abundancia relativa SRA. Para el análisis de las interacciones ecológicas se graficó toda la red trófica y se analizaron los parámetros de conectividad y anidamiento. No se encontraron diferencias en los hábitats estudiados en cuanto a sus variables físicas y biológicas, se pudo determinar que cada claro de bosque posee sus propias características intrínsecas que moldean la composición de especies de membrácidos. La intensidad de disturbio, el área de los claros de bosque, la edad de las plantas, y la fenología de las plantas hospederas tiene influencia moldea la dinámica poblacional de los

membrácidos. La red multitrófica Membracidae-Planta Hospedera-Formicidae registra 1301 interacciones entre 74 especies de membrácidos, 64 especies de plantas hospederas y 16 especies de hormigas colectoras de melaza. Existe una tendencia a la monopolización de las hormigas en la atención de poblaciones de membrácidos. Se registra una selectividad en la atención de hormigas hacia ciertas especies de membrácidos. En cuanto a Membracidae se registra un alto grado de generalismo en el uso de plantas hospederas.

Palabras clave: Membracidae, Formicidae, plantas hospederas, claros de bosque naturales y artificiales, red trófica.

2. ABSTRACT

Within an ecosystem, organisms interact with each other creating trophic level connections. An example of this is the multitrophic relationship, Formicidae-Membracidae-host plant. I studied this interaction in natural and artificial forest gaps to discover if there are differences in these interactions between these two types of habitat. Additionally, I assessed patterns in the population dynamics of certain species of membracids and to determine if there was a trend toward generalists or specialists in the multitrophic relationships. I analyzed different physical variables (area, brightness, cover) and biological variables (diversity) of each type of gap. Censuses were conducted monthly for 400 populations of 74 membracid species in 11 gaps for one year (2008-2009). All interactions with mutualistic ants and host plants were recorded. The variables were analyzed to test differences between natural and artificial gaps. A nonparametric analysis of similarity (ANOSIM) and an analysis of non-metric dimensional scaling (NMDS) were used to evaluate these differences. I analyzed the species-area relationship and the abundance and dominance of species were analyzed by relative abundance ranking of SRA. For the analysis of ecological interactions, the whole food web was graphed and the connectivity and nesting parameters were calculated. There were no differences between the two habitats in their physical and biological variables. Each individual gap had its own intrinsic characteristics that shape the composition of the membracid community. The intensity of disturbance, area of the gap, plant age and phenology of the host plants influenced membracid population dynamics. The multitrophic network consisted of 1301 interactions between 74 species of membracids, 64 species of host plants and 16 species of ants. There was a tendency of the ants to monopolize the care of populations of membracids. There was

selectivity in the care of certain species of ants for membracids. Membracids were generalists in their use of host plants.

Key words: Membracidae, Formicidae, host plants, natural and artificial gaps, Trophic networks.

3. INTRODUCCIÓN

3.1. FAMILIA MEMBRACIDAE – HISTORIA NATURAL

La familia Membracidae pertenece al orden Hemiptera, suborden Auchenorrhyncha. Es un grupo mayormente neotropical ya que se originó en el nuevo mundo y contiene alrededor de 3300 especies (Godoy *et al.*, 2006). En Ecuador se han encontrado aproximadamente 700 especies en el dosel del bosque tropical en una pequeña región de la provincia del Napo, muchas de las cuales son nuevas para la ciencia (Dietrich, 2008).

Esta familia es fácilmente distinguible del resto de hemípteros por presentar diversas formas en el pronoto a manera de espinas, cuernos, hojas, excremento, entre otras. Son típicamente fitófagos, se alimentan del floema de las plantas mediante su aparato bucal modificado en forma de estiletes para atravesar la epidermis y succionar el alimento rico en carbohidratos y aminoácidos (Dolling, 1991; Foltz, 2001).

La biología reproductiva de membrácidos es poco conocida (Chung-Ping, 2006), y se ha estudiado en escasas especies tropicales. La reproducción es sexual, donde el cortejo se realiza mediante vibraciones a través del sustrato de la planta hospedera. Para esto, se inserta el estilete bucal en la epidermis de la planta y se envían señales para localizar y atraer a la hembra (Cocroft, 2001). La comunicación mediante vibraciones se usa también para señales de alarma de las ninfas hacia el agregado y búsqueda de mejores sitios de alimentación en la planta hospedera. Las ninfas pasan por 5 mudas antes de llegar a la adultez y este desarrollo puede involucrar una o varias plantas hospederas (McKamey y Deitz, 1991; Reithel y Campbell, 2008).

Los enemigos naturales son poco conocidos; entre los más citados están: aves del género *Myoborus* (Parulidae) (Galatowitsch y Mumme, 2004), lagartijas del género *Anolis* (Polychrotidae), insectos de las familias: Coccinellidae, Pentatomidae, Reduviidae

y avispas predadoras de adultos y ninfas. Se menciona también a hemípteros de la familia Anthocoridae y termitas que se alimentan de los huevos (Wood, 1979). Otros himenópteros pueden ser parásitos de huevos, predadores y colectores oportunistas de melaza, y arañas predadoras de la subfamilia Salticinae (McKamey y Deitz, 1991).

3.2. COMPORTAMIENTO SOCIAL

Los membrácidos son insectos que poseen varios grados de comportamiento social, desde individuos solitarios hasta la subsocialidad. La subsocialidad en insectos ha recibido poca atención a pesar de estar presente como cuidado parental en 47 familias dentro de 13 órdenes de insectos (Chung-Ping, 2006). Pocos estudios se han realizado en este tipo de comportamiento aunque representa uno de los aspectos clave en la evolución de la eusocialidad.

Wood (1979) clasifica el comportamiento social de los membrácidos en 3 categorías: solitarios, agregaciones y subsociales. *Solitarios*: especies que forman grupos de ninfas o adultos de no más de tres individuos. *Agregaciones*: agrupaciones de ninfas sin ningún tipo de cuidado materno y agrupaciones de adultos que son resultado del desarrollo de agregados de ninfas. Chung-Ping (2006) divide la categoría de Agregados en 4 tipos según el comportamiento de oviposición de la hembra: el tiempo entre oviposiciones de la hembra, si los agregados de ninfas son provenientes de una misma hembra o de diferentes; si las ninfas provienen de una misma masa de huevos o de diferentes masas de una misma hembra (iteroparidad vs semelparidad) y si las agregaciones son de diferentes especies o no. Finalmente, la *Subsocialidad* se define como un comportamiento parental postoviposicional que promueve la supervivencia, crecimiento y desarrollo de la descendencia (Tallamy y Wood, 1986).

El comportamiento social puede variar entre estadios de vida e incluso dentro del mismo estadio (Chung-Ping, 2006). Existen agregados de ninfas que al alcanzar la madurez se vuelven solitarias como es el caso de *Ischnocentrus niger* (Godoyet *al.*, 2006). *Publilia* sp. puede modificar el tiempo de cuidado materno dependiendo de la disponibilidad de hormigas. Si hay suficientes hormigas al cuidado de sus ninfas abandona tempranamente a su descendencia para ovoposicionar en otro lugar, dejando a las hormigas el rol de cuidado. De esta manera, aumenta el fitness de la hembra al incrementar su número de puestas y asegurando la sobrevivencia de su descendencia mediante el cuidado de las hormigas. Sin embargo, al no existir la presencia de hormigas, el género *Publilia* permanece con sus ninfas hasta la adultez (Wood, 1984; Cushman y Whitham, 1989).

3.3. MIRMECOFILIA

Dentro de un ecosistema existen diferentes tipos de organismos que lo habitan y un constante flujo de energía producto de sus interacciones. Las interacciones son importantes, porque afectan la distribución y la abundancia de las especies, además de influir en su evolución. Dentro de una interacción, una especie tiene un efecto ya sea positivo, negativo o neutro sobre otra especie. Las interacciones ecológicas pueden ser: competencia, predación, parasitismo, mutualismo y comensalismo (Forsyth y Miyata, 1995). El mutualismo es un tipo de interacción en el que ambas especies proveen un recurso o un servicio que beneficia a la otra especie (Wilson, 1971), gracias a esto se promueve el fitness de las dos especies. El mutualismo puede ser de dos tipos: obligado cuando las dos especies necesitan de esta interacción para sobrevivir y facultativo cuando no es necesaria la otra especie para poder sobrevivir (Colinvaux, 2002).

Algunas especies de Membracidae poseen relaciones mutualistas de mirmecofilia (Dolling, 1991; Letourneau y Choe, 1987). En el mutualismo los membrácidos ofrecen alimento a las hormigas a cambio de protección. Los membrácidos al alimentarse del floema de la planta excretan melaza, sustancia que es aprovechada por los formícidos por su calidad nutricional. La melaza está compuesta de carbohidratos solubles en agua como glucosa, sucrosa y fructosa, además de gran cantidad de aminoácidos, aminos, lípidos, ácidos grasos y sales orgánicas básicos en la dieta de las hormigas (Godoy *et al.*, 2006; Bluthgen *et al.*, 2004). A cambio del alimento, las hormigas brindan beneficios hacia los membrácidos como la facilitación de alimento (acceso a la planta), protección ante la presencia de depredadores, evitan el crecimiento de hongos y proveen cuidado a la planta hospedera (Reithel y Campbell, 2008; Morales y Beal, 2006; Perotto *et al.*, 2002).

Cushman y Whitham (1989) y Perotto *et al.* (2002) reportan, que el cuidado paterno compartido entre padres y hormigas aumenta la sobrevivencia, disminuye el tiempo de desarrollo y aumenta el tamaño corporal de las ninfas. El tamaño de la agregación de ninfas es otro factor clave en la asociación de mirmecofilia. Una agregación de ninfas mayor atraerá una mayor cantidad de hormigas y con esto se asegurará una mejor protección.

Para el cuidado y mantenimiento de las poblaciones de membrácidos, géneros de formícidos como *Azteca* y *Crematogaster* construyen escudos y galerías hechas de lodo, barro o cortezas sobre las poblaciones de membrácidos que atienden para evitar la migración y de esta manera tener un recurso alimenticio disponible todo el tiempo. Otros beneficios atribuidos a estas construcciones son la protección ante predadores, competidores y parásitos, así como, protección ante condiciones climáticas extremas (Anderson y McShea, 2001; Perotto *et al.*, 2002).

3.4. PLANTAS HOSPEDERAS

La planta hospedera no solo es un recurso alimenticio para los membrácidos, es el lugar en el que ocurre todo su ciclo de vida. Las características de la planta hospedera moldearán la historia natural de los membrácidos. Siendo así, el hemíptero buscará diferentes características en su hospedero, como por ejemplo, si son herbáceas, leñosas, anuales o perennes (Wood, 1982), la fenología (Wood, 1987), la calidad alimenticia (Morales y Beal, 2006), presencia y cercanía al nido de hormigas (Anderson y McShea, 2001), el grado de herbivoría, la distribución dentro del bosque (Loye, 1992) y la respuesta defensiva de la planta (Chung-Ping, 2006).

Estudios comparativos explican que el uso de la planta hospedera está relacionado con el grado de socialidad y las regiones geográficas en las que habitan los membrácidos. Existe un grado de generalismo o polifagia en los trópicos y una tendencia hacia la especificidad en zonas templadas (Reithel y Campbell, 2008). De la misma manera, especies que son gregarias o subsociales tienden al generalismo, y especies solitarias son más específicas (Wood, 1984).

3.5. RELACIONES MULTITRÓFICAS

Dentro de un ecosistema los organismos interactúan entre sí de diversas maneras, estas conexiones serán las responsables de mantener en equilibrio el ecosistema. Cuando dos o más organismos son parte de una interacción, se denomina una relación multitrófica. En esta relación los seres vivos establecen vínculos en función de su alimento, un ejemplo de esta relación es la interacción hormiga-membrácido-planta hospedera.

El estudio de redes tróficas es muy antiguo en ecología, siendo la cadena alimenticia la más conocida. El tipo de interacciones que se lleva a cabo en una red trófica tiene importantes implicaciones en el conocimiento de la estabilidad de un ecosistema,

permite conocer la repartición del nicho entre organismos, y averiguar la especialidad o generalidad de las interacciones (Bascompte y Jordano, 2007; Ings *et al.*, 2009; Bascompte, 2010). El estudio de redes ha evolucionado en las últimas décadas debido al tipo de análisis estadístico y ecológico que conllevan (Bascompte y Jordano, 2007).

Algunos ejemplos de interacciones en los tres grupos de estudio son explicados por Moreira y Del-Claro (2005). Ellos manifiestan que la presencia de la asociación membrácido-hormiga tiene un beneficio directo en la planta hospedera mediante la reducción de la herbivoría causada por insectos masticadores. Estos herbívoros son ahuyentados por las hormigas que cuidan de membrácidos. Por otro lado, ante una sobrepoblación de membrácidos se puede reducir el fitness de la planta debido a la pérdida de nutrientes por el exceso de alimentación. En este escenario, las hormigas pueden tomar ventaja alimentándose de algunos individuos que aportan con su dieta proteínica (Anderson y McShea, 2001).

3.6. CLAROS DE BOSQUE Y SU DINÁMICA

Un claro de bosque es una abertura vertical que se extiende a través del dosel hasta dos metros en el suelo (Feener y Schupp, 1998). Puede ser provocado por diversos factores como la caída de un árbol (claro de bosque natural) o por un disturbio antropogénico (claro de bosque artificial). Esta abertura dentro del bosque es causante de variaciones bióticas y abióticas en el hábitat. El aumento de la temperatura y luminosidad dentro del claro de bosque son ejemplos de variaciones abióticas importantes, mientras que, las variaciones bióticas más reconocidas son el aumento de la diversidad y productividad (Richards y Coley, 2007). La luz es un recurso muy importante y limitante dentro del bosque. La germinación, el crecimiento y desarrollo de las plantas están regulados por la luz debido a que es el recurso energético esencial para la fotosíntesis (Salisbury y

Ross, 1985). De toda la luz solar que incide sobre el bosque tropical, sólo del 1-3% alcanza el suelo (Banks y Cintra, 2008). Bajo estas condiciones, las plantas han desarrollado diferentes estrategias para aprovechar este recurso, formando dos grandes grupos dentro del bosque: plantas tolerantes a la sombra o especies clímax y plantas intolerantes a la sombra o especies pioneras (Whitmore, 1989). Las especies pioneras o intolerantes a la sombra poseen semillas pequeñas, anemócoras (dispersadas por el viento) que germinan y se establecen únicamente en condiciones luminosas, son de crecimiento rápido y tiempos de vida muy cortos. Las especies clímax o tolerantes a la sombra poseen semillas más grandes, zoócoras (dispersadas por animales) que pueden germinar bajo condiciones de sombra y poseen juveniles que pueden permanecer en latencia o crecer lentamente hasta que reciben la cantidad de luz necesaria, momento en el que su crecimiento se dispara (Schupp *et al.*, 1989).

3.7. LA SUCESIÓN Y SUS IMPLICACIONES ECOLÓGICAS

El bosque tropical mantiene su heterogeneidad gracias a procesos dinámicos como la formación de claros de bosque (Whitmore, 1989; Richards y Coley, 2007). Las aberturas causadas por la caída de árboles son sitios de alta productividad en comparación con el sotobosque aledaño. Este incremento de productividad es consecuencia de la alta luminosidad que aumenta el recurso alimenticio para las plantas que residen en el claro de bosque, promoviendo su crecimiento y desarrollo (Richards y Coley, 2007).

El proceso de sucesión inicia inmediatamente a la formación de un claro de bosque. Las especies de plantas pioneras o intolerantes a la sombra inician la colonización y competirán por espacio y luz. Estas plantas se desarrollarán y morirán rápidamente dando paso a las especies tolerantes a la sombra; una vez que éstas se desarrollen darán

paso a las especies clímax. De esta manera, la dinámica continuará hasta que el parche de bosque complete su regeneración (Colinvaux, 2002).

Con la formación de un claro de bosque y la cantidad de recursos alimenticios disponibles se promueve un aumento en la diversidad. La diversidad dentro de claros de bosque está influenciada por el tamaño del claro de bosque, número de claros dentro del bosque, edad del claro de bosque (Schnitzer y Carson, 2001) y tipo de claro de bosque (natural o artificial) (Feener y Schupp, 1998).

Existe mayor herbivoría, predación y una mayor cantidad de alimento disponible en los claros de bosque que en el sotobosque (Richards y Coley, 2007). La herbivoría es mayor en hojas jóvenes que en hojas maduras de las plantas colonizadoras de claros de bosque.

Las hojas de plantas pioneras son preferidas por contener menor cantidad de fenoles, menos fibra, son más suaves, y poseen altos niveles de nitrógeno y agua (Coley, 1983).

Dentro de claros de bosque existe una cantidad cinco veces mayor de plantas defendidas por hormigas que en el sotobosque (Feener y Schupp, 1998). Esto se debe a las estrategias anti herbívoras y la calidad alimenticia que las plantas pioneras ofrecen a manera de nectarios ó albergando una gran cantidad de insectos herbívoros, entre estos, los productores de melaza.

3.8. CLAROS DE BOSQUE NATURALES Y CLAROS DE BOSQUE

ARTIFICIALES

Un claro de bosque natural es pequeño puesto que cubre la altura del árbol que ha caído y su copa. Un claro de bosque artificial, dependiendo de la necesidad del hombre, cubrirá un área mayor hasta alcanzar varias hectáreas. La cantidad de luz y temperatura que incide sobre el suelo es más fuerte en claros de bosque artificiales debido al tamaño. Otro factor a tomar en cuenta es la frecuencia de disturbio y cambios físicos o químicos

que sufre el claro de bosque artificial. Todos estos cambios tendrán implicaciones en la regeneración del lugar, directamente en las plantas que colonizan estas áreas intervenidas y en las poblaciones de animales que allí se encuentran (Feener y Schupp, 1998). La continuidad del paisaje puede verse severamente afectada dependiendo del tamaño del claro de bosque y la frecuencia de disturbio en él. Si hablamos de un claro de bosque natural, esta continuidad es leve. Pero si hablamos de un claro de bosque en donde no existe una tala selectiva, sino que toda la cobertura vegetal ha sido removida, el cambio en el paisaje es brusco.

3.9. CLAROS DE BOSQUE Y BIOGEOGRAFÍA DE ISLAS

Al ser los claros de bosque hábitats aislados, bien definidos y numerosos, el estudio de la dinámica que ocurre dentro de estos hábitats se sujeta bajo el modelo de biogeografía de islas. El modelo está basado en tres aspectos principales: la relación especies-área, la relación especies-aislamiento y el reemplazo de especies o teoría de equilibrio entre tasas de inmigración y tasas de extinción (Lomolino *et al.*, 2006). La primera es una relación directa: a mayor área, mayor número de especies; la segunda es una relación indirecta: a mayor aislamiento, menor cantidad de especies; y la tercera tiene que ver con la composición de especies que colonizan el claro de bosque, su capacidad de competencia y estabilidad.

Según esta teoría, claros de bosque con áreas más grandes son más diversos a diferencia de los pequeños, y el área tiene que ver con el tipo de claro de bosque (natural o artificial). Así mismo, la distancia entre claros de bosque influye su diversidad, aquellos que son cercanos entre sí podrían compartir especies similares. La tercera relación, sobre el equilibrio de especies en este hábitat, será investigada en cuanto a

las interacciones ecológicas que envuelven a estos tres grupos de estudio (membrácidos-plantas hospederas-hormigas mutualistas).

3.10. CLAROS DE BOSQUE Y MEMBRACIDAE

Muy pocos estudios se han realizado en este tipo de ecosistemas. El estudio de Loye (1992) de Panamá en la isla de Barro Colorado es uno de los pocos, por no decir el único que trata de analizar la diversidad de membrácidos y su historia natural en claros de bosque y bordes. Se explica que existe una tendencia al generalismo de membrácidos en plantas pioneras y un especialismo en plantas tolerantes a la sombra. Así mismo, de todas las poblaciones generalistas el cien por ciento está atendido por hormigas, y todo esto está regulado por la calidad nutricional de la planta hospedera.

3.11. JUSTIFICACIÓN

A pesar de haber muchos estudios morfológicos y moleculares en membrácidos, el conocimiento sobre la ecología y evolución de características de su historia natural es limitado (Chung-Ping, 2006). Mucho de este desconocimiento se debe a la falta de estudios a largo plazo, particularmente en la fauna tropical. Se conoce mucho de la biología de membrácidos en regiones templadas, sin embargo, no existe mucho aporte ecológico de los grupos que habitan la región tropical.

Uno de los aspectos más avanzados en cuanto al grupo es su taxonomía y filogenia, aún así, no es fácil encontrar claves taxonómicas de especies restringidas a Sudamérica y peor aún información sobre su historia natural. En la actualidad, debido al tipo de trampeo usado (fumigación de dosel), se siguen identificando un gran número de especies y géneros nuevos cada año.

Diversos estudios previos que se han realizado sobre claros de bosque, únicamente han comparado las comunidades de especies dentro del claro de bosque con las comunidades que habitan en el sotobosque aledaño, pero no han relacionado la ocurrencia de estas comunidades con características intrínsecas dentro de los claros de bosque *per se* (Banks y Cintra, 2008). Existe una gran cantidad de microambientes dentro del claro de bosque que van a moldear la composición de especies dentro y entre claros de bosque. Debido a la dinámica de las plantas que colonizan estos sitios tampoco se ha evaluado la permanencia o estabilidad de las comunidades o poblaciones dentro de estas aberturas de bosque.

En el bosque tropical los membrácidos habitan en las copas de los árboles, por lo cual, es difícil estudiar su ecología. Debido a que la fumigación de dosel únicamente nos ayuda a coleccionar especímenes, esta técnica no aporta con datos sobre la historia natural de membrácidos. Por esto, el conocimiento en esta área es pobre. La presente investigación pretende obtener información ecológica sobre las poblaciones de membrácidos dentro de claros de bosque, conocer las diversas interacciones ecológicas de los miembros de esta familia y dilucidar varios aspectos de la dinámica de claros de bosque.

3.12. OBJETIVOS

1.1.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar las poblaciones de las diferentes especies de membrácidos presentes en claros de bosque artificiales y compararlas con poblaciones presentes en claros de bosque naturales.

1.1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Comprobar si existen diferencias entre los claros de bosque naturales y artificiales en cuanto a sus características físicas como área, cantidad de luz, cobertura vegetal y características biológicas como la composición de especies de membrácidos que habitan en estos dos tipos de claro de bosque.
- b) Evaluar posibles variaciones temporales en las especies de membrácidos más abundantes del muestreo.
- c) Evaluar las interacciones ecológicas membrácido-planta hospedera-hormiga para determinar si existe algún grado de especificidad o generalidad entre estos grupos mutualistas.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el sector centro-occidental de la provincia de Pastaza en la zona de Villano ubicada dentro del bloque petrolero número 10. El sitio de estudio se encuentra entre las plataformas A ($1^{\circ}28' S$; $77^{\circ}27' W$) y B ($1^{\circ}29' S$; $77^{\circ}25' W$) (Figura 1). La zona está ubicada en un pie de monte amazónico y la vegetación natural comprende bosque siempreverde de tierras bajas (Sierra, 1999). La altitud está entre los 350 a 450msnm, con una precipitación media anual de 3734 mm medida durante el período (2008-2009). Los picos máximo y mínimo de precipitación se encuentran en los meses de noviembre y agosto respectivamente (Tabla 1). La temperatura promedio fue de $25.5^{\circ}C$ y la humedad de 89%.

Encontramos una topografía intercolinada con pendientes bastante pronunciadas. Las plataformas A y B se encuentran a una distancia de 2,5 km y están separadas por el río Lliquino. La vegetación de esta zona es un bosque maduro que alcanza un dosel de 25m de altura, con árboles emergentes de hasta 35m. El subdosel puede alcanzar los 15m de altura mientras que el sotobosque varía entre los 8 a 14 m. Finalmente, el crecimiento bajo está densamente recubierto por árboles, arbustos, hierbas y lianas cuya altura es muy variable (Jaramillo, 2009).

4.2. METODOLOGÍA DE CAMPO

4.2.1 UNIDADES DE INVESTIGACIÓN (CLAROS DE BOSQUE)

La presente investigación se llevó a cabo durante un año, iniciando en mayo del 2008 hasta abril del 2009; los tres primeros meses fueron de planeación, exploración de claros de bosque apropiados para el estudio y búsqueda de membrácidos en los diferentes

claros de bosque, mientras que en los nueve meses restantes se realizó el estudio *per se* mediante los censos mensuales. Para el presente estudio se tomaron en cuenta únicamente especies de Membracidae que forman agregaciones y aquellas que son subsociales.

El estudio se llevó a cabo en 11 claros de bosque distribuidos al azar dentro de un área de 2.5km entre las plataformas A y B (Figura 1). Cada claro de bosque fue distinguido con una letra y a cada población de membrácidos se le designó una numeración, por ejemplo: A15 quiere decir claro de bosque A, población número 15. La parcela de restauración está ubicada en la plataforma B y está catalogada como PR; debido a su tamaño y condiciones este claro de bosque será analizado de manera especial. Los claros de bosque fueron clasificados como naturales y artificiales. Se encontraron seis claros de bosque naturales (A, B, C, D, I, J) y cinco claros de bosque artificiales (PR, G, H, E, F). Los claros de bosque poseen una superficie media de 362m^2 con un mínimo de 197.3m^2 y un máximo de 800m^2 (Anexo 1).

4.2.2 TOMA DE DATOS

Cada claro de bosque fue medido y dividido en subcuadrantes con la ayuda de un GPS (Garmin 76BCSX) y piola. Debido a que el claro de bosque es una figura irregular, se trazó un cuadrante que abarque la mayor extensión del claro de bosque y un poco del borde del mismo. Se procedió a limitar con la piola las subdivisiones del claro de bosque con mucho cuidado sin dañar ni agitar de manera brusca la vegetación ya que esta agitación podría espantar a las poblaciones de membrácidos que allí residen.

Se tomaron datos de luminosidad con un fotómetro (EXTECH MODELO 401025) y, con la ayuda de un tubo de observación se pudo calcular el porcentaje de cobertura vegetal. Si se observa por un extremo del tubo en posición vertical hacia el cielo y se

observa cobertura vegetal el dato es negativo; si se observa el cielo, el dato es positivo. El fotómetro está equipado con un sensor de 85x55x12mm, el cual nos da una medida de intensidad luminosa en Lux. Se tomaron seis medidas de luminosidad dentro de los subcuadrantes de cada claro de bosque. Todas las mediciones se realizaron entre las 12:00 hasta las 14:00h.

Una vez divididos los claros de bosque, se tomaron diferentes datos tanto de las plantas hospedadas, como de las poblaciones de membrácidos y las hormigas con las que se encuentran asociados. Inicialmente se procedió a censar la vegetación existente en el claro de bosque, se registró la altura a nivel del pecho (DAP) de los árboles y se examinó cada planta dentro del claro de bosque minuciosamente en busca de adultos, huevos y ninfas de membrácidos. La altura de las plantas se midió con un inclinómetro (SUUNTO). Las plantas fueron marcadas, codificadas y ubicadas dentro de un mapa del claro de bosque correspondiente. Además, se colectaron muestras de herbario para su posterior identificación taxonómica en el herbario QCA-PUCE.

En cuanto a los membrácidos y hormigas mutualistas, se tomó fotografías de todas las poblaciones encontradas. Se registraron varias características durante los censos mensuales como: código de planta hospedada, presencia/ausencia de la población, presencia/ausencia de hormigas mutualistas, número de hormigas que atienden a una población, número de membrácidos adultos, huevos y ninfas presentes, sitio de alimentación y notas ecológicas importantes como presencia de depredadores, parasitoides, atención por otros himenópteros, cópula, entre otras. Los mismos datos fueron tomados mes a mes durante 9 meses (Julio 2008 a Abril 2009) y fueron ordenados en una base de datos. Se colectaron varios especímenes, ya sean de adultos o ninfas de membrácidos y varias hormigas mutualistas en tubos eppendorf debidamente

codificados y llenos con alcohol al 70%. Cuando fue posible, se colectaron avispa parasitoides y depredadores.

4.3. METODOLOGÍA DE LABORATORIO

4.3.1 IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA

Los especímenes colectados fueron transportados a la universidad Católica al museo de zoología de invertebrados de Quito QCAZI-PUCE donde fueron montados, fotografiados, etiquetados y clasificados gracias al uso de claves taxonómicas (Anexo 2). Fotografías de los especímenes se enviaron al Museo Smithsonian en Washington donde el Dr. Stuart McKamey, reconocido taxónomo de este grupo, identificó y corroboró las identificaciones realizadas anteriormente. En cuanto a las hormigas también se procedió al montaje y etiquetado. La identificación de los especímenes de Formicidae fue hecha por el tesista de la PUCE, Juan Vieira destacado conocedor del grupo.

4.4. ANÁLISIS DE DATOS

4.4.1 DIFERENCIAS ENTRE CLAROS DE BOSQUE NATURALES Y ARTIFICIALES

Se evaluaron las variables físicas (área, cobertura vegetal, luminosidad y distancia entre claros de bosque) y biológicas (diversidad y similaridad) de los claros de bosque artificiales y naturales. En cuanto a la parcela de restauración se calculó un promedio de su área y diversidad para poder hacer las comparaciones con el resto de claros de bosque.

La relación especies-área fue descrita por Preston (1962) y posteriormente MacArthur y Wilson (1967) en su teoría de biogeografía de islas: “a mayor superficie, mayor cantidad de especies”. Para este análisis se trata a los claros de bosque como entidades independientes o islas de diferente tamaño y composición de especies. Para el cálculo de esta relación se emplea la ecuación de Arrhenius (1921):

$$S = cA^z \quad (\text{Fórmula 1})$$

Donde S=número de especies o riqueza, A=área de los claros de bosque, c= constante (intercepto en y) y z simboliza otra constante que representa la pendiente cuando S y A son analizados en una regresión a escala logarítmica, por lo que la ecuación de Arrhenius se transforma en:

$$\log(S) = z * \log(A) + \log(c) \quad (\text{Fórmula 2})$$

Este cálculo se denomina el Modelo de Preston o índice de Preston para la relación especies-área (Lomolino *et al.*, 2006; Piera, 1999; Castelló *et al.*, 1987). Adicionalmente se analizaron otras variables físicas que podrían estar influenciando la composición de especies entre los diferentes tipos de claro de bosque, para esto se realizaron correlaciones de Spearman entre las variables: área, cobertura vegetal, y luminosidad con los claros de bosque. El coeficiente de correlación de Spearman es recomendable utilizarlo cuando los datos presentan valores externos ya que dichos valores afectan mucho el coeficiente de correlación de Pearson, o ante distribuciones no normales (Sánchez, 2008).

Dentro de cualquier ecosistema se puede encontrar diferencias en la composición de especies, una de ellas tiene que ver con su abundancia. Existen especies que son comunes, otras poco comunes y otras raras. La uniformidad (evenness) es una medida

de cuán similares son las especies en cuanto a sus abundancias (Magurran, 2004). La uniformidad es antagónica al concepto de dominancia, en el cual una o pocas especies dominan o gobiernan en una comunidad. La dominancia a su vez tiene una relación inversa con la diversidad. El SRA (species rank abundance) o Whittaker Plot es un método que mediante simple visualización nos indica la uniformidad y dominancia de las comunidades según la pendiente de las rectas dibujadas para cada claro de bosque. Si las pendientes son abruptas indica que existe una alta dominancia de especies, mientras que si existen pendientes poco pronunciadas indica que hay una alta uniformidad entre muestras y que no hay una dominancia marcada por unas pocas especies (Magurran, 2004; Kobayashi, 1980).

Una vez analizada la relación especies-área, se corroborará la relación especies aislamiento. Se asume entonces que islas cercanas tendrán similitudes en cuanto a su riqueza de especies e islas lejanas tendrán menor similitud. Para esto se calculó la distancia, el índice de Similitud de Jaccard (Magurran, 2004) para todos los claros de bosquey se realizó una correlación de Pearson. Se usa Pearson debido a la normalidad de los datos. Estos datos se representaron en una gráfica de dispersión para ver si existe algún patrón en la distribución de especies en los diferentes claros de bosque. Esta vez no se diferenció entre claros de bosque naturales y artificiales debido a que la cercanía de los claros de bosque afecta a todos por igual.

Después de evaluar la similitud en un panorama global, se procedió a evaluar la similitud a nivel de claros de bosque artificiales, naturales e individualmente. Se realizó un análisis no paramétrico de similaridad (ANOSIM), que mediante el índice de Bray-Curtis nos indica si existen diferencias significativas en la variabilidad dentro y entre los claros de bosque. Este análisis nos da un valor R que muestra la separación entre grupos, este valor va desde 0 (poca separación entre grupos) a 1 (completa separación

entre grupos). Adicionalmente se hizo un escalamiento dimensional no métrico (NMDS) que examina patrones en el ensamblaje de comunidades de membrácidos entre los claros de bosque, que estarán representados en un espacio dimensional, este análisis estadístico nos da un valor de Stress (S) que va de 0 a 1 y representa qué tan bien encajado está el modelo. Valores de S cercanos a cero indican un modelo bien encajado (Carpio *et al.*, 2009). Finalmente se realizó un análisis de similitud de porcentajes (SIMPER), el cual nos indica qué especies son únicas para cada tipo de claro de bosque y muestra la contribución de las especies en la diferenciación de los tipos de claro de bosque (Carpio *et al.*, 2009).

4.4.2 VARIACIÓN TEMPORAL

Una vez que se han aclarado las diferencias entre claros de bosque naturales y artificiales, se profundiza más el estudio en cuanto a la historia natural de membrácidos; un primer paso es analizar en breves rasgos la dinámica poblacional durante los meses de estudio para observar algún patrón general o alguna preferencia por una variable ambiental.

Debido a la gran cantidad de especies registradas, se analiza la variación poblacional de las ocho especies de Membracidae más abundantes (≥ 200 individuos) dadas por el SRA en los nueve meses de estudio (jul/08 – abr/09). Se analizan todos sus estadíos de vida (puestas, ninfas y adultos) y de manera general. Los datos fueron tomados de los censos mensuales que se realizaron a cada una de las poblaciones de los 11 claros de bosque. Se realizó una correlación de Pearson entre variables ambientales (humedad, temperatura y precipitación) con los meses de estudio y la variación poblacional.

4.4.3 INTERACCIONES ECOLÓGICAS

Se evaluaron la especificidad o generalidad de las interacciones de los membrácidos con las hormigas y plantas hospederas. Para la asociación mutualista Formicidae-Membracidae se usó la variable categórica de agresividad de las hormigas cuando atienden a las diferentes colonias de membrácidos. Esta variable nos permite analizar la eficiencia de las hormigas como guardianas, así como su éxito al atender a una mayor cantidad de membrácidos. La agresividad de hormigas es una estrategia para luchar por su recurso alimenticio, ha sido evaluada como número de individuos presentes en algún cebo (Achury *et al.*, 2008) ó como número de individuos llamados al sitio después de alguna perturbación (Cuervo, 2001). En el presente estudio se desarrollaron categorías de agresividad que toman en cuenta los aspectos antes mencionados. Las categorías van desde 0-5 donde 0 simboliza la ausencia total de cuidado y cinco simboliza un cuidado muy intenso por parte de las hormigas con más de 10 individuos cuidando cada colonia de membrácidos presentes en la planta hospedera. La significación de la agresividad entre hormigas se evaluó mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Sánchez, 2008).

Una vez identificadas las especies de formícidos más agresivos, se evaluaron las poblaciones de Membracidae igualmente más abundantes que las hormigas cuidan bajo estas categorías. De esta manera se podrá establecer si la mirmecofilia de Membracidae está asociada con el éxito en la defensa y se determinará si los membrácidos se rigen bajo alguna categoría de agresividad. Se analizaron las frecuencias de la variable categórica agresividad con respecto a las especies de membrácidos con colonias ≥ 5 siendo atendidas por las cuatro especies de Formicidae más abundantes. Se realizó un anova (DCA) y una prueba posthoc de Tukey para analizar diferencias en la agresividad de las cuatro hormigas más abundantes. Adicionalmente, se analizó el sesgo en la distribución de frecuencias en la agresividad.

4.4.4 REDES TRÓFICAS

La mejor manera de organizar e interpretar las interacciones ecológicas es mediante la gráfica y el análisis de la red trófica. Dentro de la red se representan a las especies como “nodos” y a las interacciones entre especies como “links” (Bluthgen, 2010; Bascompte y Jordano, 2007; Amundsen *et al.*, 2009). En el estudio de comunidades, los nodos representan las poblaciones de especies y los links los efectos que estas poblaciones tienen sobre las otras especies con las que interactúan. Una red mutualista es una red de “dos-modos” o “bipartita”. Consiste en dos sets de nodos con interacciones entre niveles pero no dentro de ellos, es decir tienen interacciones mutualistas o antagonistas entre niveles (Bascompte y Jordano, 2007; Bluthgen, 2010).

El análisis métrico de las redes tróficas incluye el número de especies en la interacción (S), el número de links entre especies (L), la densidad de links o complejidad (L/S), la conectividad ($C = L/S^2$) y el anidamiento (N) (Amundsen *et al.*, 2009; Ings *et al.*, 2009). El parámetro de conectividad C es un valor que se interpreta como el grado de especialización dentro de una red global. Valores altos de conectividad reflejan valores altos de generalización dentro de una red (Bluthgen, 2010). El parámetro de anidamiento N es un patrón de interacción en el que especies especialistas tienden a interactuar con especies generalistas, este tipo de interacciones mantienen el ecosistema en equilibrio y previenen una mayor cantidad de extinción de especies. Redes mutualistas son altamente anidadas (Bascompte, 2003). La red tritrófica de este estudio se divide en tres subredes: la primera subred Membracidae-Formicidae es catalogada como una red mutualista, la segunda subred Membracidae-Planta hospedera es una red planta-herbívoro y la tercera subred Formicidae-Planta hospedera es una red mutualista.

Para describir las interacciones que envuelven a la trofobiosis, se realizó un análisis métrico de la red Planta hospedera-Membrácido-hormiga. Se grafico la red y se

analizaron los parámetros antes mencionados para poder comparar la estructura de la red con otros tipos de redes tróficas, analizar la frecuencia de los links y poder inferir que tan especialistas o generalistas son las frecuencias de estas interacciones. Los cálculos de los parámetros de la red trófica se realizaron según Amundsen *et al.*, (2009) y Bascompte *et al.*, (2003); para el cálculo del anidamiento se usó la fórmula del anidamiento (Anexo 3) a partir de los datos obtenidos del programa Nestedness Calculator (Atmar y Patterson, 2005). Este software permite analizar una matriz de presencia/ausencia de interacciones en una gráfica de máximo anidamiento, reorganizando las especies desde la más generalista hasta aquella más especialista. El programa calcula las presencias o ausencias de interacciones en una medida de desorden físico llamado Temperatura (T°). A partir de esta medida de desorden o temperatura se puede calcular el anidamiento N con valores que van desde 0 a 1, siendo 1 el valor para máximo anidamiento. Se siguieron las instrucciones según Bascompte *et al.*, (2003).

Para los análisis se usaron tres paquetes estadísticos: SPSS 17.0, PAST 1.9. y EstimateS 8.2.0. Para los análisis, las medias se reportan con el 95% de confianza y las diferencias entre grupos son significantes cuando $p \leq 0.05$. Únicamente las figuras 11a, 11b y 11c se usaron desviaciones estándar para su análisis.

5. RESULTADOS

Se registraron 74 especies de membrácidos distribuidos en 28 géneros de 6 subfamilias. Se reporta el descubrimiento de 4 posibles nuevas especies de la familia Membracidae: *Bocydium* n. sp. near *amischoglobum*, *Lycoderes* n. sp., *Stegaspis* n. sp. y *Stictodepsa* n. sp. La última especie no está dentro de los análisis porque fue un registro ocasional de un solo par de adultos, por lo que no se considera como subsocial o que forme agregados para ser tomada en cuenta. Se censaron 400 poblaciones dentro de los 11 claros de bosque de estudio (Figura 1, Tabla 2). De todos los claros de bosque censados aquel que presenta la mayor diversidad y en el que se encontraron las nuevas especies, es la parcela de restauración (PR) debido al tamaño que posee.

5.1. DIFERENCIAS ENTRE CLAROS DE BOSQUE NATURALES Y ARTIFICIALES

El área y la diversidad de los claros de bosque en estudio están correlacionadas ($r=0,8$, $p\leq 0,003$), existe una relación negativa entre la cobertura vegetal y el área (Tabla 3) ($r_s=0,62$, $p\leq 0,05$), la luminosidad no tuvo ninguna correlación con el resto de variables. El índice Preston (Figura 2) nos muestra una pendiente z de 1,2 y un $R^2 = 0,74$, donde la mayoría de claros de bosque están muy cercanos a la línea de regresión excepto el claro de bosque E y la PR. El claro de bosque E por sus características intrínsecas será discutido más adelante, así como la parcela de restauración (PR) puesto que es el claro de bosque más grande con un área de 1,7ha. Para corroborar los datos de diversidad, se calcularon curvas de acumulación de especies tanto observadas como esperadas para cada claro de bosque (Anexos 4 y 5).

Los claros de bosque naturales son similares en cuanto a las abundancias de las especies (pendientes poco pronunciadas -0.5 a -0.2) y también poseen una mayor riqueza (Figura

3a). Los claros de bosque artificiales tienen una alta dominancia de especies y poca uniformidad (pendientes cortas y pronunciadas -1.18 a -0.5) (Figura 3c). Nuevamente, el único claro de bosque que no sigue este patrón es la parcela de restauración que se muestra con un alto grado de uniformidad y poca dominancia de especies (pendiente de -0.09). Cuando la parcela de restauración es retirada del análisis, los claros de bosque artificiales siguen teniendo una alta dominancia de unas pocas especies (valores de pendientes -0.7 a -0.5) (Figura 3b).

La composición de especies en cada claro de bosqueno está siendo influenciada por la cercanía de claros de bosque vecinos ($r=0,2$; $p=NS$) (Figura 4).

No se muestran diferencias entre claros de bosque artificiales y naturales (Figura 5a) ($S=0,26$, $R=0,04$, $p\leq 0,06$). Al contrario, cuando se analiza a los claros de bosque de manera individual, el NMDS reconoce grupos completamente diferentes ($S=0,26$, $R=0,8$, $p\leq 0,001$) (Figura 5b). Es importante señalar que existen cinco especies únicas de claros de bosque naturales y 16 especies propias de claros de bosque artificiales (Tabla 4). Debido a la mega-diversidad de la parcela de restauración, se realizó un análisis adicional para verificar si este claro de bosque estaría obscureciendo el patrón de especies únicas (Anexo 6). El número total de especies únicas se reduce de 21 a 13. Esto indica que la mayoría de especies se encuentran dentro de la parcela de restauración, incluso aquellas que estaban catalogadas como únicas para claros de bosque naturales.

5.2. VARIACIÓN TEMPORAL

Según el SRA (species rank abundance) las ocho especies de membrácidos más abundantes son: *Erechtia* sp10, *Endoiastus caviceps*, *Anobilia luteimaculata*, *Horiola* sp., *Membracis foliata*, *Erechtia* sp1, *Anobilia sagittata* y *Anobilia guinea* representando a poblaciones con más de 200 individuos. A pesar de haber una marcada

variabilidad entre especies, se puede observar que la cantidad de individuos aumenta durante el mes de octubre y diciembre. En estos meses se da el pico de precipitación (Tabla 1) y se puede observar una correlación con la variación poblacional ($r=0,85$, $p \leq 0,01$) (Figuras 6a y 6b). Una de las excepciones a la tendencia del aumento poblacional es el membrácido *Membracis foliata* cuyo declinamiento se debe a un factor ecológico no esperado. En cuanto al resto de poblaciones, *Erechtia* sp10 tiene un pico poblacional en sus tres estadíos y luego desaparece, lo que indica que su población depende de algún factor ecológico temporal. Las otras especies presentan una relativa estabilidad en sus poblaciones. *Anobilia luteimaculata* tiende a decrecer en población a partir de octubre. *Horiola* sp. presenta dos picos de abundancia, uno en octubre y otro en abril. *Erechtia* sp1 además de un pico poblacional, presenta una gran cantidad de puestas en octubre, que se reduce en los meses siguientes. *Endoiastus caviceps* mantiene niveles muy altos de adultos, puestas y ninfas durante todos los meses de muestreo, pero su pico poblacional se da en octubre. *Anobilia sagittata* tiende a decrecer en población a partir de octubre, sin embargo, se puede observar una alta mortalidad de ninfas en el mes de diciembre. Finalmente, *Anobilia guinea* tiende a aumentar en número a partir de octubre, y presenta una gran cantidad de ninfas durante los meses de octubre y enero.

5.3. INTERACCIONES ECOLÓGICAS

5.3.1 MUTUALISMO FORMICIDAE-MEMBRACIDAE

Se encontraron 16 especies de formícidos en asociación mutualista distribuidas en 400 colonias de membrácidos censados. Son cuatro las especies más abundantes de hormigas que atienden a una mayor cantidad de especies de membrácidos (≥ 20 especies) y son justamente las especies que poseen categorías intermedias y altas de agresividad

(Figura7). Las especies de formícidos son: *Pheidole biconstricta*, *Camponotus femoratus*, *Crematogaster* sp. y *Ectatomma tuberculatum*. Existen diferencias significativas entre las especies de hormigas según su categoría de agresividad y el número de especies de Membracidae a las que atienden (X^2 de Kruskal-Wallis= 30,369; $p \leq 0,001$).

Las cuatro especies de formícidos más abundantes tienen diferencias significativas entre sus niveles de agresividad (ANOVA, $N=299$, $p \leq 0,001$) (Anexo7). Existen dos grupos de hormigas que se asemejan en sus niveles de agresividad (Figura 8, Anexo8): *Camponotus femoratus* con *Pheidole biconstricta*, y, *Crematogaster* sp. con *Ectatomma tuberculatum*. Existen tendencias en los niveles de agresividad de las hormigas antes mencionadas. Por ejemplo, *Camponotus femoratus* presenta una distribución sesgada hacia la derecha (Figura 9a,8a), es decir, la hormiga tiende a las categorías altas de agresividad. *Pheidole biconstricta* también presenta una distribución sesgada hacia la derecha (Figura 9d, Anexo 9d), lo que significa que es una hormiga con altos niveles de agresividad. *Crematogaster* sp. presenta un sesgo ligero hacia la izquierda (Figura 9b, Anexo 9b), lo que significa que esta hormiga se mueve en categorías bajas e intermedias de agresividad. Por su parte, *Ectatomma tuberculatum* no presenta ninguna tendencia (Figura 9c, Anexo 9c), es decir, se maneja en categorías intermedias de agresividad.

Según estas características, las hormigas que presentan la mejor calidad de atención son *Camponotus* y *Pheidole*. *Camponotus* ya que sus nidos se ubican en la misma planta hospedera. Su tamaño corporal es de 8 mm aproximadamente, poseen una ferocidad en la defensa y atienden a 87 poblaciones de 29 especies de Membracidae. *Pheidole*, a pesar de su pequeño tamaño (5 mm), también construye sus nidos en la planta hospedera, posee intensidad de forrajeo, tiene una gran cantidad de obreras atendiendo las colonias, y, es la hormiga que más colonias de membrácidos protege ($N=100$),

pertenecientes a 28 especies. Otro formícido con buena calidad de atención es *Ectatomma* puesto que son hormigas de gran tamaño (10 mm), poseen una agresividad intermedia pero son especialistas en el forrajeo de néctar y en la depredación de insectos herbívoros. Este formícido atiende a 58 poblaciones de 24 especies de Membracidae. Finalmente, el último lugar de calidad de atención es para *Crematogaster* puesto que es la especie más pequeña (4.5 mm), construyen sus nidos en los árboles, muestran una agresividad intermedia (no son territoriales) y atienden a 54 poblaciones pertenecientes a 19 especies de membrácidos.

Ciertas especies de membrácidos se inclinan por la atención dentro de categorías altas de agresividad. *Endoiastus caviceps* y *Polyglyptini* sp. están dentro de las categorías 4 y 5 de agresividad de la hormiga *Camponotus femoratus* (Figura 9a), mientras que el membrácido *Anobilia luteimaculata* se distribuye en todos los rangos de agresividad tanto en su mutualismo con los formícidos *Crematogaster* sp. y *Pheidole biconstricta* (Figuras 9b, 9d). Por su parte, el membrácido *Horiola* sp. se encuentra entre las categorías medias de agresividad con la hormiga *Ectatomma tuberculatum* y entre las categorías altas de agresividad con la hormiga *Pheidole biconstricta* (Figuras 9c y 9d).

5.3.2 RED TRÓFICA

Se diagramó la red tritrófica planta hospedera-Membracidae-Formicidae con todas las interacciones censadas en el tiempo de estudio. La complicada estructura que muestra el diagrama refleja la complejidad de las interacciones que suceden dentro de la colonización de claros de bosque por parte de estos organismos (Figura 10). La red trófica global registra 155 especies con 1301 interacciones entre ellas (Tabla 5).

Siendo el parámetro C de conectividad un valor que se interpreta como el grado de especialización dentro de una red, el estudio muestra una conectividad global (C) medio

un grado de generalidad medio de 0,054. Al contrario, las tres subredes mantienen una conectividad baja ($C=0,021$, $0,013$ y $0,018$). El parámetro de anidamiento (N) indica que dentro de un ecosistema existe una tendencia bastante alta de especies especialistas a interactuar con aquellas generalistas. Las redes Membracidae-planta hospedera Membracidae-Formicidae, y Formicidae-planta hospedera siguen esta tendencia de alto anidamiento (N) de $N=0,93$, $0,90$ y $0,94$ (Anexos 10, 11 y 12).

La subred Membracidae-Formicidae indica que el 25% de las interacciones de esta red están monopolizadas por las 4 especies más abundantes de formícidos: *Pheidole biconstricta*, *Camponotus femoratus*, *Crematogaster* sp. y *Ectatomma tuberculatum*. Dentro de esta subred encontramos que 12 especies de membrácidos poseen una única asociación con algún formícido y, el 11% de especies tuvo más de 5 asociaciones con formícidos. La frecuencia de interacciones demuestra que la mayoría de especies de membrácidos son atendidas por una sola especie de hormiga (Figuras 10 y 11a).

Por otro lado, en la subred Membracidae-planta hospedera existen 138 interacciones de las cuales el 23,9% pertenece a *Acalypha* sp. (Euphorbiaceae) seguida por *Vismia baccifera* (Clusiaceae) con un 21%. En cuanto a los membrácidos, *Anobilia luteimaculata* es la especie que tiene mayor número de interacciones ($L=16$, 11,5%), seguida por *Horiola* sp. ($L=13$, 9,4%) y finalmente *Todea cimicoides* ($L=10$, 7%). Al contrario, el membrácido *Bocydiium* n. sp. *nearamischoglobum* registró 13 interacciones con una sola especie de planta hospedera no identificada de la familia Asteraceae, y el membrácido, *Tropidolomia cristata* registró seis interacciones con la uña de gato, *Uncaria tomentosa* (Rubiaceae) y una interacción con *Bauhinia* sp. (Caesalpiniaceae) (Figura 10). Salvo estas tres excepciones no se observaron otras preferencias por algunas plantas hospederas. La mayoría de membrácidos usan al menos dos especies de plantas como su hogar y alimento (Figura 11b).

En la red Formicidae-planta hospedera, el 59% de las especies de plantas registradas muestra una única interacción con algún formícido (Figura 11c); el 7,5% de las especies posee más de cinco asociaciones con hormigas siendo *Pheidole* la hormiga que mayor número de interacciones mostró con las especies de plantas hospederas (L=30; 25%) (Figura 10). No se encontraron registros de especies de membrácidos como de formícidos en una relación mutualista específica en este estudio. Lo que sí se pudo registrar son especies poco comunes de membrácidos siendo atendidas por alguna de las especies de formícidos más abundantes. Entre estas interacciones está el membrácido, *Colisicostata albata*, del cual se registraron únicamente dos poblaciones siendo atendidas por la hormiga, *Camponotus femoratus*. El membrácido *Erechtia* sp7 con dos poblaciones atendidas por *Pheidole biconstricta*, *Erechtia* sp8 con dos poblaciones atendidas por *Ectatomma tuberculatum* y *Erechtia* sp1 atendida por *Crematogaster* sp., por citar algunos ejemplos.

De la misma manera, se observaron registros de una especie poco común de formícido atendiendo especies muy comunes de membrácidos. Algunos ejemplos son: el formícido *Megalomyrmex leoninus* atendiendo una población de membrácidos *Chelyoidea* sp2 y una población de *Endoiastus caviceps*, la hormiga *Dolichoderus attelaboides* atendiendo al membrácido *Amastris* sp3, y se registra a la hormiga *Ochetomyrmex neopolitus* atendiendo una población de *Anobilia sagittata*. Esta última interacción es el primer registro que se tiene de la hormiga en el Ecuador y también es uno de los primeros aportes que se tiene sobre la ecología de esta hormiga.

6. DISCUSIÓN

6.1. DIFERENCIAS ENTRE CLAROS DE BOSQUE NATURALES Y ARTIFICIALES

Se han clasificado dos tipos de hábitats según sus características ambientales en claros de bosque naturales y artificiales. Los claros de bosque naturales fueron creados por la caída de un árbol de manera natural, mientras que los claros de bosque artificiales se crearon por la tala de un árbol por parte de un humano. Sapkota y Odén (2009) dan la clasificación a claro de bosque artificial, no únicamente a aquel claro creado para la construcción de alguna instalación hidrocarburífera, sino también a la tala selectiva de un solo árbol dentro del bosque. De ahí que la parcela de restauración y el resto de gaps también fueron catalogados como artificiales. La parcela de restauración (PR) a pesar de ser catalogada como un claro de bosque artificial, posee características únicas que deben ser tomadas por separado. Para iniciar, es el claro de bosque más grande del estudio (1,7 ha). Este sitio se creó debido a que la cima de la colina fue removida para la construcción de la plataforma B. La capa vegetal fue retirada completamente de este claro de bosque y la remoción del suelo fue depositada en esta ladera. La composición del suelo es diferente pues está completamente expuesto y es muy compacto. Por el área que posee existe una alta incidencia de luz y temperatura en este sitio.

6.1.1 EL ÁREA Y LA INTENSIDAD DE DISTURBIO AFECTAN LA DIVERSIDAD DE MEMBRACIDOS EN CLAROS DE BOSQUE

Varios estudios demuestran que existe una mayor riqueza de especies en claros de bosque que en el sotobosque. Al menos en insectos, el área de un claro de bosque influencia las comunidades de insectos herbívoros, claros más grandes tienen una mayor tasa de herbivoría que claros más pequeños (Sapkota y Odén, 2009; Nichols *et*

al., 1998). La tasa de polinización también incrementa en claros de bosque (Walters y Stiles, 1996).

En cuanto a los claros de bosque del presente estudio, existe una correlación positiva entre el número de especies y el área de los claros de bosque estudiados. No existe ninguna diferencia entre claros de bosque naturales y artificiales en cuanto a su tamaño, excepto por la parcela de restauración. Se esperaría que un claro de bosque natural sea de menor tamaño, abarcando únicamente el alto y la copa del árbol que ha caído. Al contrario, debido a la intrusión del hombre, se espera que los claros de bosque artificiales cubran mayor superficie. Como ya se explicó, esta falta de variación en el área se debe a que ambos tipos de claros de bosque se forman por la caída de un solo árbol ya sea de manera natural o artificial (tala), exceptuando a la parcela de restauración en la cual se removió por completo la capa vegetal de un área bastante grande.

La parcela de restauración (PR) representa un pico muy alto en cuanto a su diversidad. Este claro de bosque alberga la mayor cantidad de especies (57 especies) de membrácidos dentro de 211 poblaciones debido al área que posee (1,7 ha). Una de las características más especiales registradas para este claro de bosque es la repartición del recurso alimenticio por parte de los membrácidos. Únicamente en este claro de bosque se registró a varias plantas con más de 7 especies de membrácidos en una misma planta hospedera. El registro más extremo es el de 20 especies de membrácidos en una sola planta (*Acalypha* sp.) que no alcanzaba ni los 2,5 m de altura. Cada especie ocupaba cada rama de la planta hospedera, y una sola especie de formícido monopolizaba toda la planta (*C. femoratus*). Debido a estas descripciones se puede intuir que, diversos factores que están ocurriendo en este claro de bosque fueron gatillados por una intervención muy fuerte en el bosque y que están cambiando el comportamiento de las

especies estudiadas llevándolas a extremos como los casos antes mencionados. Wood (1984) menciona que las asociaciones interespecíficas son más coincidentes que un resultado debido a un limitado espacio para oviposición. Así mismo se menciona que en ciertas ocasiones los membrácidos elijen usar una misma planta aún cuando exista otra de la misma especie unos pocos metros más allá. Sin embargo, no hay detalles más específicos sobre este tipo de asociaciones.

Dentro del análisis de Preston de la relación especies-área, las interpretaciones biológicas de las constantes c y z han sido ampliamente discutidas. La constante z es usada como un índice de aislamiento y de heterogeneidad del medio, se dice que esta constante tiende a ser conservativa y que la constante c es más variable. El valor de z obtenido en el análisis ($z=1,2$) es bastante alto comparado con los rangos que se explican en la bibliografía (0,26-0,4) (Piera, 1999; Lomolino *et al.*, 2006). Esto podría deberse a que los 11 claros de bosque a pesar de estar en un área de aproximadamente 2 km, cada uno presenta características intrínsecas que los hace bastante heterogéneos. La heterogeneidad encontrada se confirma con el análisis de escalamiento multidimensional (NMDS), en el que se evidencian grupos completamente separados.

Existen dos claros de bosque que presentan un pico muy bajo (Claro de bosque E) y muy alto (PR) de especies, lo que altera la pendiente de la recta haciendo de z un valor muy alto. Otros factores que influyen la pendiente de la relación especies-área según la teoría de equilibrio de islas son: la tasa de inmigración vs. la tasa de extinción, la dinámica predador-presa, y la magnitud de disturbio entre islas pequeñas y grandes (Lomolino *et al.*, 2006).

La intensidad de disturbio es muy importante dentro de claros de bosque. Thompson y Allen (1993) explican que existe una mayor cantidad de carábidos en zonas disturbadas que en aquellas no disturbadas. Una de las razones es que existe mayor heterogeneidad en hábitats disturbados, lo que favorece a la colonización de estos escarabajos. En este caso la intensidad de disturbio es favorable, sin embargo en el caso de los membrácidos, la intensidad de disturbio juega un papel en contra. El gap E presenta una diversidad muy baja (6 especies) para el área que posee de $525,4\text{m}^2$. Debido a que este claro es periódicamente visitado por los colonos para extraer tablones, la intensidad de disturbio antropomórfico provoca que las plantas pioneras del lugar no puedan desarrollarse adecuadamente debido al constante pisoteo. Esto a su vez, no permite un ambiente propicio para el establecimiento de colonias de membrácidos. Bonaldo y Días (2010) explican que en cuanto a arañas, existe una mayor riqueza en claros de bosque naturales que en artificiales, esto se debe a que en claros de bosque artificiales existe una mayor cantidad de plantas herbáceas de muy poco tiempo de vida y esto no permite el establecimiento de las arañas. Este también sería el caso para las comunidades de membrácidos en el gap E. Este claro está dominado por una Poaceae, que ocupa el 70% del área del claro de bosque y evita el crecimiento de las otras plantas pioneras.

La luminosidad y la cobertura vegetal del dosel no mostraron tener una correlación directa con la diversidad de especies de Membracidae dentro de los claros de bosque de estudio.

Estudios comparativos de las abundancias de especies nos ayudan a determinar si la composición de especies en las comunidades presentan especies dominantes (buenas competidoras y colonizadoras) o especies raras.

Los claros de bosque artificiales, excepto el PR, presentaron muy poca uniformidad en las abundancias y bastante dominancia de especies. Esto se debe al disturbio antropogénico dentro de estos claros de bosque. Debido al disturbio, las plantas pioneras no pueden crecer y muy pocos membrácidos acaparan aquellas plantas que si lo hacen. Por esta razón, se mantiene una baja diversidad y una alta dominancia de especies. La parcela de restauración posee un pico tanto de abundancia como de uniformidad. La uniformidad, que explica cuan similares son las especies en cuanto a su abundancia, puede deberse a que como existe el suficiente espacio (área) y abundancia de recursos (plantas) las especies no tienen que competir, por lo cual el PR alberga una mayor cantidad de especies y de poblaciones. Sapkota y Odén (2009) comprobaron que en claros de bosque pequeños existe mayor competencia de las semillas por germinar debido a la limitación de espacio y luz, al contrario en claros de bosque con áreas más grandes, la competencia es mucho menor.

El comportamiento general de membrácidos describe su preferencia por lugares soleados; diversos estudios se han realizado en bordes de bosque, dosel (Dennis, 1964) y claros de bosque (Loye, 1992). La falta de correlación entre la distancia y la similaridad de especies puede ser explicada porque los membrácidos no habitan únicamente en claros de bosque. Su preferencia por lugares con abundante sol se debe a su deseo de alimentarse de las yemas apicales de las plantas y hojas jóvenes. Por esto, muchas de las especies de membrácidos que viven en el dosel, al encontrar un claro de bosque descenderían en busca de una mayor cantidad de alimento y de mejor calidad.

6.1.2 LA EDAD DEL GAP TAMBIÉN INFLUENCIA LA DIVERSIDAD DE MEMBRACIDOS

Existen otros factores que influyen la diversidad: el área del claro de bosque (como en el caso del PR), el número de claros de bosque dentro del bosque, la edad del claro de bosque (Schnitzer y Carson, 2001) y tipo de claro de bosque (natural o artificial). Un ejemplo claro sobre la influencia de la edad del claro de bosque está dado por los gaps F y G. El claro de bosque F tiene un promedio de altura de plantas hospederas de 0,7 m mientras que el claro de bosque G tiene un promedio de altura de 3 m. El claro de bosque F fue creado por la caída intencional de un árbol para hacer tablones, mientras que el claro de bosque G es una chacra abandonada. La intensidad de disturbio en este caso es muy marcada, y tiene una consecuencia directa en el crecimiento y edad de plantas, que a su vez influye en el número bajo de especies y poblaciones que colonizan este claro de bosque.

Los claros de bosque naturales presentan más similaridad en cuanto a las abundancias de las especies (pendientes poco pronunciadas) y también poseen una mayor riqueza (Figura 3a). Este tipo de hábitats no reciben la cantidad de disturbio que los claros artificiales, además poseen plantas de mayor edad, lo que influye en la estabilidad de las comunidades de membrácidos. Por esta razón no existe dominancia de pocas especies dentro de este tipo de claros de bosque.

6.1.3 NO EXISTEN DIFERENCIAS ENTRE CLAROS DE BOSQUE NATURALES Y CLAROS DE BOSQUE ARTIFICIALES

La hipótesis de que puedan existir diferencias entre claros de bosque artificiales y naturales se rechaza. Cada claro de bosque es una entidad independiente, y lo que ocurre dentro de su ecosistema es producto de diversos factores estocásticos. En la presente investigación se muestra que el área es una variable independiente y moldea la cantidad

de especies y poblaciones que habitan en los claros de bosque. Si bien la cantidad de disturbio es un factor importante en la diversidad de un claro de bosque, el que las plántulas no puedan desarrollarse sería una de las fases más tempranas en la formación de un claro de bosque. En el inicio de la sucesión muchas plantas quieren colonizar el claro de bosque pero no todas pueden resistir la gran cantidad de luz y temperatura que reside en él. No todas las plantas tienen la misma capacidad de competencia y colonización, todo esto influye en la sobrevivencia de las mismas. Estas diferencias en los mecanismos de competencia y colonización pueden hacer las veces de “pisoteo” que mantiene a las plántulas muy jóvenes y a su vez limita la cantidad de membrácidos que desean explotar este claro de bosque. Otros factores que influyen la composición de especies dentro de los claros de bosque son la capacidad de migración de los membrácidos, la capacidad de reclutamiento por parte de las hormigas y la cantidad de predadores que existen en el claro de bosque.

La cantidad de especies únicas de membrácidos dentro de los diferentes tipos de claros de bosque estaría siendo influenciada una vez más por el área de los mismos. Es de esperarse que exista mayor diversidad en áreas más grandes, y una consecuencia de esto es encontrar especies raras o únicas. La parcela de restauración (PR) sería un ejemplo muy claro.

6.2. VARIACIÓN TEMPORAL

Existe una gran variabilidad en las especies de membrácidos analizadas; sin embargo, se observa un incremento de adultos y ninfas en meses de alta precipitación. No hay mucha información sobre variables ambientales y la dinámica poblacional de membrácidos. La mayoría de estudios en este grupo, se han realizado en zonas templadas en donde las estaciones son marcadas, por lo que la densidad poblacional

tendrá un pico en alguna estación. Especies de membrácidos como *Platycotis vitatta*, *Entyla bactriana* *Publilia concavason* ejemplos de estos estudios (Wood, 1984). Los especialistas señalan que existe una tendencia al univoltinismo (una generación al año) conforme se aumenta en latitud, mientras que, en taxones tropicales el multivoltinismo es muy común (varias generaciones al año) (Chung-Ping, 2006). Es decir, la densidad poblacional de membrácidos se mantiene constante durante todo el año y podría explicar el patrón encontrado en este estudio.

Las poblaciones de membrácidos dentro de gaps están sujetas a varios factores ecológicos que pueden afectar su dinámica poblacional. Se evidencian especies que poseen picos de abundancias muy marcados y otras especies, en las que simplemente desaparecieron. Aquellas en las que se evidencian picos de abundancias podrían estar siendo influenciadas por algún factor ecológico temporal que gatilla el aumento en la población, una de estas razones sería la fenología de la planta hospedera. Al contrario, un factor ecológico inesperado como la muerte de la planta hospedera o la intrusión de hormigas corta hojas puede ser la causa de la declinación de toda una población. *Membracis foliata* (Anexo 13c) no tiene mutualismo con formícidos. Sin embargo, en ciertas ocasiones se registraron visitas de véspidos (*Protopolybia* sp. y *Parachartergus apicalis* cf.) y del formícido *Paratrechina longicornis*. Debido a que las visitas de estos himenópteros fueron escasas, se cataloga a estos insectos como oportunistas. La poca cantidad de individuos de esta especie de membrácido en los meses de estudio se debe a que la planta hospedera (*Vochysia* sp.) sufrió el ataque de hormigas del género *Atta*. Este hecho nos muestra los riesgos a los que ciertos membrácidos pueden estar expuestos al carecer de la asociación mutualista con hormigas. Pasaron casi 3 meses hasta que se encontraron nuevamente puestas y ninfas en esta planta.

6.2.1 LA FENOLOGÍA DE LA PLANTA HOSPEDERA INFLUYE EN LA DINÁMICA POBLACIONAL DE CIERTOS MEMBRÁCIDOS.

Otro de los posibles efectos de la época lluviosa es la inducción del desarrollo de los meristemas apicales en hojas jóvenes y nuevas zonas de crecimiento. Cuando existe un alto contenido de agua en el suelo y una temperatura favorable como se da en claros de bosque, la descomposición de la materia orgánica se acelera incrementando la cantidad de nitrógeno disponible (Takafumi *et al.*, 2010). Todos estos recursos disponibles inducen el desarrollo de la planta y a su vez incrementan la hervivoría. Es tan importante la fenología de la planta hospedera que puede promover la divergencia genética y el aislamiento reproductivo. Este es el caso del complejo *Enchenopa binotata* Say. El complejo comprende seis especies de membrácidos en Norteamérica que utilizan seis géneros de plantas hospederas. En el complejo, mínimas diferencias en el tiempo de floración durante la primavera promueven diferencias de tiempo en la eclosión de huevos, lo que a su vez promueve diferencias en el tiempo de cortejo y ovoposición (Wood, 1987) promoviendo la especiación.

Se menciona que la calidad nutricional de la planta hospedera puede inducir al aumento del voltinismo (Hunter y McNeil, 1997). La lluvia influye en la fenología de las plantas hospederas de diferentes maneras, uno de los efectos es la floración. Así, *Erechtia* sp10 en *Garcinia madruno* (Anexo 13a) y *Erechtia* sp1 en su planta hospedera no identificada (Anexo 13h) tuvieron variaciones en su densidad poblacional. Durante la época de floración de la planta hospedera, *Erechtia* sp10 alcanza una población de aproximadamente 500 individuos durante los meses de octubre a diciembre. Una vez que las flores caen al suelo la cantidad de individuos de esta especie también disminuye, llegando a alcanzar un número menor a 50 individuos en enero.

6.2.2 NO SE EVIDENCIA UN PATRON GENERAL EN LA DINÁMICA POBLACIONAL Y LAS CONDICIONES CLIMATICAS

Loye (1992) explica que durante el comienzo de la época lluviosa se incrementa la dispersión de adultos, por esta razón se espera que la cantidad de ninfas aumente en los meses siguientes. Los datos obtenidos en el presente estudio muestran que la cantidad de adultos y ninfas es igual de grande en estos meses de precipitación y tiende a reducirse un poco durante el mes de diciembre.

Moreira y del Claro (2005) revelan que durante la época lluviosa el número poblacional de membrácidos se reduce, debido a que las fuertes lluvias remueven a estos insectos de sus plantas hospederas. Esta premisa no toma en cuenta que algunos de los numerosos beneficios que los membrácidos obtienen de sus guardianes son la protección ante condiciones climáticas extremas y el aumento en la sobrevivencia mediante la construcción de escudos protectores. Estos mecanismos están influenciando la dinámica poblacional de los membrácidos estudiados y explican la falta de un patrón general en cuanto al clima.

6.3. INTERACCIONES ECOLÓGICAS

6.3.1 MUTUALISMO FORMICIDAE-MEMBRACIDAE

Delabie y Fernández (2003) afirman que la relación trofobiótica se produce porque los hemípteros excretores de melaza son equivalentes ecológicos de nectarios extraflorales. *Ectatomma tuberculatum* nos da un ejemplo de estas asociaciones. Se ha observado a la hormiga colectando azúcar en nectarios extraflorales y colonias de Membracidae en la misma planta y también atendiendo únicamente a membrácidos. Es así que las hormigas que más explotan este recurso son arborícolas, territoriales, depredadoras o carroñeras. Entre las subfamilias de formícidos con estos hábitos están: Dolichoderinae, Formicinae

o Mymicinae, aunque, se han reportado casos en los que ponerinos también atienden hemípteros a pesar de ser mayormente depredadores. Las hormigas no se alimentan únicamente de melaza, en ocasiones explotan a los membrácidos como fuente de proteínas. Se observó algunas veces a *Ectatomma tuberculatum* alimentarse de las ninfas para este propósito.

La trofobiosis influye en el fitness de los membrácidos aumentando la sobrevivencia de los mismos, disminuyendo el tiempo de desarrollo y aumentando el tamaño corporal de las ninfas (Perotto *et al.*, 2002). Una población de membrácidos completamente exitosa que cuenta con todos los beneficios del mutualismo es *Endoiastus caviceps*. Se encontró una población tipo plaga en *Bellucia* sp. (Melastomataceae) (Anexo 13b) dentro de la parcela de restauración. Se estimó una media de 30 individuos por hoja. La planta tenía una total ocupación de membrácidos hasta su ápice y permaneció en este estado durante todos los meses de muestreo. A pesar de la cantidad extrema de membrácidos no se visualizaron síntomas de enfermedad en la planta. Las fuertes lluvias no afectaron a esta población, posiblemente por los siguientes factores: el éxito en el cuidado por parte del formícido *Camponotus femoratus*, una especie catalogada entre las más agresivas, (Figura 7, Figura 9a) mantiene a la población en excelentes condiciones. Ninfas más fuertes y saludables resisten mejor las inclemencias del clima. Si existe una tasa de mortalidad debida a la lluvia en esta población, debe ser muy baja. Perotto (2002) habla sobre el efecto que la hormiga *Camponotus rufipes* tiene sobre los agregados de *Enchenopa sericea* y explica que hormigas que son buenas protectoras atraen una mayor cantidad de membrácidos. Existiendo una correlación directa entre el número de hormigas y el número de colonias de membrácidos. Moreira y Del-Claro (2005) manifiestan que si la población de hemípteros sobrepasa los límites se puede reducir el fitness de la planta debida a la perdida de nutrientes por el exceso de alimentación. Ante

una sobrepoblación de Membracidae, las hormigas pueden tomar ventaja sacrificando algunos individuos que aportan con su dieta proteínica (Anderson y McShea, 2001).

6.3.2 LA ATENCIÓN NO SIEMPRE ES MONOPOLIZADA POR UNA ESPECIE DE FORMÍCIDO.

Crematogaster tiene asociaciones con otras hormigas por lo que se interpreta que no son territoriales o agresivas (Fernández, 2003). Longino(2003) reporta avistamientos de *Crematogaster* con *Ectatomma tuberculatum*, situación que se observó varias veces en las poblaciones de estudio, especialmente alimentándose de nectarios de *Inga* sp. Dentro de la parcela de restauración se registraron las únicas observaciones de dos especies de formícidos compartiendo la trofobiosis. No sólo se encontraron asociaciones de *Crematogaster* con *E. tuberculatum* como se explica en la bibliografía, sino también, se encontraron asociaciones de *Camponotus* con *Cephalotes atratus*, *Camponotus* con *Pheidole* y *Camponotus* con *E. tuberculatum*.

6.3.3 LA CONSTRUCCIÓN DE ESCUDOS PERMITE MONOPOLIZAR EL RECURSO ALIMENTICIO Y EVITAR LA COMPETENCIA.

Debido a que la melaza es un recurso alimenticio muy apreciado por las hormigas, ciertos géneros evolucionaron la capacidad de construir refugios para los membrácidos que atienden. Los beneficios atribuidos a estas construcciones son la protección ante predadores, competidores y parásitos, así como protección ante condiciones climáticas extremas (Anderson y McShea, 2001; Perotto *et al.*, 2002).

Anderson y McShea, (2001) reportan que *Camponotus*, *Crematogaster*, *Pheidole* entre otras, construyen escudos como protección de sus mutualistas. En el presente estudio la construcción de escudos se da para los tres géneros más abundantes excepto *Camponotus*. La protección mediante escudos explica porqué no existe una tendencia a

la disminución poblacional en los meses de mayor precipitación. También nos muestra que la variación poblacional no depende únicamente del clima, sino que tiene una estrecha relación con los factores que influyen la interacción tanto con sus mutualistas como con su planta hospedera. El 80% de las poblaciones de *Anobilia luteimaculata*, *Anobilia sagittata*, *Anobilia guinea* y *Horiola* sp. (Figura 10, Anexos 13d a 13g) se encontraban protegidas por estas construcciones de cartón elaboradas por los formícidos *Pheidole* y *Crematogaster*.

6.3.4 LA AGRESIVIDAD COMO INDICADOR DE CALIDAD DE ATENCIÓN Y COMO SEÑAL DE PREFERENCIA POR CIERTAS ESPECIES DE MEMBRÁCIDOS.

La variable agresividad en el presente estudio es un indicador de la calidad de la atención que prestan las hormigas a las colonias de membrácidos. Las categorías de agresividad evalúan el comportamiento frente al disturbio y el número de hormigas que normalmente atendían a cada colonia de membrácidos (Achury *et al*, 2008, Cuervo, 2001). La calidad de la atención también dependerá de varios factores como: la especie de formícido y en algunos casos véspido o melipónido, el tamaño corporal y la proximidad de la colonia de hormigas a la planta hospedera (Wood, 1982).

Se puede notar que no solo el tamaño corporal de la hormiga juega un papel importante en la calidad de atención que puede brindar, sino también la especie con la que se trata. *Ectatomma* está entre las hormigas más grandes del estudio sin embargo su comportamiento no es agresivo comparado con la agresividad de *Camponotus*. Estrategias como la construcción de escudos colocan a la hormiga *Pheidole* entre las más agresivas. En este caso, el número de hormigas atendiendo las poblaciones refleja su comportamiento agresivo, además de ser una de las especies con mayor capacidad de establecer asociaciones con membrácidos (N=100 poblaciones).

Dentro de la parcela de restauración, 66 poblaciones (37%) se encontraban atendidas por *Camponotus femoratus*, 23 poblaciones (10%) atendidas por *Pheidole*, y 22 poblaciones (10%) atendidas por *Ectatomma tuberculatum*. La mayor cantidad de construcción de escudos dentro del estudio tanto para *Pheidole* y *Crematogaster* se encontraban en esta parcela. Existe monopolización de una gran parte de la parcela por la hormiga catalogada como la que presta la atención de mejor calidad, *Camponotus femoratus*. Adicionalmente, es un claro ejemplo de la competitividad de las hormigas por sus compañeros de trofobiosis; mientras *Camponotus* trata de monopolizar la mayor cantidad de plantas hospederas colonizándolas y creando nidos en cada una de ellas. *Pheidole* y *Crematogaster* invierten su energía en la construcción de escudos para ocultar sus poblaciones del resto de hormigas. El esfuerzo que invierten en esto es mayor a otros claros de bosque puesto que las mismas hormigas con las mismas especies de membrácidos en claros de bosque más pequeños se evitan este trabajo.

Uno de los aspectos más importantes en este estudio es el aparente cambio en el comportamiento agresivo de las hormigas con ciertas especies de membrácidos. Se puede observar claramente que las hormigas están priorizando la atención de pocas especies de membrácidos, mientras que medianamente atienden a otras poblaciones de otras especies. Varias razones se podrían dar para justificar este hecho. Tal vez, la calidad de la planta hospedera permite que los membrácidos excreten melaza más nutritiva. Aunque Morales y Beal (2006) demostraron que la calidad de la planta hospedera no influencia directamente la magnitud del mutualismo hormiga-membrácido. Por otro lado, existen estudios como el de Bluthgen y Fiedler 2004 que muestran que nectarios de alta calidad nutricional incrementan el reclutamiento de hormigas debido a que la melaza es de mejor calidad. Otra razón podría ser que a mayor

cantidad de individuos en una planta, mayor recurso alimenticio, mejor reclutamiento de hormigas, este ejemplo está explicado por Perotto (2002).

6.3.5 REDES TRÓFICAS

El estudio de las redes tróficas ayuda a visualizar patrones en la estructura de las comunidades, ya que nos da indicios de la organización del ecosistema y las interacciones que lo involucran (Montoya, 2003). Existen diferentes tipos de redes tróficas, según el tipo de organismos que se estudian y de sus interacciones; las más comunes son: las tradicionales redes alimenticias, las redes parásito-hospedero y las redes mutualistas (Ings *et al.*, 2009).

Dentro del estudio de redes, el parámetro de conectividad es la proporción de posibles links entre las especies, en estadística es la distribución de las frecuencias de las interacciones o links por especie (Beckerman *et al.*, 2006). Se la interpreta como el grado de especialización dentro de una red, es decir, una alta conectividad es igual a un alto grado de generalización (Bluthgen, 2010). Martínez (1992) defiende la teoría de que la conectividad es constante entre redes tróficas de comunidades y toma valores de alrededor de 0,08-0,20 en redes con $S > 30$ y los valores crecen cuando se trata de redes más pequeñas. Sin embargo, comparando los valores de este parámetro con otras redes tróficas (Tabla 6), los valores son menores. La conectividad calculada para la red global de este estudio es intermedia ($C=0,05$) a pesar de estar compuesta por 155 especies. Se puede interpretar entonces que el grado de generalidad también es intermedio. La subred Membracidae-Formicidae muestra un valor de $C=0,02$ y $S=91$; otros estudios con redes mutualistas hormigas-hemípteros muestran valores de conectividad de 0,01 y 0,05 con 120 y 20 especies. (Ings *et al.*, 2009). En la subred Membracidae-planta hospedera la conectividad fue de $C=0,013$ con 138 especies y para la subred

Formicidae-planta hospedera, la conectividad fue $C=0.018$ con 81 especies. Ambas subredes son catalogadas como redes herbívoro-plantas. Se muestran valores de conectividad para redes herbívoro-plantas de 0,01 y 0,02 con 86 y 52 especies (Ings *et al.*,2009).En estudios recientes y en el presente estudio se da indicios de que la teoría de Martínez que explica que la conectividad es constante y que está mayormente en los rangos antes mencionados debería ser revisada.

Bluthgen (2010) critica las interpretaciones ecológicas de la conectividad. Explica que la conectividad únicamente distingue cuando los links están presentes o ausentes, es decir, se basa en el esfuerzo de muestreo mas no en las interacciones reales que envuelven a las especies. En este caso, este valor no nos indicaría nada más que el número de interacciones que se muestrearon y no una tendencia real al especialismo o al generalismo. Sin embargo, el buen esfuerzo de muestreo que se procuró en esta investigación,nos asegura que la tendencia de las integraciones nos podríadar indicios en las preferencias por ciertas especies.

Otro parámetro importante en el estudio de redes tróficas es el anidamiento (N). El concepto de anidamiento deriva de la teoría de biogeografía de islas en la que se describe el patrón de presencia de especies entre islas (Bascompte y Jordano, 2007). El anidamiento es un patrón de interacción en el cual los especialistas tienden a interactuar con especies generalistas, a esto se le llama especialización o anidamiento asimétrico (Bascompte, *et al.*,2003; Bascompte y Jordano, 2007; Bascompte, 2010). Se dice que redes mutualistas son altamente anidadas (Bascompte, *et al.*,2003), y que el anidamiento es menos sensitivo al esfuerzo de muestreo que la conectividad (Nielsen y Bascompte, 2007).

Los valores del anidamiento van de 0 a 1, siendo 1 el valor para el máximo anidamiento. Los valores de anidamiento alcanzado tanto para la red global como para las tres subredes confirma la teoría de máximo anidamiento en redes mutualistas ($N \geq 0,9$). Adicionalmente, explica en un aspecto ecológico porqué se encuentran especies poco comunes de membrácidos siendo atendidas por especies de formícidos abundantes y registros extraños de formícidos atendiendo especies muy comunes de membrácidos. Estudios anteriores explican que este tipo de interacciones darían estabilidad al sistema. Es por esto, que si existe una alteración que se lleva consigo algunas especies especialistas, las especies generalistas con las que interactúan aún dependen de otras especies presentes en el ecosistema (Bascompte *et al.*, 2003).

Se añaden valores de conectividad y anidamiento de todo tipo de redes tróficas (Mutualistas, parásito-hospedero, planta-herbívoro, hormiga-hemíptero, planta-polinizador) para enfatizar que la red trófica analizada en el presente estudio es robusta. La variación en los valores no es alta y el número de especies tomadas en cuenta no es demasiado bajo (Tabla 6).

7. CONCLUSIONES

No se encontraron diferencias físicas entre claros de bosque artificiales y naturales. Cada claro de bosque presentaría características intrínsecas que los hace bastante heterogéneos y que moldean la composición de especies de membrácidos que los colonizan.

Las diferencias en los mecanismos de competencia y colonización de plantas pioneras en claros de bosque pueden hacer las veces de “pisoteo” o disturbio que se da en el inicio de la formación de los claros de bosque.

La parcela de restauración a pesar de estar catalogada como claro de bosque artificial es una entidad completamente diferente del resto de claros de bosque. Debido a las características físicas que posee como: mayor área de intervención, remoción completa de la capa vegetal, mayor incidencia de luz y temperatura, el PR presenta la mayor diversidad y abundancia de membrácidos. Diversos factores que están ocurriendo en este claro de bosque fueron gatillados por una intervención muy fuerte en el bosque y están cambiando el comportamiento de las especies estudiadas llevándolas a extremos de comportamiento.

La fenología de la planta hospedera puede afectar el crecimiento poblacional de membrácidos. Así mismo, puede provocar picos de abundancia cortos en las poblaciones de membrácidos.

Se encontraron 16 especies de formícidos en asociación mutualista distribuidas en 400 colonias de membrácidos censados. Son cuatro las especies más abundantes de hormigas que atienden a una mayor cantidad de especies de membrácidos (≥ 20

especies): *Pheidole biconstricta*, *Camponotus femoratus*, *Crematogaster* sp. y *Ectatomma tuberculatum*.

La frecuencia de interacciones muestra que los formícidos escogen a sus membrácidos debido a que exhiben diferencias en cuanto a su comportamiento de agresividad con diferentes especies de membrácidos.

Se censaron 1301 interacciones ecológicas entre 155 especies dentro de la red trófica planta hospedera-Membracidae-Formicidae. Mediante el cálculo del parámetro de conectividad se deduce que el grado de generalidad entre interacciones es intermedio. Adicionalmente, se comprueba la hipótesis de alto anidamiento en redes mutualistas.

En general, se puede deducir que las interacciones de la red tritrófica Membracidae-Planta Hospedera-Formicidae dentro de claros de bosque tienden al generalismo y al oportunismo. Una manera más fácil de describir el comportamiento de estas especies es estar en el sitio adecuado, en el momento adecuado. La cantidad y calidad de recursos que se encuentran en este tipo de hábitats permite que exista una gran diversidad y número de interacciones entre las especies.

El uso de las plantas hospederas refleja que la mayoría de membrácidos utiliza al menos dos especies de plantas pioneras como alimento, existiendo una alta tendencia al generalismo.

Existen especies de formícidos que son territoriales y muy buenas competidoras, no solo monopolizan toda la planta hospedera y poblaciones de membrácidos en ella, sino la mayor cantidad de plantas dentro del claro de bosque. Las hormigas tienen diferentes estrategias para monopolizar su recurso, una de ellas es la agresividad y otra es la construcción de escudos.

En cuanto a los membrácidos se puede acotar que si se desea saber el grado de especificidad y generalidad sería una mejor opción hacer estudios de estas comunidades en el dosel debido a que, en este estrato de bosque se vería verdaderamente cómo son las interacciones con sus plantas hospederas y hormigas mutualistas. Plantas maduras o especies clímax ya poseen defensas anti herbívoros, y las estrategias que los membrácidos utilicen para alimentarse de ellas deben ser diferentes. Se ha observado que muchas de ellas ya no se alimentan de las hojas y meristemas apicales como en plantas pioneras, al contrario aprovechan las épocas de floración y fructificación. Por esto, se recomienda hacer más estudios de este tipo.

8. LITERATURA CITADA

Achury, R., Chacón P., Arcila, A. 2008. Composición de hormigas e interacciones competitivas con *Wasmannia auropunctata* en fragmentos de Bosque seco Tropical. Revista Colombiana de Entomología 34: 209-215.

Anderson. C., McShea, D. 2001. Intermediate-level parts in insect societies: adaptive structures that ants build away from the nest. Insectes Sociaux 48: 291-301.

Amundsen, P., Lafferty, K., Knudsen, R., Primicerio, R., Klememtsen, A., Kuris, A. 2009. Food web topology and parasites in the pelagic zone of a subarctic lake. Journal of Animal Ecology 78: 563-572.

Atmar, W., Patterson, B. 2005. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. Oecologia 96: 373-382.

Arrhenius, O. 1921. Species and area. Journal of Ecology 9: 95-99.

Banks, C., Cintra, R. 2008. The heterogeneity of Amazonian treefall gaps and bird community composition. Ecotropica 14: 1-13.

Bascompte, J. 2010. Structure and dynamics of ecological networks. Science 329: 765-766.

Bascompte, J., Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic 38: 567-593.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C., Olesen, J. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 100: 9383-9387.

Beckerman, A.P., Petchey, O.L., Warren P.H. 2006. Foraging biology predicts food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 13745-13749.

Bluthgen, N., Fiedler, K. 2004. Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. *Journal of Animal Ecology* 73: 155-166.

Bluthgen, N., Gottsberger, G., Fiedler, K. 2004. Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. *Austral Ecology* 29: 418–429

Bluthgen, N., Mezger, D., Linsenmair, K. 2006. Ant-hemipteran trophobioses in a Bornean rainforest- diversity, specificity and monopolization. *Insectes Sociaux* 53: 194-203.

Bluthgen, N. 2010. Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology* 11: 185-195.

Bonaldo, A., Días, S. A structured inventory of spiders (Arachnida, Araneae) in natural and artificial forest gaps at Porto Urucu, Western Brazilian Amazonia. *Acta Amazónica* 40:357-372.

Carpio, C., Donoso, D., Ramon, G., Dangles, O. 2009. Short term response of dung beetle communities to disturbance by road construction in the Ecuadorian Amazon. *Annals of Entomological Society of France (n.s.)* 45: 455-469.

Castelló, V., Corvillo, M., García, J. 1987. Relación especies-área de una comunidad de peces neotropicales. *Miscellanea Zoologica* 11: 243-247.

- Chung-Ping Lin. 2006. Social behavior and life history of membracine treehoppers. *Journal of Natural History* 40: 1887-1907.
- Cocroft, R. 2001. Vibrational communication and the ecology of group-living, herbivorous insects. *American Zoologist* 41: 1215-1221.
- Coley, P. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Colinvaux, P.A. 2002. *Introducción a la Ecología*. Editorial Limusa. Mexico.
- Cuervo, M. 2001. Selección de Acacias para la construcción de nidos de aves: un beneficio indirecto del mutualismo planta-hormiga. *Boletín-SAO* 1: 22-23.
- Cushman, J., Whitham, T. 1989. Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age-specific, and density-dependent effects. *Ecology* 70: 1040-1047.
- Delabie, J., Fernández, F. 2003. Relaciones entre hormigas y homópteros (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha) pp: 181-197. Citado en: Fernández, F. (ed.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Del-Claro, K. 2004. Multitrophic relations, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology* 33: 665-672.
- Dennis, C. 1964. Observations on treehopper behavior (Homoptera, Membracidae). *American Midland Naturalist* 71: 452-459.

- Dietrich, C. 2008. Treehopper FAQ's [en línea] (última actualización 23 de septiembre del 2008). Illinois Natural History Survey. Sección de Biodiversidad. IL, USA. <<http://www.inhs.uiuc.edu/~dietrich/about.htm>> [Consulta: 12 de diciembre del 2008]
- Dolling, R. W. 1991. The Hemiptera. Oxford University Press. New York-USA. pp. 150-153.
- Feener, D., Schupp, E. 1998. Effect of treefall gaps on the patchiness and species richness of neotropical ant assemblages. *Oecologia* 116: 191-201
- Foltz, J. 2001. Homoptera: Cicadoidea: Membracidae [En línea] <<http://eny3005.ifas.ufl.edu/lab1/Homoptera/Membracid.htm>>
- Forsyth, A., Miyata, K. 1995. Tropical Nature. Life and death in the rain forests of Central and South America. Editorial Touchstone. NY-USA. pp. 158-160
- Galatowitsch, M., Mumme, R. 2004. Escape behavior of neotropical homopterans in response to a flush-pursuit predator. *Biotropica* 36: 586-595.
- Godoy, C., Miranda, X., Nishida, K. 2006. Membrácidos de la América Tropical. Editorial INBio. Costa Rica.
- Hunter, M., McNeil J. 1997. Host-plant quality influences diapause and voltinism in a polyphagous insect herbivore. *Ecology* 78: 977-986.
- Ings, T., Montoya, J., Bascompte, J., Bluthgen, N., Brown, L., Dormann, C., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, I., Lauridsen, R., Ledger, M., Lewis, H., Olesen, J., Veen, F., Warren, P., Woodward, G. 2009. Ecological networks – beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* 78: 253-269.

Jaramillo, J. 2009. Descripción de las áreas de estudio en Villano (AGIP). Reporte no publicado para el herbario de la PUCE.

Kobayashi, S. 1980. A model of the species rank abundance relation for a community in an open habitat. *Researches on Population Ecology* 22: 51-68.

Letourneau, D., Choe, J. 1987. Homopteran attendance by wasps and ants: the stochastic nature of interactions. *Psyche* 94: 81-91.

Lomolino, M., Riddle, B., Brown, J. 2006. *Biogeography*. 3ra edición. Editorial Sinauer Associates, Inc. USA. pp 87-96, 470-566.

Longino, J.T. 2003. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa* 151: 1-150.

Loye, J. E. 1992. Ecological diversity and host plant relationships of treehoppers in a lowland tropical rainforest (Homoptera: Membracidae and Nicomiidae), *Insects of Panamá and Mesoamerica* 18:280-289

Magurran, E. 1994. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd. UK. pp 18-43.

Martínez, N. 1992. Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist* 139: 1208-1218.

MacArthur, R., Wilson, E. 1967. *The theory of the island biogeography*. pp: 472-476. Citado en: Lomolino, M., Riddle, B., Brown, J. 2006. *Biogeography*. 3ra edición. Sinauer Associates, Inc. USA. pp 87-96, 470-566.

- McKamey, S., Deitz, L. 1991. Revision of the neotropical treehopper genus *Metcalfiella* (Homoptera: Membracidae). Technical Bulletin 294. North Carolina State University. pp. 6-13.
- McMullen, C. 1993. Flower-visiting insects of the Galapagos Islands. *The Pan-Pacific Entomologist* 69: 95–106.
- Montoya, N., Solé, R. 2003. Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos* 102: 614–622.
- Morales, M., Beal, A. 2006. Effects of host plant quality and ant tending for the treehopper, *Publilia concava*. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 545-552.
- Moreira, V., Del-Claro, K. 2005. The outcomes of an ant-treehopper association on *Solanum lycocarpum* St. Hill: increased membracid fecundity and reduced damage by chewing herbivores. *Neotropical Entomology* 34: 881-887.
- Nichols, J., Wagner, M., Agyemang, V., Bosuc, P., Cobbinah, J. 1998. Influence of artificial gaps in tropical forest on survival, growth, and *Phytolyma lata* attack on *Milicia excelsa*. *Forest Ecology and Management* 110:353-362
- Nielsen, A., Bascompte, J. 2007. Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology* 95: 1134-1141.
- Percival, M. 1974. Floral Ecology of Coastal Scrub in Southeast Jamaica. *Biotropica* 6: 104–129. Cited in: Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C., Olesen, J. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100: 9383-9387.

Perotto, M., Buffa, L., Delfino, M. 2002. Efectos de la atención de *Camponotus rufipes* (Fabricius) (Hymenoptera, Formicidae) sobre agregaciones de *Enchenopa sericea* Walk. (Hemiptera, Membracidae). *Ecología Austral* 12: 91-97.

Piera, F. 1999. Apuntes sobre biodiversidad y conservación de insectos: dilemas, ficciones y soluciones [en línea] (Última actualización 1 de septiembre del 2007) ARACNET boletín electrónico de entomología, Número 2, Marzo de 1999. [<http://www.sea-entomologia.org/aracnet/2/biodiv/index.htm>].

Preston, F. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43: 410-432.

Reagan, D., Waide, R. 1996. The food web of atropical rain forest. Univ. of Chicago Press. Citado en: Montoya, N., Solé, R. 2003. Topological properties of food webs: from real data to communityassembly models. *Oikos* 102: 614–622.

Reithel, J., Campbell, D. 2008. Effects of aggregation size and host plant on the survival of an ant-tended membracid (Hemiptera: Membracidae): potential roles in selecting for generalized host plant use. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 101: 70-78.

Richards, L. A., Coley, P. D. 2007. Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos* 116:31-40.

Salisbury, F.B., Ross, C. 1985. *Plant Physiology*. Wadsworth, Inc. California, USA. 758p.

Sánchez, J. 2008. *Introducción a la estadística no paramétrica y al análisis multivariado*. Quality print, Quito, Ecuador. pp:52-54.

Sapkota, I., Odén, P. 2009. Gap characteristics and their effects on regeneration, dominance and early growth of woody species. *Journal of Plant Ecology* 2: 21–29.

Schnitzer S.A, Carson, W.P. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913-919.

Schoener, T. 1974. The species-area relation within archipelagos: models and evidence from island land birds. pp: 472-476. Citado en: Lomolino, M., Riddle, B., Brown, J. 2006. *Biogeography*. 3ra edición. Sinauer Associates, Inc. USA. pp 87-96, 470-566.

Schupp, E.W, Howe, H.F., Augspurger, C.K, Levey, D. J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.

Sierra, R. (ed.). 1999. Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y Ecociencia. Quito, Ecuador.

Takafumi, H., Kawase, S., Nakamura, M., Hiura, T. 2010. Herbivory in canopy gaps created by a typhoon varies by understory plant leaf phenology. *Ecological Entomology* 35: 576-585.

Tallamy, D., Wood, T. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. *Annual Review of Entomology* 31:369-390.

Thompson, L., Allen, R. 1993. Site preparation affects ground beetles in a clearcut bottomland hardwood forest in southeastern Arkansas. Citado en: Brissette, J.C., (ed.) *Proceedings of the Seventh biennial southern silvicultural research conference*; 1992 November 17-19, Mobile, AL. Gen. Tech. Rep. SO-93. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station: 57-64.

Walters, B., Stiles, E. 1996. Effect of canopy gaps and flower patch size on pollinator visitation on *Impatiens capensis*. Bulletin of the Torrey Botanical Club 123:184-188.

Whitmore, T, C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70: 536-538.

Wilson, E.O. 1971. The Insect Societies. Harvard University Press. Massachusetts-USA.

Wood, T. 1979. Sociality in the Membracidae (Homoptera). Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America 11: 15-22.

Wood, T. 1982. Selective factors associated with the evolution of membracid sociality. pp. 175-179. Citado en: Breed, M., Michener, C., Evans, H. (eds.). The biology of Social Insects. Proceedings of the Ninth Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Boulder, Colorado.

Wood, T. 1984. Life history patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae). Sociobiology 8:299-343.

Wood, T. 1987. Consequences of membracid life histories mediated by plant phenology. Proceedings of the 6th Auchenorrhyncha Meeting, Turin, Italy, 7-11 sept. 247-253.

9. FIGURAS

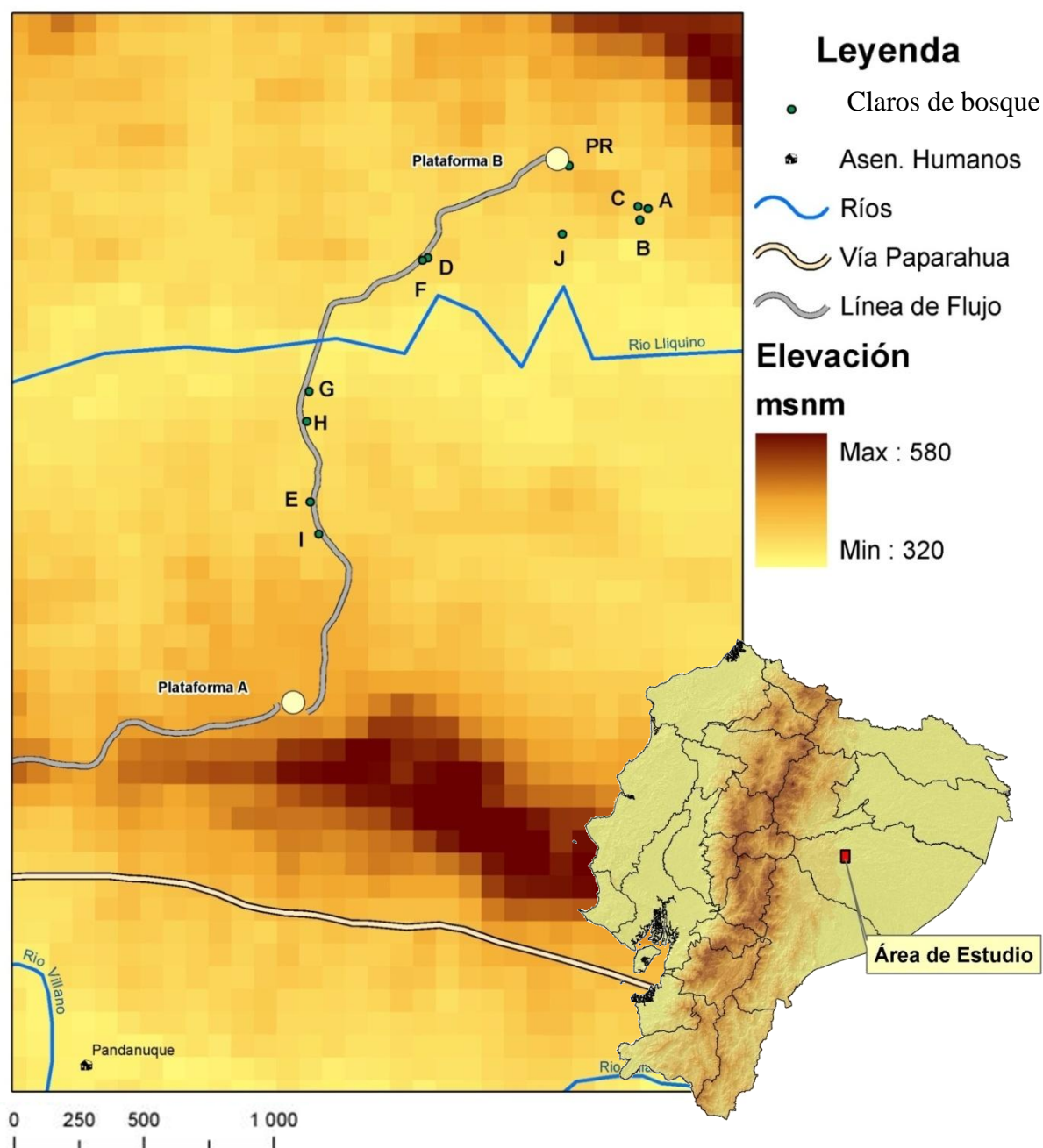


Figura 1. Área de trabajo en la que se indican los 11 sitios de muestreo (Claros de bosque). Los claros de bosque están representados por letras de la A-J, la parcela de Restauración está representada como (PR). Todos los claros de bosque están distribuidos a lo largo del transecto de 2km entre la Plataforma A y B. (© Equipo BIO-SIG, PUCE).

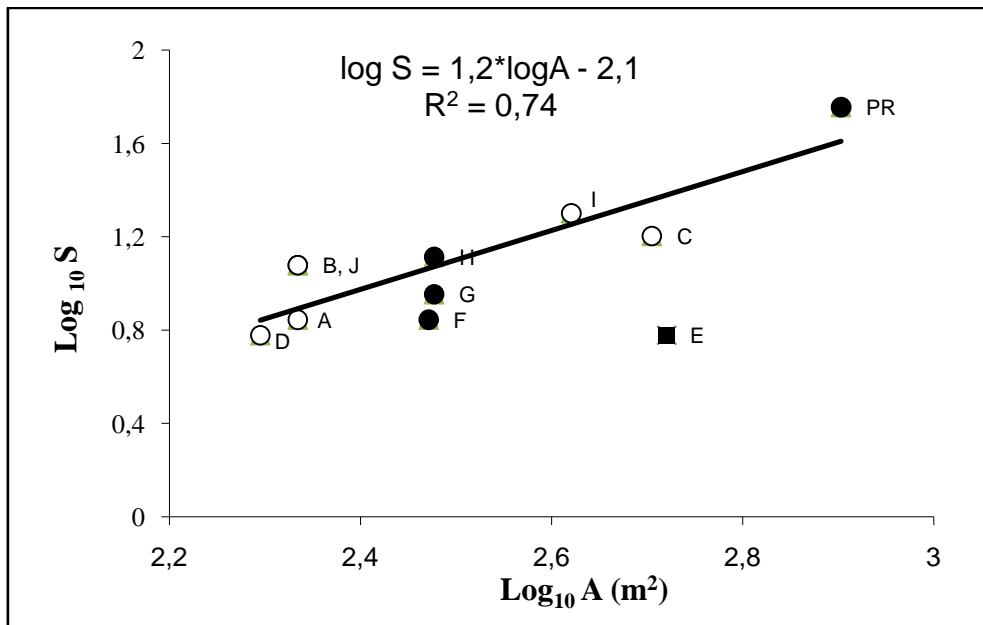


Figura2. Modelo log-normal de Preston mostrando la relación especies (S) – área (A) de las comunidades de Membracidae presentes en 11 claros de bosque clasificados en dos grupos. Se marcan en negro los claros de bosque artificiales y en blanco los claros de bosque naturales. Se muestra la fórmula de la regresión lineal. Nótese que el claro de bosque E posee una diversidad muy baja en relación a su área.

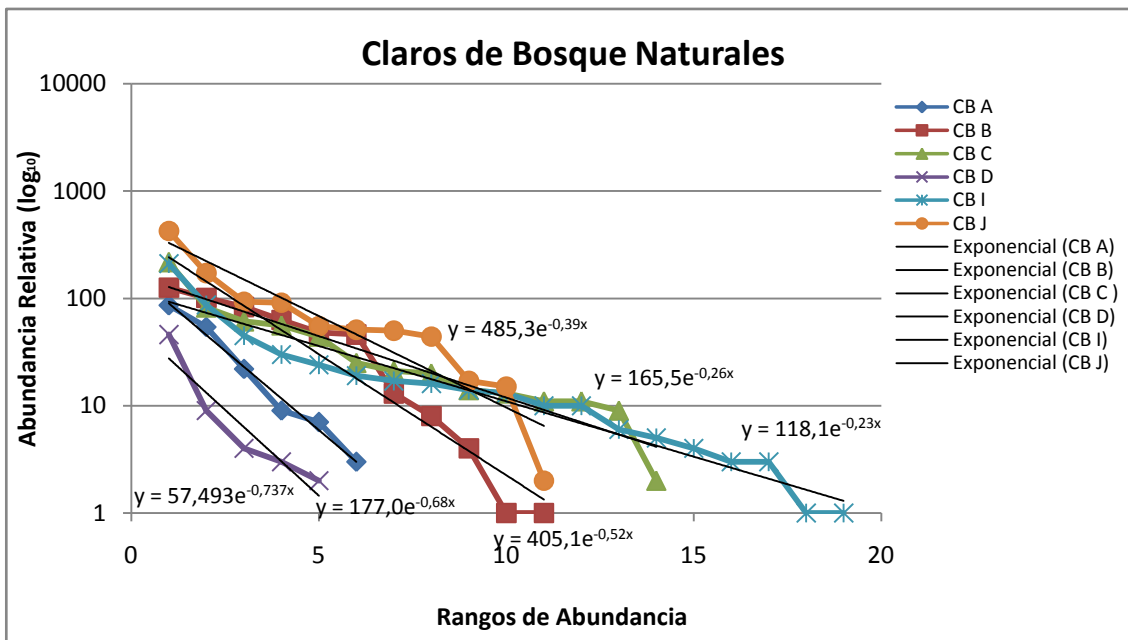


Figura 3a. Ranking de abundancia de especies (SRA) en claros de bosque naturales.

Las líneas que presentan una pendiente baja demuestran que existe uniformidad en las abundancias de las especies de membrácidos.

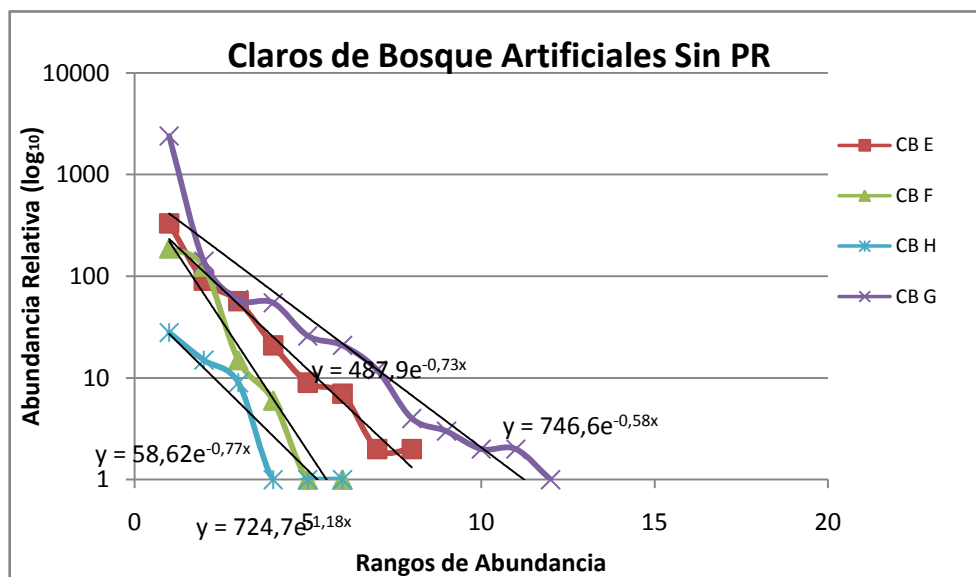


Figura 3b. Ranking de abundancia de especies (SRA) en claros de bosque artificiales

sin la parcela de restauración (PR). Al retirar la PR del análisis se puede observar que los claros de bosque artificiales mantienen la tendencia de poca uniformidad en las abundancias de especies de membrácidos y dominancia de unas pocas especies dentro de este tipo de claros de bosque.

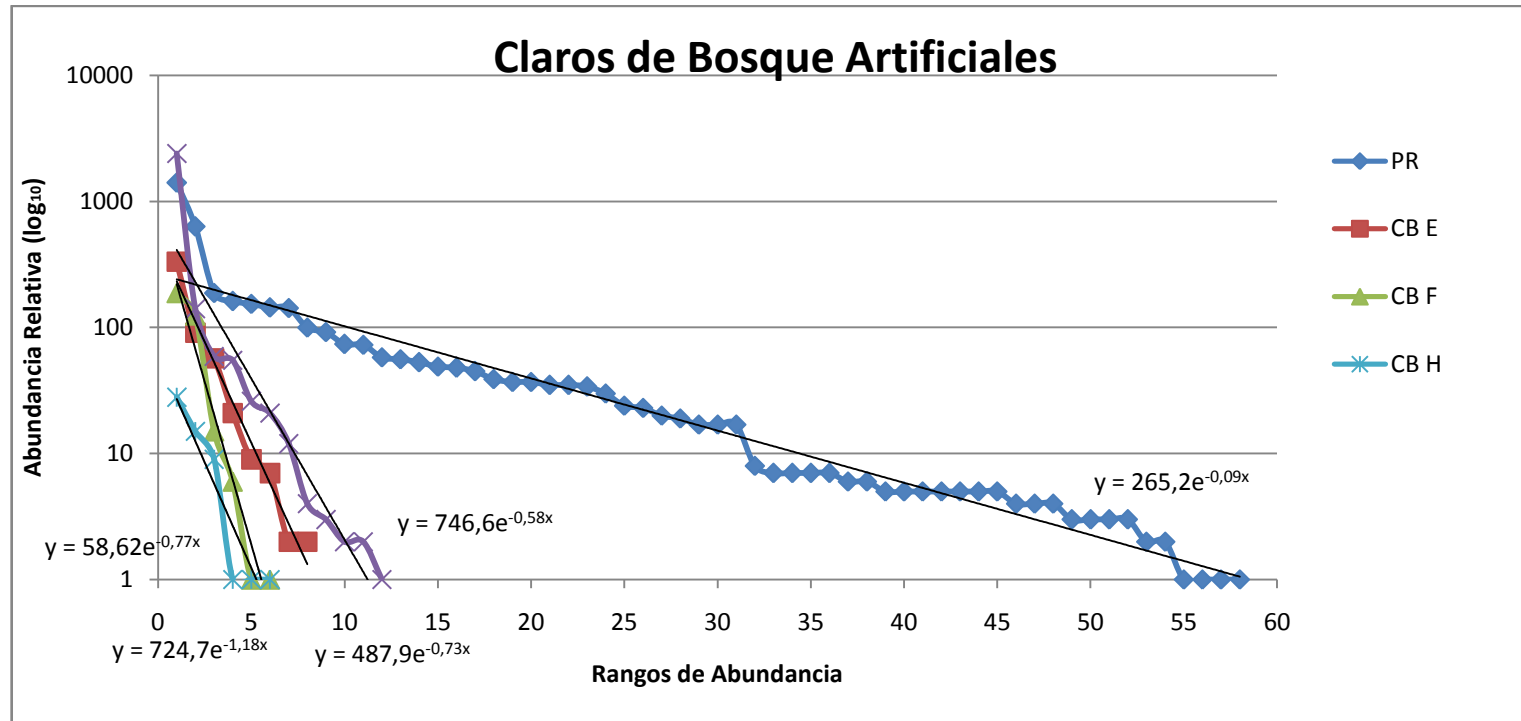


Figura 3c. Ranking de abundancia de especies (SRA) en claros de bosque artificiales. Las líneas con una pendiente muy marcada demuestran que existe poca uniformidad en las abundancias de especies de membrácidos y que los claros de bosque están gobernados por unas pocas especies. La parcela de restauración presenta una mayor diversidad y uniformidad de abundancias en las especies que lo habitan.

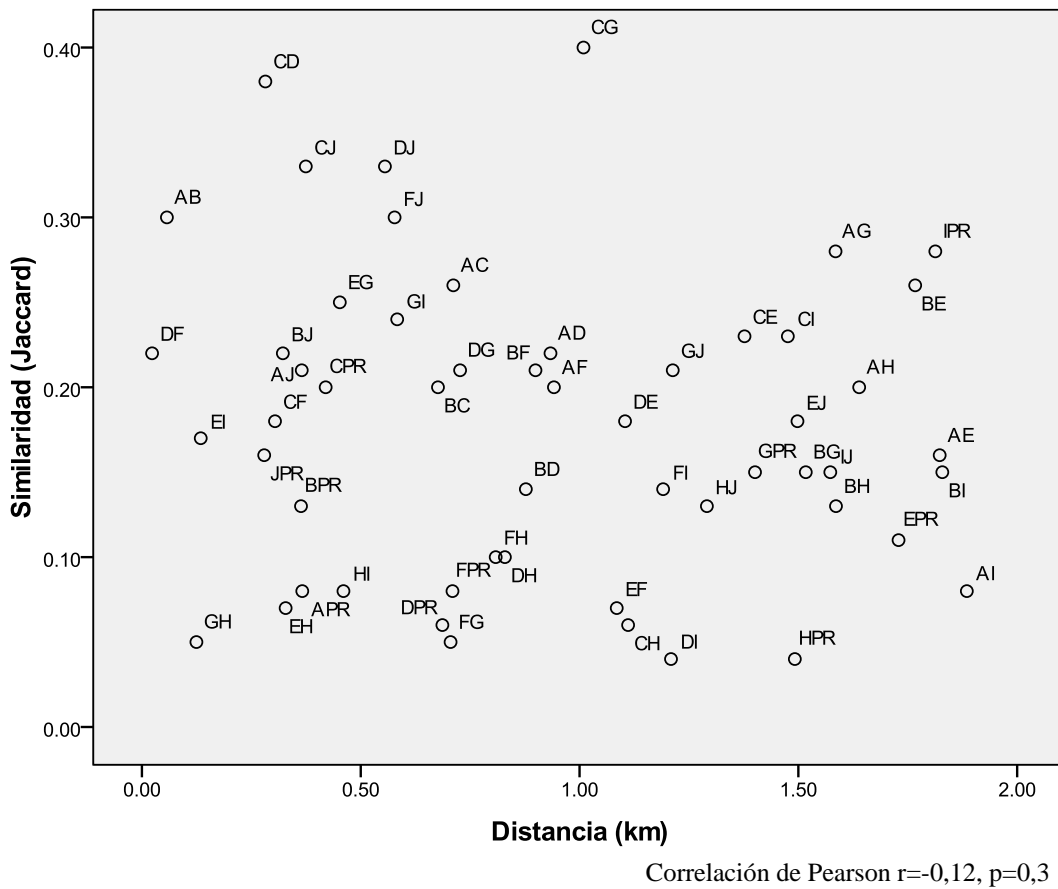


Figura 4. Correlación de Pearson de la distancia vs. similaridad. La distancia y similaridad de especies fue graficada para cada par de claros de bosque combinados (Total 11 claros de bosque). No existe correlación entre estas dos variables, lo que indica que la cercanía de los claros de bosque no influye en la composición de especies.

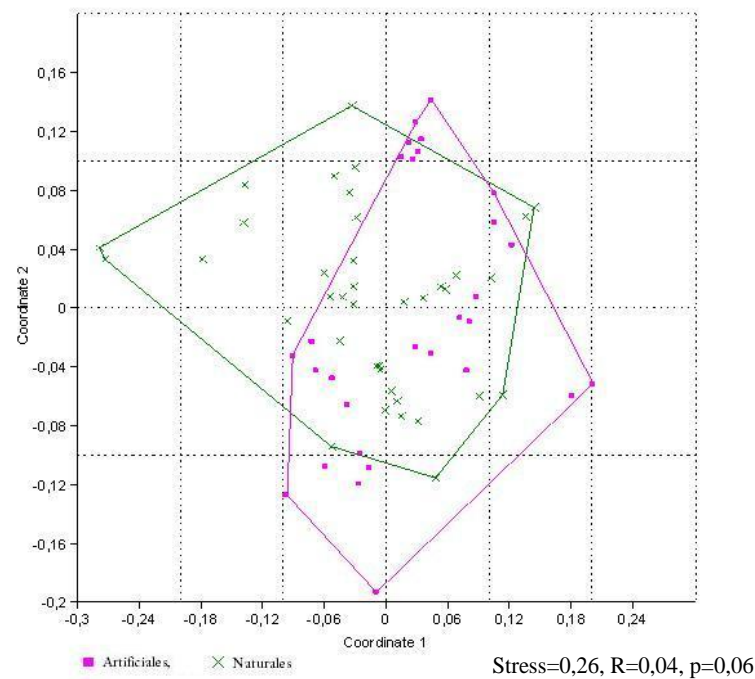


Figura 5a. Escalamiento dimensional no métrico (NMS) para claros de bosque naturales y artificiales. La elipse de color verde indica los datos para claros de bosque naturales, la elipse en color rosa indica los datos para claros de bosque artificiales. No existen diferencias entre claros de bosque artificiales y naturales.

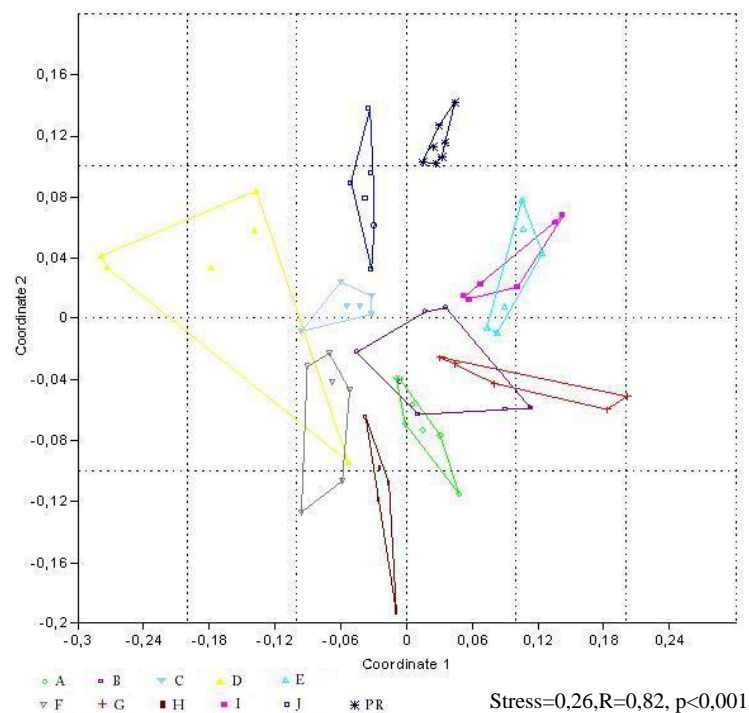


Figura 5b. Escalamiento dimensional no métrico (NMS) para los 11 claros de bosque individuales. Se muestra en diferentes colores las elipses que corresponden a cada claro de bosque. Se puede evidenciar que cada claro de bosque es una entidad diferente debido a que el NMS separa completamente a los claros de bosque.

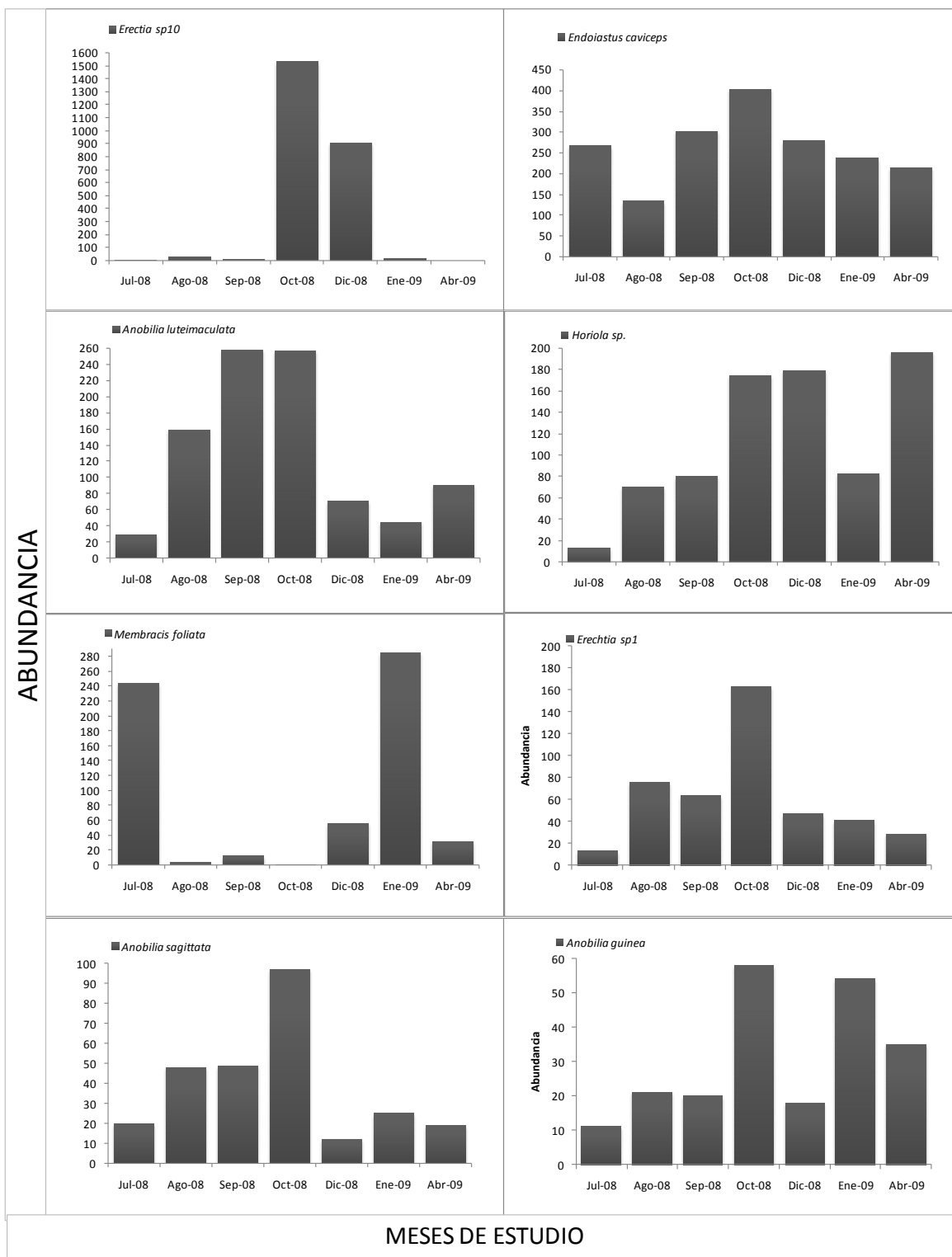


Figura 6a. Variación poblacional de las ocho especies más abundantes según el ranking de abundancia de especies (poblaciones con ≥ 200 individuos). Se muestran todos los estadios del ciclo de vida (adultos, puestas y ninfas).

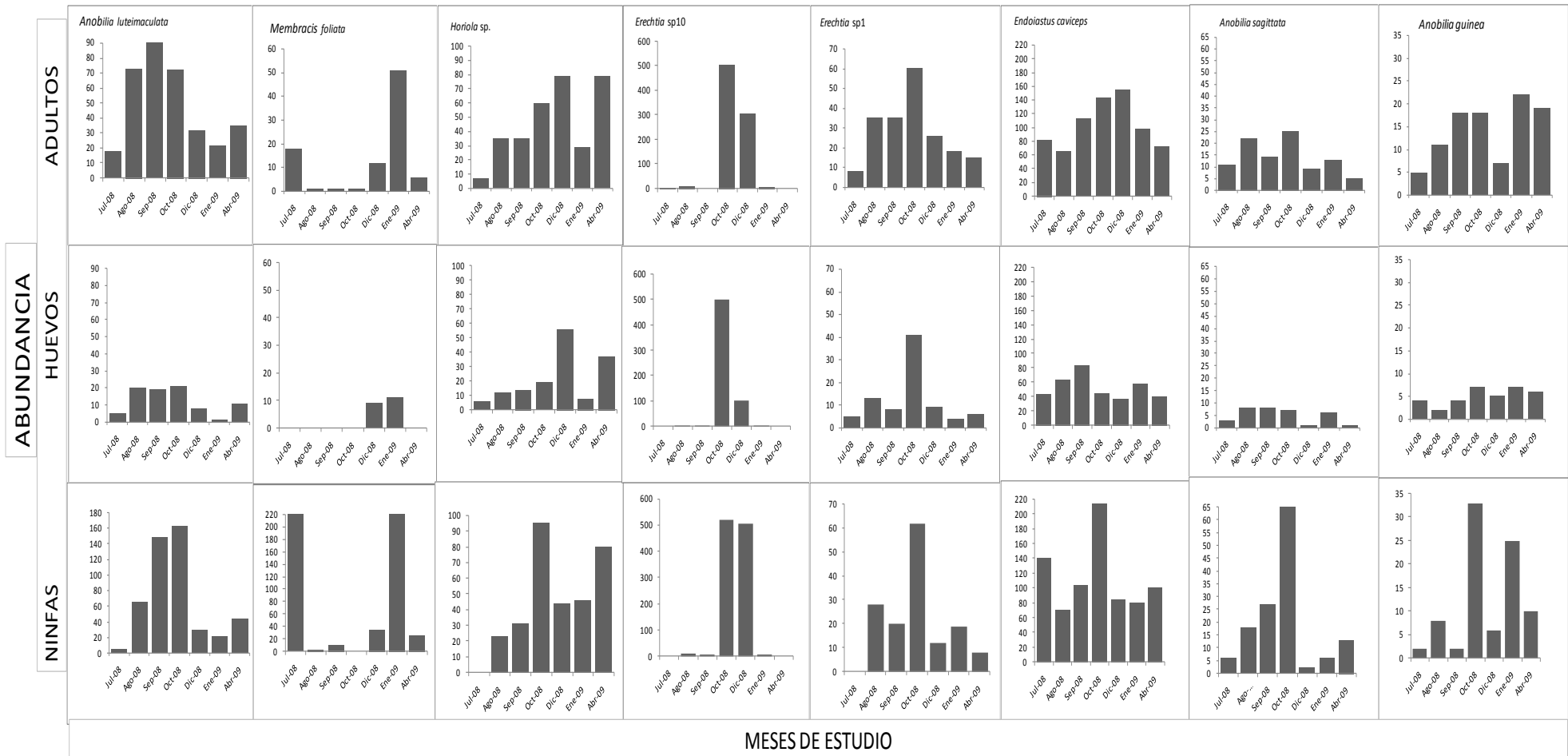


Figura 6b. Variación poblacional de las ocho especies más abundantes según el ranking de abundancia de especies (poblaciones con ≥ 200 individuos). Se muestran los estadios adultos, puestas y ninfas por separado.

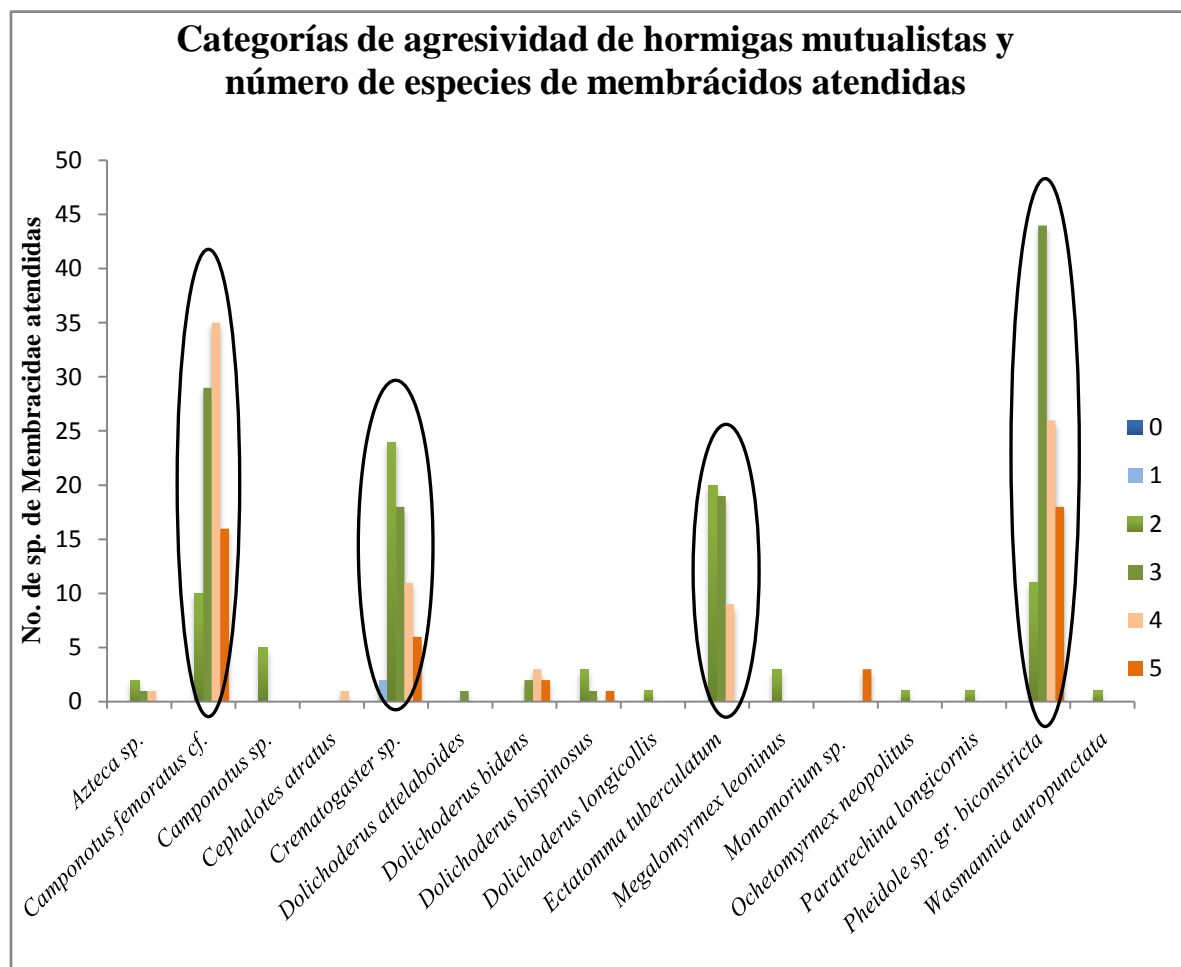


Figura 7. Análisis de las categorías de agresividad para las 16 especies de Formicidae encontradas en los claros de bosque de estudio. *Camponotus femoratus*, *Crematogaster* sp., *Ectatomma tuberculatum* y *Pheidole* sp. gr. *biconstricta* son las especies más abundantes y atienden a una mayor cantidad de especies de Membracidae. Existen diferencias significativas entre las especies de formícidos estudiados y sus categorías de agresividad (X^2 de Kruskal-Wallis=30,369, $p<0,01$).

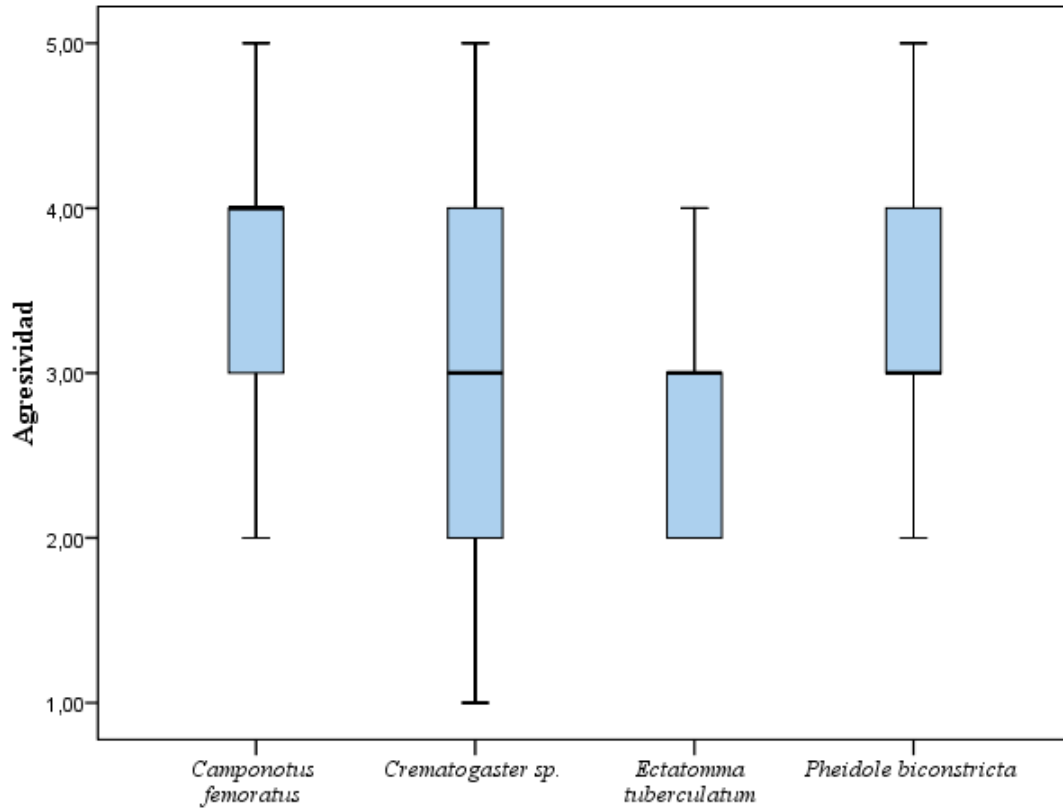


Figura 8. Gráfico de caja en el que se representa la tendencia en la agresividad de las cuatro hormigas más abundantes: *Camponotus femoratus*, *Crematogaster sp.*, *Ectatomma tuberculatum* y *Pheidole sp. gr. biconstricta*. La hormiga *Camponotus femoratus* y *Pheidole sp. gr. biconstricta* tienen frecuencias de agresividad en categorías altas, mientras que *Crematogaster sp.* y *Ectatomma tuberculatum* poseen frecuencias de agresividad en categorías intermedias y altas.

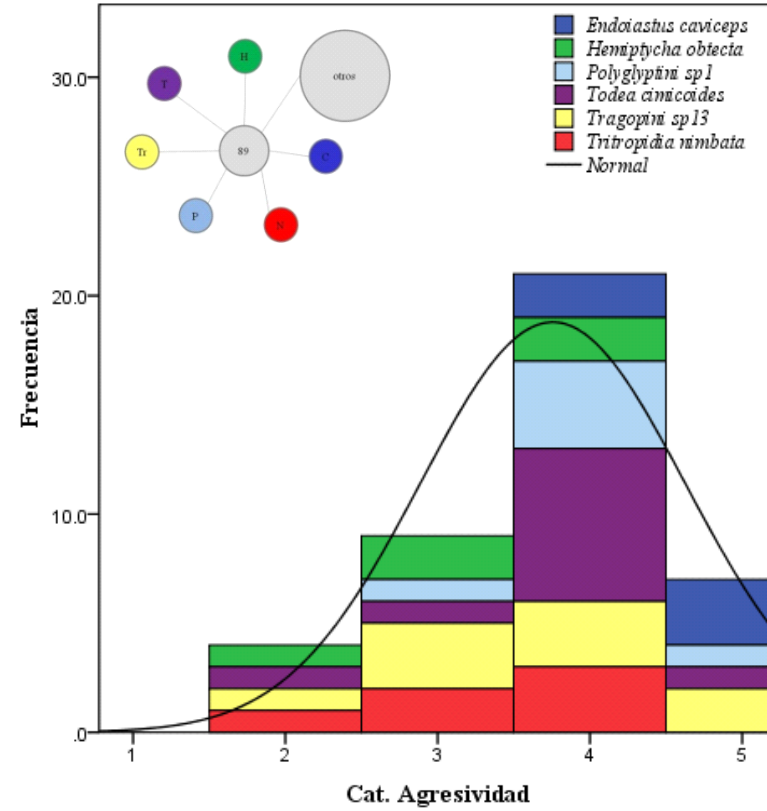
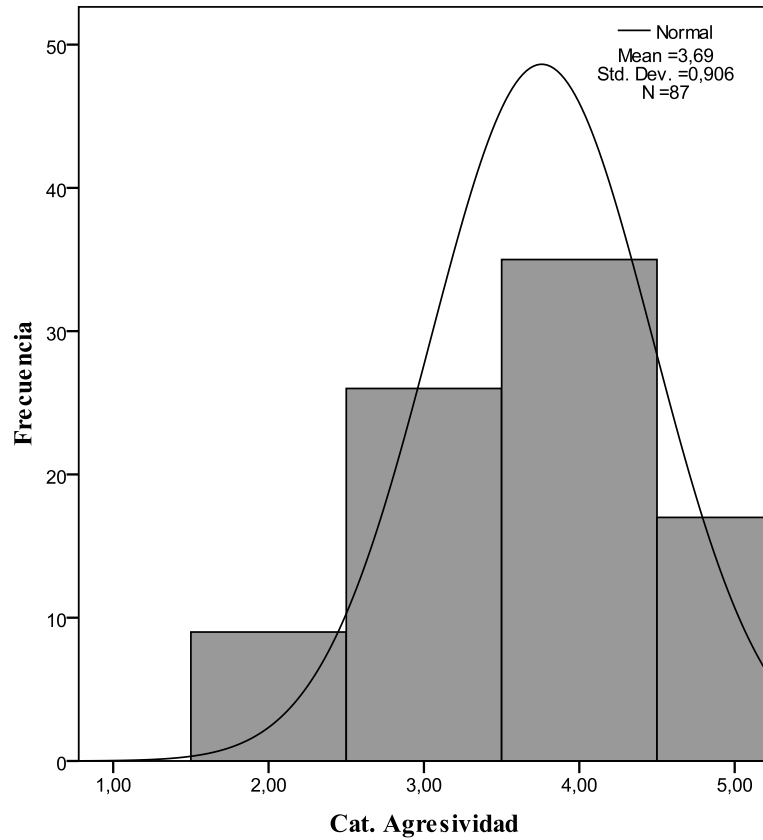
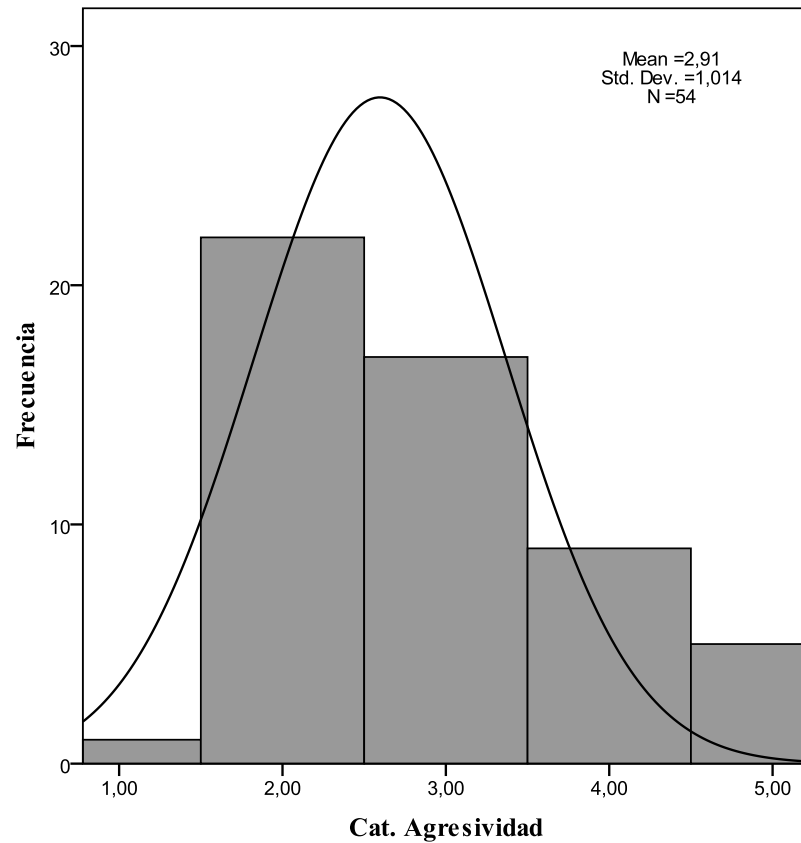


Figura 9a. Análisis de las categorías de agresividad y mirmecofilia de *Camponotus femoratus*. A la izquierda: distribución de las frecuencias de las categorías de agresividad que *Camponotus femoratus* tiene con 29 especies de Membracidae distribuidas en 87 poblaciones. A la derecha: Distribución de las categorías de agresividad de *Camponotus femoratus* con seis especies de Membracidae que poseen colonias ≥ 5 . Los círculos representan la cantidad de colonias de las 6 especies de membrácidos que son atendidas por *Camponotus femoratus*. La distribución está sesgada hacia la derecha, lo que indica que esta hormiga atiende una mayor cantidad de membrácidos con una alta agresividad.

Crematogaster sp.



Crematogaster sp.

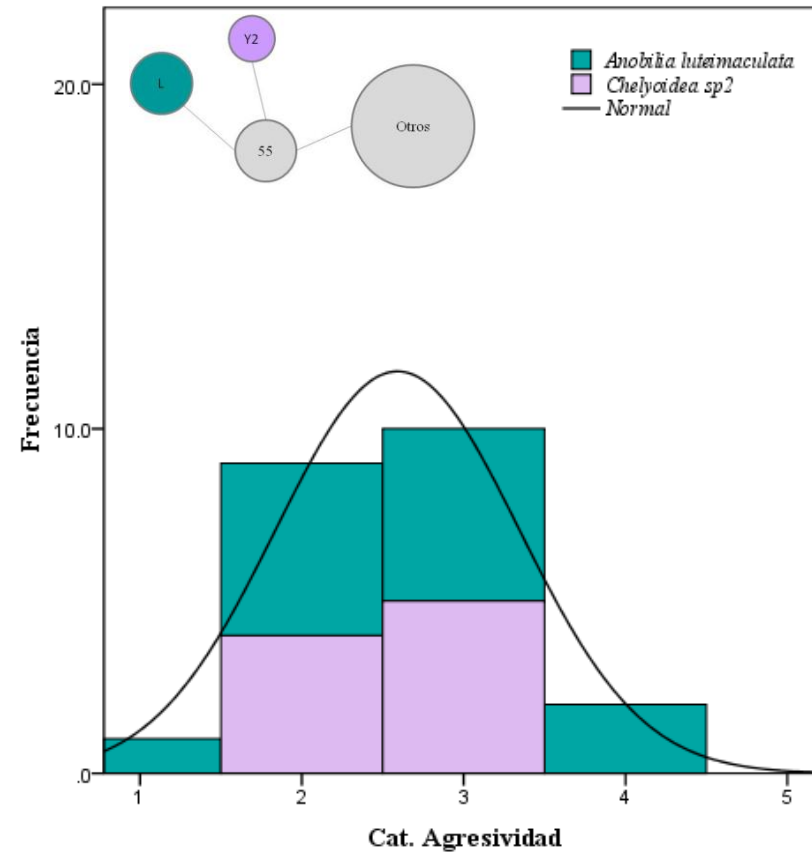
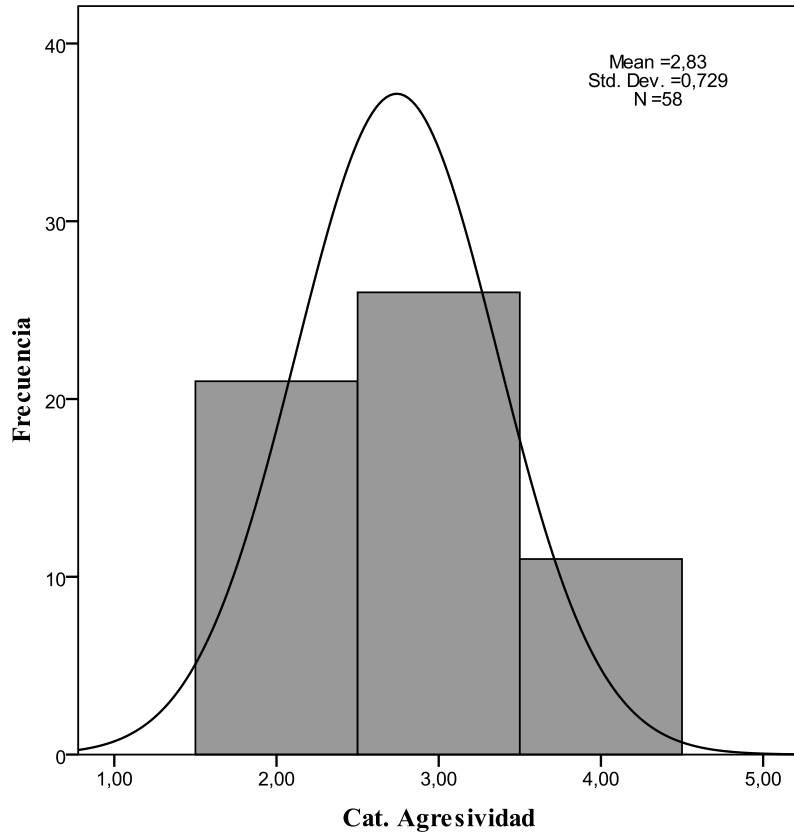


Figura 9b. Análisis de las categorías de agresividad y mirmecofilia de *Crematogaster sp.* A la izquierda: distribución de las frecuencias de las categorías de agresividad que *Crematogaster sp.* tiene con 20 especies de Membracidae distribuidas en 54 poblaciones. A la derecha: Distribución de las categorías de agresividad de *Crematogaster sp.* con dos especies de Membracidae que poseen colonias ≥ 5 . Los círculos representan la cantidad de colonias de las dos especies de membrácidos que son atendidas por *Crematogaster sp.* La curva normal de la distribución está sesgada hacia la izquierda, lo que indica que *Crematogaster sp.* tiene un nivel bajo de agresividad.

E. tuberculatum



E. tuberculatum

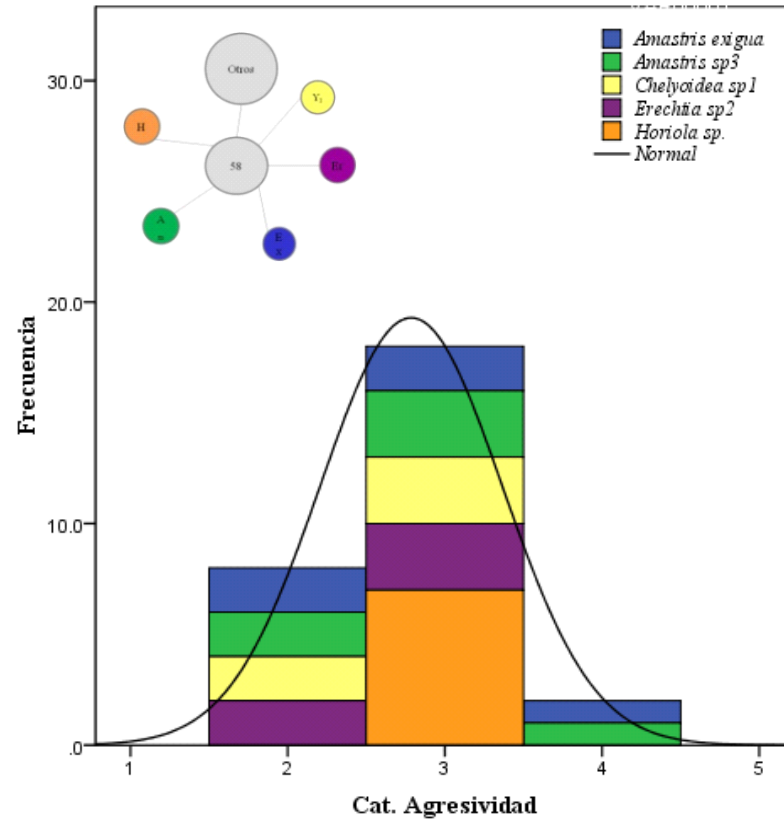


Figura 9c. Análisis de las categorías de agresividad y mirmecofilia de *Ectatomma tuberculatum*. A la izquierda: distribución de las frecuencias de las categorías de agresividad que *Ectatomma tuberculatum* tiene con 25 especies de Membracidae distribuidas en 100 poblaciones. A la derecha: Distribución de las categorías de agresividad de *Ectatomma tuberculatum* con cinco especies de Membracidae que poseen colonias ≥ 5 . Los círculos representan la cantidad de colonias de las cinco especies de membrácidos que son atendidas por *Ectatoma tuberculatum*. La curva normal de *Ectatomma tuberculatum* no posee ningún sesgo, indicando que se distribuye en categorías intermedias de agresividad.

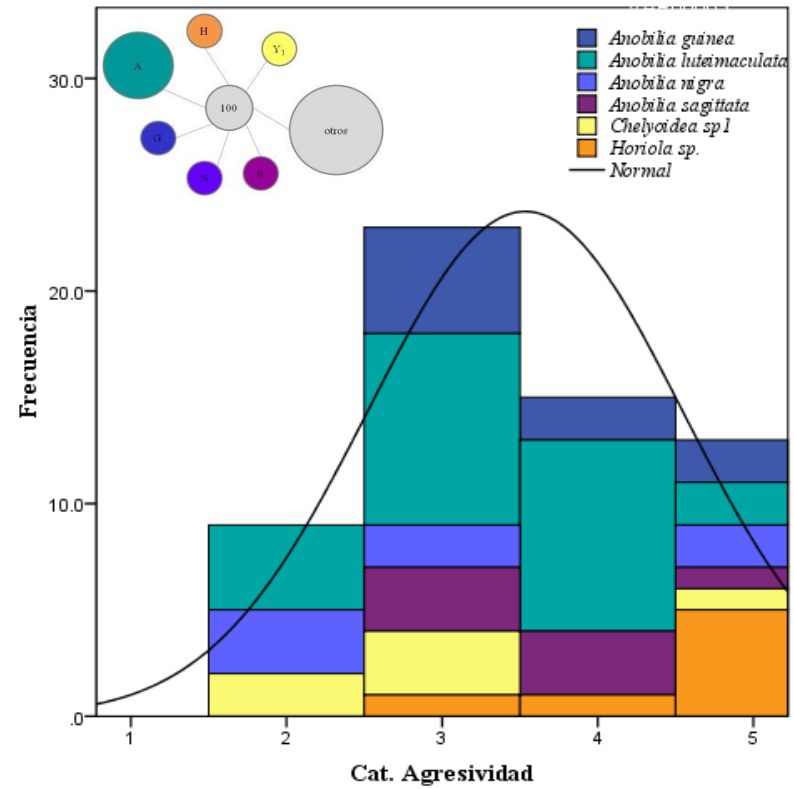
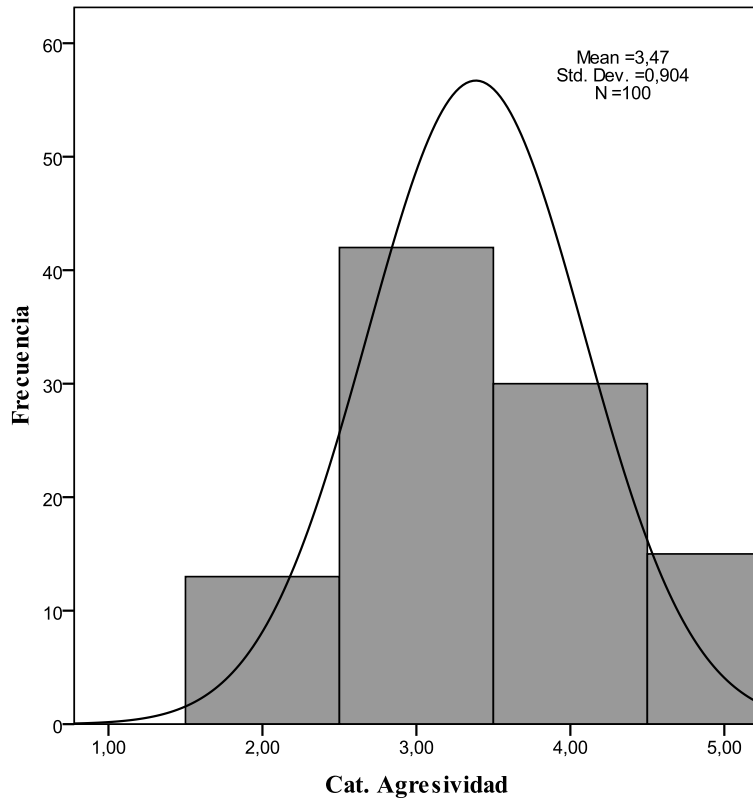


Figura 9d. Análisis de las categorías de agresividad y mirmecofilia de *Pheidole sp. gr. biconstricta*. A la izquierda: distribución de las frecuencias de las categorías de agresividad que *Pheidole sp. gr. biconstricta* tiene con 27 especies de Membracidae distribuidas en 100 poblaciones. A la derecha: Distribución de las categorías de agresividad de *Pheidole sp. gr. biconstricta* con seis especies de Membracidae que poseen colonias ≥ 5 . Los círculos representan la cantidad de colonias de las seis especies de membrácidos que son atendidas por *Pheidole sp. gr. biconstricta*. La distribución de este formícido está sesgada hacia la derecha lo que indica que esta hormiga atiende colonias de membrácidos con una alta agresividad

Figura 10. Red trófica planta hospedera-Membracidae-Formicidae. El tamaño de los círculos indica la cantidad de poblaciones por especie, los números indican el código de las especies que se adjunta a la gráfica, y las líneas muestran las interacciones entre los grupos estudiados. Se resalta con un color diferente las interacciones de *Campylenchia curvata* (M15) con sus plantas hospederas *Bellucia* sp. (P08) y (P55) y su mirmecofilia con *Crematogaster* sp. (H05) como un ejemplo de la construcción de la red trófica.

Listado de códigos para los organismos que interactúan en la red trófica.

PLANTAS	COD	HORMIGAS	COD	No. Pobl	MEMBRACIDAE	COD	No. Pobl
<i>Acalypha</i>	1	<i>Azteca</i> sp.	1	3	<i>Addipe</i> sp.	1	1
Acanthaceae sp1	2	<i>Camponotus femoratus</i>	2	89	<i>Amastris exigua</i>	2	10
Annonaceae sp1	3	<i>Camponotus</i> sp.	3	5	<i>Amastris obtegens</i>	3	5
Asteraceae sp1	4	<i>Cephalotes atratus</i>	4	1	<i>Amastris</i> sp3	4	14
Asteraceae sp2	5	<i>Crematogaster</i> sp.	5	55	<i>Anobilia guinea</i>	5	10
<i>Bauhinia</i>	6	<i>Dolichoderus attelaboides</i>	6	1	<i>Anobilia luteimaculata</i>	6	47
Bejuco	7	<i>Dolichoderus bidens</i>	7	12	<i>Anobilia nigra</i>	7	9
<i>Bellucia</i>	8	<i>Dolichoderus bispinosus</i>	8	10	<i>Anobilia poss. Nigra</i>	8	10
<i>Besleria</i>	9	<i>Dolichoderus longicollis</i>	9	2	<i>Anobilia sagittata</i>	9	8
Bombacaceae sp1	10	<i>Ectatomma tuberculatum</i>	10	58	<i>Antonae incrassata</i>	10	1
Boraginaceae sp1	11	<i>Megalomyrmex leoninus</i>	11	2	<i>Bocydium globuliferum</i>	11	7
<i>Calathea</i>	12	<i>Monomorium</i> sp.	12	3	<i>Bocydium</i> n. sp. near <i>amischo</i>	12	13
<i>Calyptanthus</i>	13	No Ant association	13	105	<i>Bocydium ninfa</i>	13	1
<i>Clusia</i>	14	<i>Ochetomyrmex neopolitus</i>	14	1	<i>Bolbonota</i> sp.	14	13
<i>Compsoeura</i>	15	<i>Paratrechina longicornis</i>	15	1	<i>Campylenchia curvata</i>	15	2
Cremastosp.erma	16	<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	16	100	<i>Chelyoidea</i> sp1	16	16
<i>Cyclanthus</i>	17	<i>Wasmannia auropunctata</i>	17	1	<i>Chelyoidea</i> sp2	17	14
<i>Endlicheria</i>	18				<i>Cladonota apicalis</i>	18	2
Euphorbiaceae sp1	19				<i>Cladonota latifrons</i>	19	2
Fabaceae sp1	20				<i>Cladonota livida</i>	20	1
<i>Faramea</i>	21				<i>Colisicostata albata</i>	21	2
Flacourtiaceae sp1	22				<i>Cymbomorpha vaginata</i>	22	5
<i>Garcinia madruno</i>	23				<i>Cyphonia longistyla</i>	23	1
Gesneriaceae sp1	24				<i>Cyphotes insolitus</i>	24	2
<i>Heliconia</i>	25				<i>Darnis latior</i>	25	1
<i>Inga</i>	26				<i>Darnis partita</i>	26	1
<i>Isertia</i>	27				<i>Dioclophora</i> sp. near <i>variega</i>	27	3
<i>Jacaranda copaia</i>	28				<i>Dioclophora viridula</i>	28	4
<i>Justicia</i>	29				<i>Enchenopa concolor</i>	29	1
Loganiaceae sp1	30				<i>Enchenopa ignidorsum</i>	30	4
<i>Macrobium</i>	31				<i>Endoiastus caviceps</i>	31	7
Meliaceae sp1	32				<i>Erechtia</i> sp1	32	15
<i>Miconia</i>	33				<i>Erechtia</i> sp10	33	10
Moraceae sp1	34				<i>Erechtia</i> sp2	34	9
Myrtaceae sp1	35				<i>Erechtia</i> sp3	35	1
Myrtaceae sp2	36				<i>Erechtia</i> sp4	36	2
<i>Nectandra</i>	37				<i>Erechtia</i> sp5	37	2
<i>Neea</i>	38				<i>Erechtia</i> sp7	38	2
<i>Ocotea</i>	39				<i>Erechtia</i> sp8	39	1
Olacaceae sp1	40				<i>Erechtia</i> sp9	40	2
<i>Palicourea</i>	41				<i>Hemiptycha obtecta</i>	41	5
<i>Parkia</i>	42				<i>Heteronotus brindleyi</i>	42	2
<i>Pausandra trianae</i>	43				<i>Heteronotus poupougni</i>	43	2
<i>Rinorea</i>	44				<i>Heteronotus vandamei</i>	44	4
Rubiaceae sp1	45				<i>Horiola</i> sp.	45	28
Sapindaceae sp1	46				<i>Hypsoprora</i> sp1	46	2
<i>Simira</i>	47				<i>Hypsoprora</i> sp2	47	2
<i>Siparuna</i>	48				<i>Lycoderes</i> n. sp.	48	1
<i>Solanum</i>	49				<i>Lycoderes</i> sp1	49	3
<i>Solanum argenteum</i>	50				<i>Lycoderes</i> sp2	50	1
<i>Solanum</i> sp...	51				<i>Lycoderes</i> sp3	51	10
<i>Sterculia</i>	52				<i>Membracis foliata</i>	52	2
<i>Theobroma</i>	53				<i>Membracis formosa</i>	53	1
<i>Theobroma subincam</i>	54				<i>Membracis tectigera</i>	54	6
<i>Trema integerrima</i>	55				<i>Membracis zonata</i>	55	2
<i>Trema micrantha</i>	56				<i>Notocera</i> sp.	56	4
<i>Uncaria tomentosa</i>	57				<i>Phormophora maura</i>	57	3
<i>Urera</i>	58				Polyglyptini sp1	58	11
<i>Urera baccifera</i>	59				Polyglyptini sp3	59	2
Verbenaceae sp1	60				<i>Rhexia</i> sp1	60	2
<i>Vismia baccifera</i>	61				<i>Rhexia</i> sp2	61	5
<i>Vismia floribunda</i>	62				<i>Stegaspis fronditia</i>	62	3
<i>Vochysia</i>	63				<i>Stegaspis</i> n. sp.	63	4
Vochysiaceae sp1	64				<i>Todea cimicoides</i>	64	12
					Tragopini cf. sp2	65	1
					Tragopini cf. sp3	66	2
					Tragopini sp13	67	10
					Tragopini sp14	68	2
					Tragopini sp9	69	5
					<i>Trinarea</i> sp.	70	2
					<i>Tritropidia nimbata</i>	71	8
					<i>Tropidolomia cristata</i>	72	8
					<i>Tymelia</i> sp.	73	3
					<i>Vanduzea</i> sp2	74	7

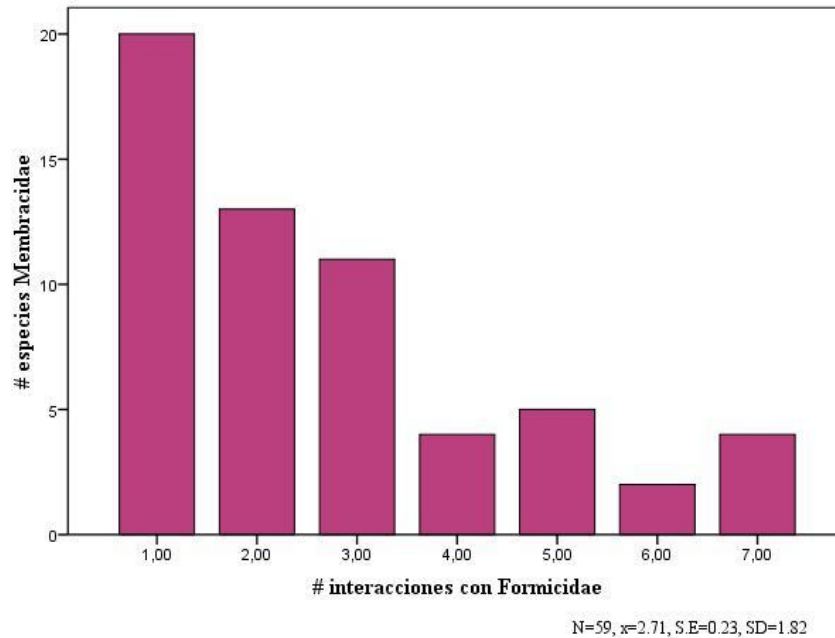


Figura 11a. Distribución de frecuencias de las interacciones o links que Formicidae tiene con las especies de Membracidae dentro de la red trófica analizada. Se observa que existe una tendencia de los membrácidos a ser atendidos por una o dos especies de formícidos.

Red Trófica Membracidae-Planta Hospedera

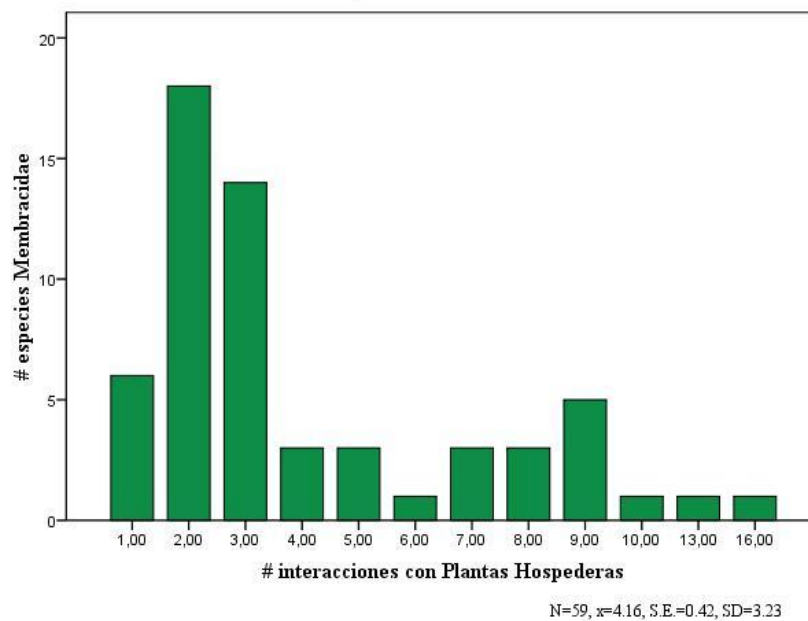


Figura 11b. Distribución de frecuencias de las interacciones o links que las familias de plantas hospederas tienen con las especies de Membracidae dentro de la red trófica analizada. Se evidencia una tendencia generalista en el uso de plantas hospederas. Los membrácidos usan al menos dos especies de plantas para alimentarse.

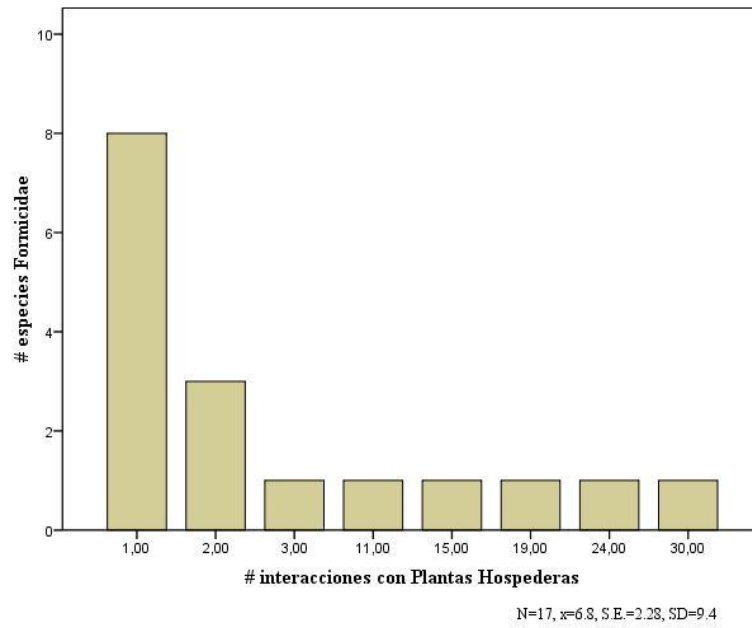


Figura 11c. Distribución de frecuencias de las interacciones o links que las familias de plantas hospederas tienen con las especies de Formicidae dentro de la red trófica analizada.

10.TABLAS

Tabla 1. Registros climáticos de humedad relativa, temperatura y precipitación tomados durante un año en la plataforma B. En negrillas se resaltan los valores más altos y en itálicas los valores más bajos. (© Equipo Restauración, PUCE).

Sitio de estudio (372 msnm) desde Junio-2008 hasta Mayo-2009

Mes	Promedio		
	Promedio Humedad relativa (%)	temperatura (°C)	Precipitación mensual (mm)
Junio	89,69	25,09	359,5
Julio	88,54	25,26	210,4
Agosto	85,64	26,3	154,6
Septiembre	86,57	26,13	200,8
Octubre	86,72	26,3	455,8
Noviembre	89,13	25,67	481,4
Diciembre	87,37	26	282,3
Enero	91,41	24,7	340,5
Febrero	91,48	24,83	359,4
Marzo	90,91	24,94	249,4
Abril	90,65	24,88	156,3
Mayo	88,87	25,36	335,6
	Promedio anual	Promedio anual	Suma anual
	88,92	25,46	3734,6

Tabla 2. Lista de especies de Membracidae encontrados en los 11 sitios de estudio.

Especies	Naturales						Artificiales					
	Gap A	Gap B	Gap C	Gap D	Gap I	Gap J	PR	Gap G	Gap H	Gap E	Gap F	
<i>Addipe</i> sp1 (Walker)									x			
<i>Amastris obtegens</i> (Stål)		x	x				x					
<i>Amastris exigua</i> (Stål)					x		x		x	x		
<i>Amastris</i> sp3 (Stål)	x		x		x		x	x				
<i>Anobilia guinea</i> (Haviland)			x		x		x	x				
<i>Anobilia luteimaculata</i> (Funkhouser)	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	
<i>Anobilia nigra</i> (Tode)	x	x				x	x		x			
<i>Anobilia poss. nigra</i> (Tode)			x		x	x	x	x		x		
<i>Anobilia sagittata</i> (Tode)	x	x						x		x		
<i>Antonae incrassata</i> (Stål)								x				
<i>Bocydium globuliferum</i> (Latreille)			x				x			x		
<i>Bocydium</i> n. sp. near <i>amischoglobum</i> (Sakakibara)								x				
<i>Bolbonota</i> sp. (Amyot and Serville)		x	x		x	x	x				x	
<i>Campylenchia curvata</i> (Stål)							x					
<i>Chelyoidea</i> sp1. (Buckton)					x	x	x					
<i>Chelyoidea</i> sp2. (Buckton)			x	x		x	x	x				
<i>Cladonota apicalis</i> (Stål)							x					
<i>Cladonota latifrons</i> (Stål)							x					
<i>Cladonota livida</i> (Stål)							x					
<i>Colisicostata albata</i> (McKamey)					x							
<i>Cymbomorpha vaginata</i> (Stål)			x		x		x					
<i>Cyphonia</i> sp1 (Fabricius)							x					
<i>Cyphotes insolitus</i> (Goding)							x					
<i>Darnis partita</i> (Fabricius)							x					
<i>Dioclophora</i> sp. near <i>variegata</i> (Goding)							x					
<i>Dioclophora viridula</i> (Fairmaire)							x					
<i>Enchenopa ignidorsum</i> (Walker)					x		x				x	
<i>Endoiaustus caviceps</i> (Fowler)						x	x					
<i>Erechtia</i> sp1 (Walker)	x	x	x	x		x	x			x	x	
<i>Erechtia</i> sp10 (Walker)			x	x		x	x	x		x		
<i>Erechtia</i> sp2 (Walker)							x				x	
<i>Erechtia</i> sp3 (Walker)							x					
<i>Erechtia</i> sp4 (Walker)							x					
<i>Erechtia</i> sp5 (Walker)							x					
<i>Erechtia</i> sp7 (Walker)		x										
<i>Erechtia</i> sp8 (Walker)							x					
<i>Erechtia</i> sp9 (Walker)						x	x					
<i>Hemiptycha obtecta</i> (Fabricius)							x					
<i>Heteronotus brindleyi</i> (Germar)					x		x					
<i>Heteronotus poupougni</i> (Germar)							x					
<i>Heteronotus vandamei</i> (Germar)							x					
<i>Horiola</i> sp. (Fairmaire)		x			x		x	x		x		
<i>Hypsoprora</i> sp1. (Funkhouser)								x				
<i>Hypsoprora</i> sp2. (Funkhouser)							x					
<i>Lycoderes</i> n. sp. (Germar)							x					
<i>Lycoderes</i> sp2 (Germar)								x				
<i>Lycoderes</i> sp3 (Germar)	x		x				x	x				
<i>Membracis foliata</i> (Linneo)							x					
<i>Membracis formosa</i> (Fabricius)					x		x					
<i>Membracis tectigera</i> (Fabricius)							x					
<i>Membracis zonata</i> (Fabricius)					x							
<i>Notocera</i> sp. (Amyot and Serville)					x		x					
<i>Phormophora maura</i> (Stål)							x					
<i>Polyglyptini</i> sp1 (Burmeister)		x			x		x			x		
<i>Polyglyptini</i> sp2 (Burmeister)					x		x					
<i>Polyglyptini</i> sp3 (Burmeister)							x					
<i>Rhexia</i> sp1 (Stål)						x					x	
<i>Rhexia</i> sp2. (Stål)							x					
<i>Stegaspis fronditia</i> (Germar)							x					
<i>Stegaspis</i> n. sp. (Germar)							x					
<i>Todea cimicoides</i> (Coquebert)							x					
<i>Tragopini</i> cf. sp2 (Latreille)							x					
<i>Tragopini</i> sp14 (Latreille)		x										
<i>Tragopini</i> sp9 (Latreille)			x	x								
<i>Tragopini</i> sp13 (Latreille)							x					
<i>Trinarea</i> spp. (Goding)		x					x					
<i>Tritropidia nimbata</i> (Stål)							x					
<i>Tropidolomia cristata</i> (Stål)					x		x	x				
<i>Tylopelta</i> sp. (Fowler)							x					
<i>Tynelia</i> sp. (Stål)					x		x					

PR = Plot de restauración

Tabla 3. Correlación de Spearman de las variables área, luminosidad y cobertura vegetal. Se muestran los coeficientes de correlación de Spearman (r_s) y la significación estadística con un asterisco.

	Luz	Área	Cobertura Vegetal
Luz		0,39	0,93
Área			0,62 *
Cobertura Vegetal			
Coeficientes de correlación de Spearman, N=10, $p \leq 0,05$			

Tabla 4. Análisis de Similaridad SIMPER entre claros de bosque naturales y artificiales. Se muestra en azul las especies únicas de claros de bosque naturales y en color naranja las especies únicas de claros de bosque artificiales.

Especies de Membracidae	Contribución	% Acumulación	Gaps Naturales	Gaps Artificiales
<i>Erechtia</i> sp2	4,83	57,39	0,00	5,68
<i>Endoiastus caviceps</i>	4,16	67,08	11,20	0,00
Tragopini sp9	3,54	79,78	3,37	0,00
<i>Erechtia</i> sp7	0,78	93,49	1,66	0,00
<i>Erechtia</i> sp9	0,77	94,37	2,45	0,00
<i>Chelyoidea</i> sp1	0,55	96,37	0,68	0,00
<i>Amastris obtegens</i>	0,44	97,39	0,58	0,00
<i>Cymbomorpha vaginata</i>	0,38	97,82	0,61	0,00
<i>Bocydium</i> n. sp. near <i>amischoglobum</i>	0,31	98,17	0,00	0,27
Polyglyptini sp2	0,29	98,50	0,45	0,00
<i>Membracis zonata</i>	0,23	98,77	0,26	0,00
Tragopini sp14	0,23	99,04	0,34	0,00
<i>Addipe</i> sp1	0,14	99,41	0,00	0,05
<i>Notocera</i> sp.	0,12	99,55	0,16	0,00
<i>Tynelia</i> sp.	0,09	99,65	0,11	0,00
<i>Lycoderes</i> sp2	0,08	99,74	0,00	0,05
<i>Hypsoprora</i> sp2	0,08	99,83	0,00	0,05
<i>Colisicostata albata</i>	0,07	99,91	0,13	0,00
<i>Heteronotus brindleyi</i>	0,04	99,95	0,03	0,00
<i>Membracis formosa</i>	0,03	99,98	0,03	0,00
<i>Trinarea</i> sp.	0,01	100,00	0,03	0,00
<i>Antonae incrassata</i>	0,00	100,00	0,00	0,05

Promedio total de no-similaridad = 87.43

Tabla 5. Valores del análisis métrico de la red trófica global (Membracido-Planta Hospedera-Formícido) y las tres subredes que lo componen (Membracidae-Formicidae, Membracidae-Planta hospedera y Formicidae-Planta hospedera).

Parámetros	Red trófica	Red Membracidae-	Red Membracidae -	Red Formicidae -
	total	Formicidae	Planta hospedera	Planta Hospedera
Número de especies; S	155	91	138	81
Número potencial de links; Lp	24025	8281	19044	6561
Número observado de links; L	1301	176	256	116
Densidad de links; L/S	8,39	1,93	1,86	1,43
Anidamiento; N		0,90	0,93	0,94
Conectividad; C	0,054	0,021	0,013	0,018

Tabla 6. Valores de los parámetros diversidad (S), número de links (L), conectividad (C) y anidamiento (N) de diferentes estudios y tipos de redes tróficas para comparación con el presente estudio.

	S	L	C	N	Bibliografía
Membracidae-Formicidae	91	176	0,02	0,9	Presente estudio
Membracidae-planta hospedera	138	256	0,01	0,94	Presente estudio
Polinización (bosque tropical)	*	*	*	0,92	Percival, 1974
El verde (bosque tropical)	156	1428	0,06	0,85	Reagan y Waide, 1996
Polinización (Galápagos)	170	*	0,04	0,7	McMullen, 1993
Parásito-hospedero	50	75	0,15	*	Amundsen, <i>et al.</i> , 2009
Formicidae-hemíptero	120	158	0,01	*	Bluthgen, <i>et al.</i> , 2006
Formicidae-hemíptero	20	22	0,05	*	Bluthgen, <i>et al.</i> , 2004

11.ANEXOS

Anexo 1. Descripción de los sitios de muestreo (Claros de bosque) donde se muestra las coordenadas, área, número de especies, número de poblaciones, promedio de altura de plantas y características importantes de cada uno de los claros de bosque.

CB	Tipo	Coordenadas	Área (m ²)	No. Especies	No. Poblaciones	Promedio de altura de plantas (m)	Características
PR	A	77°26,5' W 01°27,1' S	1.700	58	211	4.43	Causado por la remoción del suelo para la construcción del pozo, <i>Camponotus</i> , <i>E. tuberculatum</i> y <i>Pheidole</i> monopolizan este claro de bosque. Únicamente en este claro se encontraron asociaciones de más de 2 hormigas atendiendo a una misma población (camp + ceph, camp + ph, ect + cr, ect + camp)
A	N	77°26,3' W 01°27,2' S	216	6	12	2.05	Causado por la caída de un árbol. <i>Pheidole</i> monopoliza este claro de bosque
B	N	77°26,3' W 01°27,3' S	216	11	20	1.95	Causado por la caída de un árbol. <i>Pheidole</i> monopoliza este claro de bosque
C	N	77°26,7' W 01°27,2' S	507	13	30	0.9	Localizado en una pendiente, incluye un pequeño riachuelo en la mitad del claro de bosque, un árbol caído en medio y un pequeño pantano en el extremo derecho. <i>Pheidole</i> monopoliza este claro de bosque
D	N	77°26,8' W 01°27,3' S	197	5	6	1	Incluye un pantano, la vegetación no es diversa ni densa, esto permite la entrada de mucha luz. Vegetación mayormente Gesneriaceae, Piperaceae y Acanthaceae. Las hormigas <i>D. bidens</i> y <i>Crematogaster</i> monopolizan este claro de bosque
E	A	77°27,0' W 01°27,9' S	525	8	12	1.3	Causado por la tala de un árbol para la construcción de gradas. Una población de Poaceae gobierna en este claro de bosque. Las hormigas <i>E. tuberculatum</i> y <i>Pheidole</i> monopolizan este claro de bosque
F	A	77°26,8' W 01°27,3' S	296	6	17	0.7	Es el más cercano al río Lliquino, se sitúa justo en el borde de la línea de flujo y fue causado por el corte de un árbol para construcción de gradas. Vegetación representada por Rubiaceae, Melastomataceae, <i>Heliconia</i> e <i>Inga</i> . La hormiga <i>Crematogaster</i> monopoliza este claro de bosque
G	A	77°27,1' W 01°27,6' S	300	12	20	3	Chacra abandonada. La vegetación no es tan alta, pero está compuesta por plantas trepadoras <i>Uncaria tomentosa</i> la cual se extendía ampliamente por las copas del resto de árboles. La hormiga <i>Pheidole</i> monopoliza este claro de bosque
H	A	77°27,1' W 01°27,7' S	300	6	10	2.1	Causado por la tala de un árbol para la construcción de gradas. Poblaciones de Heliconidae, Piperaceae, Caesalpinaceae y <i>Acalypha</i> . La hormiga <i>Crematogaster</i> monopoliza este claro de bosque
I	N	77°27,0' W 01°23,9' S	417	19	38	1.8	Causado por la caída de un árbol. La hormiga <i>E. tuberculatum</i> monopoliza este claro de bosque
J	N	77°26,5' W 01°27,3' S	216	11	24	1.6	Causado por la caída de un árbol. La hormiga <i>Crematogaster</i> monopoliza este claro de bosque

CB=Claro de bosque, PR =Plot de Restauración, A = Gap Artificial. N = Gap Natural, camp= *Camponotus*, ceph= *C. atratus*, ph = *Pheidole*, ect = *E. tuberculatum*, cr = *Crematogaster*

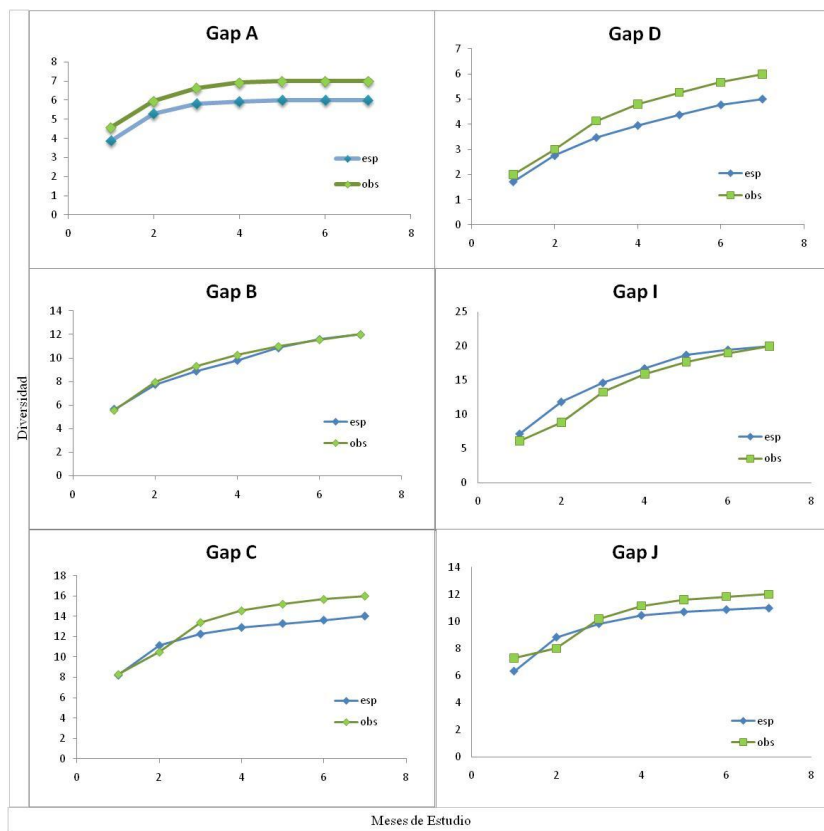
Anexo 2. Cuadro resumen de la Bibliografía usada en la Identificación de Membracidae

Familia	Subfamilia	Géneros	Autor (es)
Aetalionidae	Biturritiinae	<i>Lophyraspis</i>	Sakakibara, A., 2004
Membracidae (Clave de inmaduros)			Quisenberry, S., 1978
Membracidae	Darninae	<i>Nasuconia</i>	Sakakibara, A., 2006
Membracidae	Membracinae	<i>Turrialbia, Ramosella, Stirpis, Alchisme, Metcalfiella, Ochropepla, Platycotis, Potnia, Stalotyrpa, Umbonia</i>	McKamey, S., 1996
Membracidae	Membracinae	<i>Cladonota</i>	Andrade, G. 2002
Membracidae	Membracinae	<i>Enchenopa</i>	Rembrant, <i>et al.</i> , 2007
Membracidae	Nicomiinae		Albertson y Dietrich, 2005
Membracidae	Smiliinae	<i>Amastris</i>	Sakakibara, A., 2002
Membracidae	Smiliinae	<i>Harmonides</i>	Creao-Duarte, A., 2000
Membracidae	Smiliinae	<i>Tynelia</i>	Creao-Duarte, A., 2000
Membracidae	Smiliinae	<i>Cyphonia</i>	Sakakibara, A., 1968
Membracidae	Smiliinae	<i>Cyphonia</i>	Sakakibara, A., 1972
Membracidae	Smiliinae	<i>Antonae</i>	Sakakibara, A., 2009
Membracidae	Smiliinae	<i>Ceresa</i>	Andrade, G. 2002a
Membracidae	Smiliinae	<i>Hemiptycha, Methesia, Phormophora, Maturnaria, Aphetea, Creonus, Dioclophara,</i>	Sakakibara, A., 1996b
Membracidae	Smiliinae	<i>Notogonia, Ennya, Gelastogonia.</i>	Sakakibara, A., 1996a
Membracidae	Smiliinae	<i>Amastris y Erosne</i>	Sakakibara, A., 1998
Membracidae	Stegaspidae	<i>Bocydium</i>	Sakakibara, A., 1981
Membracidae	Smiliinae	<i>Acutalis, Euritea, Thrasymedes, Bordonia, Cornutalis</i>	Sakakibara, A., 1998a
Membracidae	Stegaspidae	<i>Stegaspis y Lycoderes</i>	Sakakibara, A., 1991
Membracidae	Stegaspidae	<i>Lycoderes</i>	Sakakibara, A., 1972b
Membracidae	Todos		Godoy, <i>et al.</i> , 2006

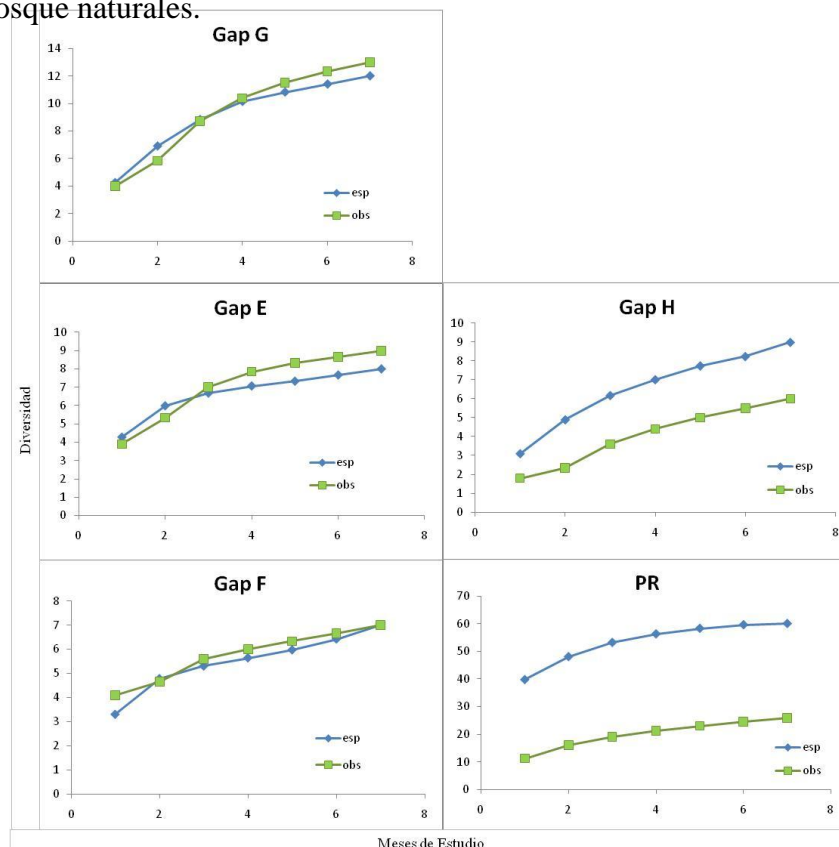
Anexo 3. Fórmula para el Cálculo de Anidamiento (N) en la red mutualista.

$$N = \frac{(100 - T)}{100}$$

N= Anidamiento, T= desorden físico o Temperatura.



Anexo 4. Curvas de acumulación de especies esperadas ($CHAO_1$) y observadas de claros de bosque naturales.



Anexo 5. Curvas de acumulación de especies esperadas ($CHAO_1$) y observadas de claros de bosque artificiales.

Anexo 6. Análisis de Similaridad de SIMPER en el que se trata a la parcela de restauración a parte de los claros de bosquenaturales y artificiales.

Especies de Membracidae	Contribucion	% Acumulacion	Nat	PR	Art
<i>Endoiastus caviceps</i>	13,07	14,64	11,20	201,00	0,00
<i>Anobilia sagittata</i>	5,04	51,76	4,92	0,00	3,77
<i>Erechtia</i> sp2	3,38	64,24	0,00	1,00	5,68
<i>Rhexia</i> sp1	0,69	90,33	0,40	0,00	0,68
<i>Amastris obtegens</i>	0,65	91,78	0,58	7,00	0,00
<i>Erechtia</i> sp9	0,59	92,44	2,45	0,43	0,00
<i>Polyglyptini</i> sp3	0,34	95,76	0,45	2,71	0,00
<i>Cymbomorpha vaginata</i>	0,30	96,10	0,61	0,86	0,00
<i>Notocera</i> sp.	0,11	99,00	0,16	0,29	0,00
<i>Tynelia</i> sp.	0,10	99,11	0,11	1,00	0,00
<i>Heteronotus brindleyi</i>	0,05	99,57	0,03	0,71	0,00
<i>Membracis foliata</i>	0,02	99,91	0,03	0,14	0,00
<i>Tritropidia nimbata</i>	0,02	99,97	0,03	0,14	0,00

Anexo 7. ANOVA de un factor o DCA de tamaño de muestra desigual en el que se analizan las diferencias del nivel de agresividad entre las hormigas: (1) *Camponotus femoratus*, (2) *Crematogaster* sp, (3) *Ectatomma tuberculatum* y (4) *Pheidole biconstricta*. Se muestran diferencias significativas ($p \leq 0.001$) entre las categorías de agresividad de las hormigas estudiadas.

Descriptivos								
Agresividad								
	N	Media	Desviación Est.	Error Est.	95% Intervalo de confianza		Mínimo	Maximo
					Límite superior	Límite inferior		
1,00	87,00	3,69	0,91	0,10	3,50	3,88	2,00	5,00
2,00	54,00	2,91	1,01	0,14	2,63	3,18	1,00	5,00
3,00	58,00	2,83	0,73	0,10	2,64	3,02	2,00	4,00
4,00	100,00	3,47	0,90	0,09	3,29	3,65	2,00	5,00
Total	299,00	3,31	0,96	0,06	3,20	3,42	1,00	5,00

ANOVA					
Agresividad					
	Suma de cuadrados	df	Cuadrado medio	F	Sig.
Entre Grupos	37,35	3,00	12,45	15,54	0,00
Dentro de Grupos	236,34	295,00	0,80		
Total	273,69	298,00			

Anexo 8. Prueba honesta de significación o de TUKEY en la que se comparan las medias de los valores de agresividad para las hormigas: (1) *Camponotus femoratus*, (2) *Crematogaster* sp, (3) *Ectatomma tuberculatum* y (4) *Pheidole biconstricta*.

Comparaciones Múltiples						
Agresividad Tukey HSD						
(I) Hormigas	(J) Hormigas	Diferencia de Medias (I-J)	Error Est.	Sig.	Intervalos de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
1,00	2,00	0,78*	0,16	0,00	0,38	1,18
	3,00	0,86*	0,15	0,00	0,47	1,25
	4,00	0,22	0,13	0,34	-0,12	0,56
2,00	1,00	0,78*	0,16	0,00	-1,18	-0,38
	3,00	0,08	0,17	0,97	-0,36	0,52
	4,00	0,56*	0,15	0,00	-0,95	-0,17
3,00	1,00	0,86*	0,15	0,00	-1,25	-0,47
	2,00	-0,08	0,17	0,97	-0,52	0,36
	4,00	0,64*	0,15	0,00	-1,02	-0,26
4,00	1,00	-0,22	0,13	0,34	-0,56	0,12
	2,00	0,56*	0,15	0,00	0,17	0,95
	3,00	0,64*	0,15	0,00	0,26	1,02

Agresividad			
Tukey HSD ^{a,b}			
Hormigas	N	Subset alpha = 0.05	
		1,00	2,00
3,00	58,00	2,83	
2,00	54,00	2,91	
4,00	100,00		3,47
1,00	87,00		3,69

Anexo 9a. Cálculo del sesgo en la distribución de las frecuencias de agresividad para la hormiga *Camponotus femoratus*. Se muestra el valor de la media de la distribución. El valor negativo indica que la distribución está sesgada hacia la derecha, es decir que la hormiga tiene una tendencia por valores altos de agresividad.

Agresividad		
N	Válidos	87,00
	Faltantes	0,00
Sesgo		-0,20
Error estándar del sesgo		0,26
Curtosis		-0,71
Media		3,69
Error estándar de la curtosis		0,51

Anexo 9b. Cálculo del sesgo en la distribución de las frecuencias de agresividad para la hormiga *Crematogaster* sp. Se muestra el valor de la media de la distribución. El menor valor comparado con la media indica que la distribución está sesgada hacia la izquierda, es decir que la hormiga tiene una tendencia por valores bajos de agresividad.

Agresividad		
N	Válidos	54,00
	Faltantes	0,00
Sesgo		0,64
Error estándar del Sesgo		0,32
Curtosis		-0,45
Media		2,91
Error estándar de la curtosis		0,64

Anexo 9c. Cálculo del sesgo en la distribución de las frecuencias de agresividad para la hormiga *Ectatomma tuberculatum*. Se muestra el valor de la media de la distribución. Cuando el valor de la media es igual al valor del sesgo quiere decir que no hay una tendencia hacia la derecha o izquierda en la distribución. Es decir que la hormiga tiene una tendencia por valores intermedios de agresividad.

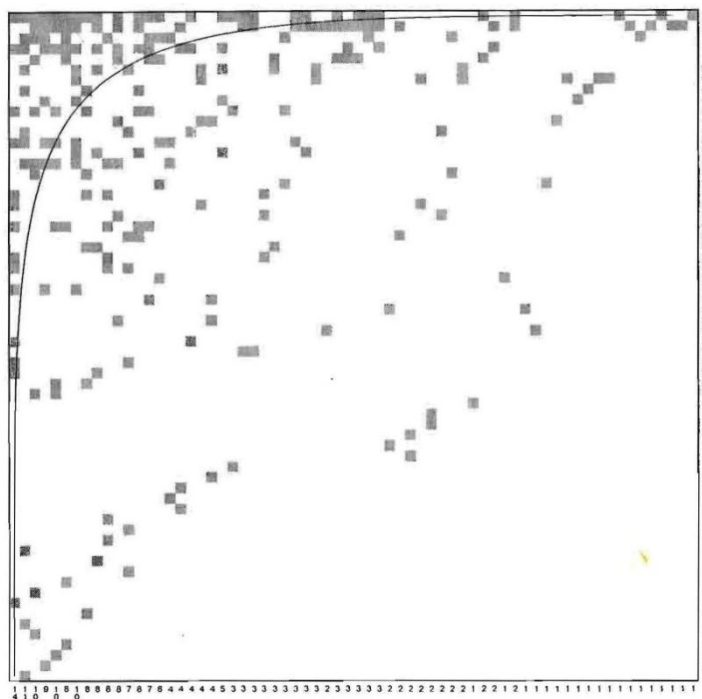
Agresividad		
N	Válidos	58,00
	Faltantes	0,00
Sesgo		0,28
Error estándar del Sesgo		0,31
Curtosis		-1,05
Media		2,83
Error estándar de la curtosis		0,62

Anexo 9d. Cálculo del sesgo en la distribución de las frecuencias de agresividad para la hormiga *Pheidole biconstricta*. Se muestra el valor de la media de la distribución. Cuando el valor del sesgo es menor que la media, la distribución está sesgada hacia la derecha. Es decir que la hormiga tiene una tendencia por valores altos de agresividad.

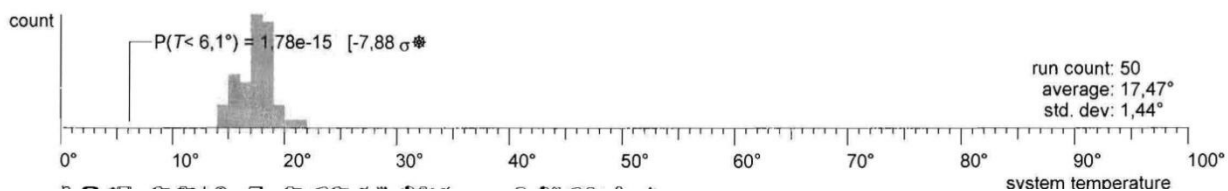
Agresividad		
N	Válidos	100,00
	Faltantes	0,00
Sesgo		0,17
Error estándar del sesgo		0,24
Curtosis		-0,73
Media		3,47
Error estándar de la curtosis		0,48

Anexo 10. Gráfico de la Isoclina de máximo anidamiento y parámetro de desorden físico Temperatura (T°) para calcular el parámetro de anidamiento (N) en la red trófica Membracidae-Planta Hospedera

Membracidae asociadas a plantas hospederas en la Prov de Pastaza Villano.
fill: 5,7%



run: 04:11 PM, enero 19, 2011
matrix temperature: 6,1°



$$N = \frac{(T-100)}{T}; T = 6.1; N = 0.93$$

Anexo 13. Fotos

Anexo 13a. Ninfas y adultos de *Erechtia* sp10 en las inflorescencias de *Garcinia madruno* (Clusiaceae). Las ninfas están siendo atendidas por melipónidos oportunistas del género *Partamona* sp.



Anexo 13b. Agregado de *Endoiastus caviceps*. Arriba: Se muestra la cantidad de hormigas *Camponotus femoratus* que atiende esta población de Membracidae. *Camponotus femoratus* es una de las hormigas más sensibles al disturbio. Abajo: Se muestra la gran cantidad de adultos, huevos y ninfas de *Endoiastus caviceps* que se encuentra en un solo foliolo. Nótese la avispa parasitoidea de huevos *Polynema* sp. cf. (Mymaridae).



Anexo 13c.Adultos y ninfas de *Membracis foliata*. Arriba: Agregado de adultos de *Membracis foliata*. Abajo: Ninfas de 5to estadio de *Membracis foliata* siendo atendidas por el véspido *Parachartergus apicalis*.



Anexo 13d. Agregado de ninfas y adultos de *Anobilia luteimaculata* atendidas por la hormiga *Pheidole* sp. gr. *biconstricta*. Nótese el material y la manera de construcción del escudo de protección que la hormiga crea para los membrácidos. Parte del material fue removido para develar la especie de membrácido en su interior.



Anexo 13e. Adultos de *Anobilia sagittata* atendidos por la hormiga *Pheidole* sp. gr. *biconstricta* y construcción de escudo protector por parte de la hormiga.



Anexo 13f. Adultos y puestas de *Anobilia guinea* en el escudo protector construido por la hormiga *Pheidole* sp. gr. *biconstricta*



Anexo 13g. Población de adultos y puestas de *Horiola* sp. en el interior del escudo protector construido por *Pheidole* sp. gr. *biconstricta*. Nótese las heridas y la despigmentación en el tallo de la planta hospedera producto de la alimentación de los membrácidos.



Anexo 13h. Población del membrácido *Erechtia* sp1. en la inflorescencia de una especie de planta hospedera no identificada de la familia Loganiaceae. Los círculos indican los adultos, las ninfas y la puesta de *Erechtia* sp1. Esta población estaba bajo la cubierta del escudo protector construido por *Crematogaster* sp.

Anexo 14. Lista de Formícidos mutualistas de los géneros de Membracidae

encontrados en este estudio. Se marca con una X a las especies de hormigas que construyen escudos protectores de membrácidos.

Formicidae	Membracidae	Escudo
<i>Azteca</i> sp.	<i>Erechtia</i> sp1	
<i>Azteca</i> sp.	<i>Chelyoidea</i> sp2	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Amastris exigua</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Amastris</i> sp3	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Anobilia guinea</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Anobilia luteimaculata</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Anobilia sagittata</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Bolbonota</i> sp.	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Chelyoidea</i> sp1	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Colisicostata albata</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Dioclophora viridula</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Enchenopa concolor</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Endoiastus caviceps</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Erechtia</i> sp1	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Erechtia</i> sp4	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Erechtia</i> sp5	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Hemiptycha obtecta</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Horiola</i> sp.	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Membracis tectigera</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	Polyglyptini sp1	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	Polyglyptini sp3	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Todea cimicoides</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	Tragopini cf. sp2	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	Tragopini sp13	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Tritropidia nimbata</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Tropidolomia cristata</i>	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Tynelia</i> sp1	
<i>Camponotus femoratus</i> cf.	<i>Vanduzea</i> sp2	
<i>Camponotus</i> sp.	<i>Hemiptycha obtecta</i>	
<i>Camponotus</i> sp.	<i>Todea cimicoides</i>	
<i>Camponotus</i> sp.	Tragopini sp13	
<i>Camponotus</i> sp.	<i>Tritropidia nimbata</i>	
<i>Camponotus</i> sp.	<i>Vanduzea</i> sp2	
<i>Crematogaster</i> sp.	<i>Amastris obtegens</i>	X
<i>Crematogaster</i> sp.	<i>Amastris</i> sp3	X
<i>Crematogaster</i> sp.	<i>Anobilia luteimaculata</i>	
<i>Crematogaster</i> sp.	<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>	
<i>Crematogaster</i> sp.	<i>Campylenchia curvata</i>	X
<i>Crematogaster</i> sp.	<i>Chelyoidea</i> sp1	
<i>Crematogaster</i> sp.	<i>Chelyoidea</i> sp2	

Formicidae	Membracidae	Escudo
<i>CreMATogaster</i> sp.	<i>Erechtia</i> sp1	
<i>CreMATogaster</i> sp.	<i>Erechtia</i> sp2	
<i>CreMATogaster</i> sp.	<i>Erechtia</i> sp9	
<i>CreMATogaster</i> sp.	<i>Horiola</i> sp.	
<i>CreMATogaster</i> sp.	<i>Polyglyptini</i> sp1	
<i>CreMATogaster</i> sp.	<i>Rhexia</i> sp1	
<i>CreMATogaster</i> sp.	<i>Trinarea</i> cf.	
<i>CreMATogaster</i> sp.	<i>Tritropidia nimbata</i>	
<i>CreMATogaster</i> sp.	<i>Tropidolomia cristata</i>	
<i>CreMATogaster</i> sp.	<i>Tynelia</i> sp1	
<i>Dolichoderus attelaboides</i>	<i>Cymbomorpha vaginata</i>	
<i>Dolichoderus bidens</i>	<i>Tropidolomia cristata</i>	
<i>Dolichoderus bidens</i>	<i>Amastris</i> sp3	
<i>Dolichoderus bidens</i>	<i>Bolbonota</i> sp.	
<i>Dolichoderus bidens</i>	<i>Chelyoidea</i> sp1	
<i>Dolichoderus bidens</i>	<i>Horiola</i> sp.	
<i>Dolichoderus bidens</i>	<i>Polyglyptini</i> sp1	
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>	
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	<i>Amastris obtegens</i>	
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	<i>Erechtia</i> sp1	
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	<i>Horiola</i> sp.	
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	<i>Tragopini</i> sp9	
<i>Dolichoderus longicollis</i>	<i>Erechtia</i> sp1	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Amastris exigua</i>	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Amastris obtegens</i>	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Amastris</i> sp3	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Anobilia guinea</i>	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Chelyoidea</i> sp1	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Chelyoidea</i> sp2	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Erechtia</i> sp1	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Erechtia</i> sp2	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Erechtia</i> sp3	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Erechtia</i> sp4	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Erechtia</i> sp8	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Horiola</i> sp.	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Polyglyptini</i> sp1	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Todea cimicoides</i>	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Trinarea</i> cf.	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Tritropidia nimbata</i>	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	<i>Vanduzea</i> sp2	

Formicidae	Membracidae	Escudo
<i>Megalomyrmex leoninus</i>	<i>Chelyoidea</i> sp1	
<i>Megalomyrmex leoninus</i>	<i>Chelyoidea</i> sp2	
<i>Megalomyrmex leoninus</i>	<i>Endoiastus caviceps</i>	
<i>Monomorium</i> sp.	<i>Anobilia luteimaculata</i>	
<i>Monomorium</i> sp.	<i>Horiola</i> sp.	
<i>Monomorium</i> sp.	Polyglyptini sp1	
<i>Ochetomyrmex neopolitus</i>	<i>Anobilia sagittata</i>	
<i>Paratrechina longicornis</i>	<i>Membracis foliata</i> ninfas	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Adippe</i> sp.	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Amastris exigua</i>	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Anobilia guinea</i>	X
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>	X
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Anobilia nigra</i>	X
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>	X
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Anobilia sagittata</i>	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Chelyoidea</i> sp1	X
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Chelyoidea</i> sp2	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Erechtia</i> sp1	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Erechtia</i> sp7	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Hemiptycha obtecta</i>	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Horiola</i> sp.	X
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	Polyglyptini sp1	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Todea cimicoides</i>	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	Tragopini cf. s p3	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	Tragopini sp13	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	Tragopini sp14	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	Tragopini sp9	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Trinarea</i> cf.	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Tritropidia nimbata</i>	
<i>Pheidole</i> sp. gr. <i>biconstricta</i>	<i>Vanduzea</i> sp2	
<i>Wasmannia auropunctata</i>	<i>Lycoderes</i> sp3	

Anexo 15. Lista de plantas hospederas de las especies de Membracidae encontradas en el presente estudio.

Planta hospedera		Membracidae
Familia	Género	Género y especie
Acanthaceae	<i>Justicia</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>
Acanthaceae	<i>Justicia</i>	<i>Anobilia guinea</i>
Acanthaceae	<i>Justicia</i>	Tragopinisp9
Acanthaceae		<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>
Acanthaceae		Tragopinisp9
Annonaceae	<i>Crematosperma</i>	<i>Erechtia</i> sp4
Annonaceae	<i>Crematosperma</i>	<i>Erechtia</i> sp5
Annonaceae	<i>Crematosperma</i>	<i>Lycoderes</i> sp3
Annonaceae		<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>
Annonaceae		<i>Hypsoprora</i> sp.
Asteraceae		<i>Bolbonota</i> sp.
Asteraceae		<i>Dioclophora</i> sp. near <i>variegata</i>
Asteraceae		<i>Hemiptycha obtecta</i>
Asteraceae		Polyglyptinisp1
Asteraceae		<i>Todea cimicoides</i>
Asteraceae		Tragopini cf. sp3
Asteraceae		<i>Bocydium</i> n. sp. near <i>amischoglobum</i>
Bignoniaceae	<i>Jacaranda copaia</i>	<i>Anobilia guinea</i>
Bombacaceae		<i>Horiola</i> sp.
Boraginaceae		<i>Erechtia</i> sp1
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Anobilia nigra</i>
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Cymbomorpha vaginata</i>
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Hemiptycha obtecta</i>
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Heteronotus brindleyi</i>
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Heteronotus vandamei</i>
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Horiola</i> sp.
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Notocera</i> sp.
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	Polyglyptinisp1
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Todea cimicoides</i>
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Tropidolomia cristata</i>
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Tynelia</i> sp.
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>Vanduzea</i> sp2
Caesalpinaceae	<i>Macrolobium</i>	<i>Colisicostata albata</i>
Clusiaceae	<i>Clusia</i> sp.	Tragopinisp13
Clusiaceae	<i>Clusia</i> sp.	<i>Tritropidia nimbata</i>

Planta hospedera		Membracidae
Familia	Género	Género y especie
Clusiaceae	<i>Garcinia madruno</i>	<i>Erechtia</i> sp10
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Amastris obtegens</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Amastris</i> sp3
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Bocydium globuliferum</i> cf.
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Bocydium globuliferum</i> cf.
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Bolbonota</i> sp.
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Chelyoidea</i> sp1
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Cladonota apicalis</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Cladonota latifrons</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Cymbomorpha vaginata</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Darnis partita</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Darnis partita</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Dioclophora viridula</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Enchenopa concolor</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Enchenopa ignidorsum</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Erechtia</i> sp1
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Erechtia</i> sp2
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Lycoderes</i> n. sp.
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Membracis tectigera</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Phormophora maura</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Polyglyptinis</i> sp1
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Polyglyptinis</i> sp2
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Rhexia</i> sp2
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Stegaspis</i> n. sp.
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Todea cimicoides</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Tragopinis</i> sp13
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Trinarea</i> sp1
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Tritropidia nimbata</i>
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	<i>Vanduzea</i> sp2
Cyclanthaceae	<i>Cyclanthus</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Adippe</i> sp1
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Amastris</i> sp1
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Amastris</i> sp3
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Anobilia guinea</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Anobilia sagittata</i>
Clusiaceae	<i>Clusia</i> sp.	<i>Tynelia</i> sp.

Planta hospedera		Membracidae
Familia	Género	Género y especie
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Bolbonota</i> sp.
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Chelyoidea</i> sp1
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Chelyoidea</i> sp2
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Cladonota apicalis</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Cyphotes insolitus</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Dioclophora</i> sp. near <i>variegata</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Dioclophora viridula</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Enchenopa ignidorsum</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Erechtia</i> sp1
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Erechtia</i> sp10
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Erechtia</i> sp2
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Hemiptycha obtecta</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Horiola</i> sp.
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Horiola</i> sp.
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Lycoderes</i> sp2
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Lycoderes</i> sp3
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Membracis tectigera</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Polyglyptinis</i> sp1
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Polyglyptini</i> sp2
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Rhexia</i> sp2
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Stegaspis fronditia</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Todea cimicoides</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Tragopinisp</i> 13
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Tritropidia nimbata</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Tynelia</i> sp.
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Vanduzea</i> sp2
Euphorbiaceae	<i>Pausandra trianae</i>	<i>Horiola</i> sp.
Euphorbiaceae		<i>Anobilia sagittata</i>
Euphorbiaceae		<i>Anobilia luteimaculata</i>
Fabaceae		<i>Vanduzea</i> sp2
Fabaceae		<i>Polyglyptinis</i> sp1
Flacourtiaceae		<i>Polyglyptinis</i> sp1
Flacourtiaceae		<i>Anobilia luteimaculata</i>
Gesneriaceae	<i>Besleria</i>	<i>Erechtia</i> sp1
Gesneriaceae		<i>Amastris</i> sp1
Gesneriaceae		<i>Anobilia luteimaculata</i>
Gesneriaceae		<i>Bolbonota</i> sp.
Gesneriaceae		<i>Chelyoidea</i> sp1

Planta hospedera		Membracidae
Familia	Género	Género y especie
Gesneriaceae		<i>Chelyoidea</i> sp2
Gesneriaceae		<i>Erechtia</i> sp1
Gesneriaceae		<i>Erechtia</i> sp10
Heliconiaceae	<i>Heliconia</i>	<i>Anobilia nigra</i>
Lauraceae	<i>Endlicheria</i>	<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>
Lauraceae	<i>Endlicheria</i>	<i>Chelyoidea</i> sp2
Lauraceae	<i>Endlicheria</i>	<i>Notocera</i> sp.
Lauraceae	<i>Endlicheria</i>	Polyglyptini sp1
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>Erechtia</i> sp1
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>Chelyoidea</i> sp2
Loganiaceae		<i>Erechtia</i> sp1
Loganiaceae		<i>Erechtia</i> sp9
Loganiaceae		<i>Chelyoidea</i> sp2
Marantaceae	<i>Calathea</i>	<i>Anobilia nigra</i>
Melastomataceae	<i>Bellucia</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>
Melastomataceae	<i>Bellucia</i>	<i>Bolbonota</i> sp.
Melastomataceae	<i>Bellucia</i>	<i>Campylenchia curvata</i>
Melastomataceae	<i>Bellucia</i>	<i>Dioclophora viridula</i>
Melastomataceae	<i>Bellucia</i>	<i>Endoiastus caviceps</i>
Melastomataceae	<i>Bellucia</i>	<i>Horiola</i> sp.
Melastomataceae	<i>Bellucia</i>	<i>Lycoderes</i> sp3
Melastomataceae	<i>Bellucia</i>	<i>Todea cimicoides</i>
Melastomataceae	<i>Bellucia</i>	Tragopini sp13
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Amastris</i> sp1
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Amastris</i> sp3
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Anobilia guinea</i>
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Bocydium globuliferum</i> cf.
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Endoiastus caviceps</i>
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Erechtia</i> sp1
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Erechtia</i> sp3
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Erechtia</i> sp5
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Erechtia</i> sp9
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Horiola</i> sp.
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Lycoderes</i> sp3
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>Membracis tectigera</i>
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	Tragopini sp13
Meliaceae		<i>Rhexia</i> sp1

Planta hospedera		Membracidae
Familia	Género	Género y especie
Mimosaceae	<i>Inga</i>	<i>Heteronotus brindleyi</i>
Mimosaceae	<i>Inga</i>	<i>Heteronotus poupougni</i>
Mimosaceae	<i>Inga</i>	<i>Heteronotus vandamei</i>
Mimosaceae	<i>Inga</i>	<i>Hypsoprora</i> sp2
Mimosaceae	<i>Inga</i>	<i>Membracis formosa</i>
Mimosaceae	<i>Inga</i>	<i>Todea cimicoides</i>
Mimosaceae	<i>Inga</i>	Tragopinif. sp2
Mimosaceae	<i>Parkia</i>	<i>Tropidolomia cristata</i>
Monimiaceae	<i>Siparuna</i>	<i>Amastris</i> sp3
Moraceae		<i>Chelyoidea</i> sp1
Moraceae		<i>Chelyoidea</i> sp2
Myristicaceae	<i>Compsoeura</i>	<i>Amastris</i> sp1
Myristicaceae	<i>Compsoeura</i>	<i>Hypsoprora</i> sp.
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Amastris</i> sp1
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Amastris</i> sp3
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Anobilia sagittata</i>
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Bocydium globuliferum</i> cf.
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Bolbonota</i> sp.
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Chelyoidea</i> sp1
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Hemiptycha obtecta</i>
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Horiola</i> sp.
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Lycoderes</i> n. sp.
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Polyglyptinis</i> sp1
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Rhexia</i> sp2
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Stegaspis</i> n. sp.
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Todea cimicoides</i>
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	Tragopinisp13
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>Tritropidia nimbata</i>
Myrtaceae		<i>Anobilia luteimaculata</i>
Myrtaceae		<i>Bocydium globuliferum</i> cf.
Myrtaceae		<i>Todea cimicoides</i>
Myrtaceae		Tragopinisp13
Nyctaginaceae	<i>Neea</i>	<i>Erechtia</i> sp1
Nyctaginaceae	<i>Neea</i>	<i>Erechtia</i> sp7
Nyctaginaceae	<i>Neea</i>	<i>Trinarea</i> sp1
Olacaceae		<i>Amastris</i> sp3

Planta hospedera		Membracidae
Familia	Género	Género y especie
Rubiaceae	<i>Faramea</i>	<i>Anobilia nigra</i>
Rubiaceae	<i>Isertia</i>	Tragopinif. sp3
Rubiaceae	<i>Palicourea</i>	<i>Endoiastus caviceps</i>
Rubiaceae	<i>Simira</i>	<i>Anobilia guinea</i>
Rubiaceae	<i>Uncaria tomentosa</i>	<i>Antonae incrassata</i>
Rubiaceae	<i>Uncaria tomentosa</i>	<i>Bolbonota</i> sp.
Rubiaceae	<i>Uncaria tomentosa</i>	<i>Chelyoidea</i> sp2
Rubiaceae	<i>Uncaria tomentosa</i>	<i>Horiola</i> sp.
Rubiaceae	<i>Uncaria tomentosa</i>	<i>Horiola</i> sp.
Rubiaceae	<i>Uncaria tomentosa</i>	<i>Tropidolomia cristata</i>
Rubiaceae		<i>Anobilia guinea</i>
Rubiaceae		<i>Anobilia luteimaculata</i>
Rubiaceae		<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>
Rubiaceae		<i>Anobilia sagittata</i>
Rubiaceae		<i>Chelyoidea</i> sp1
Rubiaceae		<i>Chelyoidea</i> sp2
Rubiaceae		<i>Endoiastus caviceps</i>
Rubiaceae		<i>Erechtia</i> sp1
Rubiaceae		<i>Horiola</i> sp.
Rubiaceae		<i>Rhexia</i> sp2
Rubiaceae		<i>Todea cimicoides</i>
Rubiaceae		Tragopinisp13
Rubiaceae		Tragopinisp14
Rubiaceae		Tragopinisp9
Sapindaceae		<i>Rhexia</i> sp1
Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>Chelyoidea</i> sp1
Solanaceae	<i>Solanum argenteum</i>	<i>Enchenopa ignidorsum</i>
Solanaceae	<i>Solanum argenteum</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>
Solanaceae	<i>Solanum argenteum</i>	<i>Phormophora maura</i>
Solanaceae		<i>Heteronotus poupougni</i>
Solanaceae		<i>Heteronotus vandamei</i>
Solanaceae		<i>Anobilia luteimaculata</i>
Sterculiaceae	<i>Sterculia</i>	<i>Horiola</i> sp.
Sterculiaceae	<i>Theobroma</i>	<i>Horiola</i> sp.
Sterculiaceae	<i>Theobroma</i>	<i>Horiola</i> sp.
Sterculiaceae	<i>Theobroma subincanum</i>	<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>
Sterculiaceae	<i>Theobroma subincanum</i>	<i>Horiola</i> sp.
Ulmaceae	<i>Trema integerrima</i>	<i>Campylenchia curvata</i>

Planta hospedera		Membracidae
Familia	Género	Género y especie
Ulmaceae	<i>Trema integerrima</i>	<i>Lycoderes</i> sp3
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	<i>Hemiptycha obtecta</i>
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	<i>Lycoderes</i> n. sp.
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	<i>Todea cimicoides</i>
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	Tragopini sp13
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	<i>Tritropidia nimbata</i>
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	<i>Vanduzee</i> sp2
Urticaceae	<i>Urera</i>	<i>Amastris obtecta</i>
Urticaceae	<i>Urera</i>	<i>Amastris</i> sp1
Urticaceae	<i>Urera</i>	<i>Amastris</i> sp3
Urticaceae	<i>Urera</i>	<i>Anobilia guinea</i>
Urticaceae	<i>Urera</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>
Urticaceae	<i>Urera</i>	<i>Bolbonota</i> sp.
Urticaceae	<i>Urera</i>	<i>Chelyoidea</i> sp1
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i>	<i>Anobilia nigra</i>
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i>	<i>Anobilia guinea</i>
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i>	<i>Anobilia luteimaculata</i>
Verbenaceae		<i>Chelyoidea</i> sp2
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>Amastris</i> sp1
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>Amastris</i> sp3
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>Anobilia</i> poss. <i>nigra</i>
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>Cladonota latifrons</i>
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>Erechtia</i> sp1
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>Erechtia</i> sp2
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>Lycoderes</i> n. sp.
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>Lycoderes</i> sp3
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>Notocera</i> sp.
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>Stegaspis fronditia</i>
Vochysiaceae	<i>Vochysia</i>	<i>Membracis foliata</i>
Vochysiaceae		<i>Bocydium globuliferum</i> cf.

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

DECLARACIÓN y AUTORIZACIÓN

Yo, Adriana Gabriela Argoti Ávila, C.I 1716519879, autor del trabajo de graduación intitulado “Interacciones Ecológicas de la familia Membracidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha) dentro de claros de bosque de la Amazonía Ecuatoriana, y notas sobre su historia natural” previa a la obtención del grado académico de LICENCIADO/A EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1.- Declaro tener pleno conocimiento de que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 28 de abril del 2011

Srta. Adriana Argoti

C.I. 1716519879

