

Sección Morfología, Comportamiento, Ecología, Evolución y Sistemática

Dinámica estacional de la estructura trófica de un ensamblaje de Coleoptera en la Amazonia Colombiana

Seasonal dynamics of the trophic structure of an assemblage of Coleoptera in the Colombian Amazon

JORGE ARI NORIEGA A.¹, JUAN PABLO BOTERO², MARCELO VIOLA², GIOVANNY FAGUA¹

Resumen: Buscando entender los diferentes patrones de variación estacional de la estructura trófica del ensamblaje de coleópteros, se realizó un trabajo en la Amazonia Colombiana, durante tres años consecutivos en época de lluvia y de sequía, en bosque de tierra firme y várzea. Se realizaron transectos donde se instalaron trampas: de caída, Corner, Winkler, Malaise y adicionalmente se realizaron capturas manuales y zarandeo. El material se identificó a nivel de familia. Se capturaron 3.691 individuos, correspondientes a 32 familias. Las familias más abundantes en número de individuos fueron Scolytidae (31,7%), Scarabaeidae (22,2%) y Staphylinidae (18,1%). Los xilomicetófagos (32,1%) fueron el grupo dominante, seguido por los copro-necrófagos (22,3%), depredadores (21,7%) y herbívoros (11%). Al comparar entre años y entre hábitats se encontraron diferencias en la abundancia y composición de las familias, así como en el aporte de los roles tróficos. La época seca demuestra una tendencia al empobrecimiento. La marcada variación espacial y temporal entre estaciones y entre años, se asocia a la alta diversidad y estaría apoyando la hipótesis que el recambio estaría jugando un importante papel en la dilución de la competencia interespecífica por el recurso.

Palabras clave: Rol Trófico. Bosque Húmedo Tropical. Várzea. Xilomicetófagos. Scolytidae.

Abstract: To understand the different patterns of seasonal variation in the trophic structure of coleopteran assemblages, a study was conducted in the Colombian Amazon, over three consecutive years in wet and dry seasons, in both tropical rain forest and floodplains. Transect sampling was carried out with pitfall, Corner, Winkler, and Malaise traps as well as manual capture. The material was identified to family level. A total of 3,691 individuals was captured, corresponding to 32 families. The families most abundant in numbers of individuals were Scolytidae (31.7%), Scarabaeidae (22.2%), and Staphylinidae (18.1%). The xilomycetophages (32.1%) were the dominant group, followed by the copro-necrophages (22.3%), predators (21.7%) and herbivores (11%). A comparison among years and habitats revealed differences in the abundance and composition of the families, as well as in the contribution of the trophic roles. The dry season shows a tendency to impoverishment. The marked spatial and temporal variation among seasons and years is associated with high diversity and would support the hypothesis that seasonality plays an important role in diluting interspecific competition for resources.

Key words: Trophic role. Tropical Rain Forest. Floodplain. Xilomycetophages. Scolytidae.

Introducción

El orden Coleoptera presenta más de 400 mil especies descritas, las cuales se encuentran contenidas en cerca de 166 familias (Lawrence y Newton 1995), encontrándose en todos los ecosistemas y representando todos los roles tróficos (Crowson 1981). La mayoría de los coleópteros son considerados fitófagos, presentándose algunos roles poco comunes y muy especializados como los micetófagos o los queratinófagos (Arnett y Thomas 2000). A raíz de esta estrecha relación con algunos procesos al interior de los ecosistemas, muchas familias de coleópteros han sido utilizadas como bioindicadores (Brown 1991; Pearson 1994; Halfiter y Favila 1993), demostrando su importancia en planes de conservación como herramientas de monitoreo (Brown 1991; Kremen *et al.* 1993).

Trabajos realizados por Erwin (1982, 1983) en bosques neotropicales, proponen la existencia de una alta riqueza, que puede alcanzar el valor de ocho millones de especies de coleópteros. Adicionalmente a este valor hay que destacar la fuerte dinámica temporal y espacial, la cual en ciertas localidades puede ser marcada causando un importante incremento en la riqueza local (Erwin y Scott 1981). El

conocimiento de esta dinámica estacional en un determinado ecosistema puede ofrecer información importante para la generación de estrategias y planes de conservación enfocados a mantener la funcionalidad del mismo (Pimm 2002; Tilman y Downing 1994; Naeem *et al.* 1995; Johnson *et al.* 1996).

En este sentido son escasos los trabajos que han intentado acercarse al estudio de la estructura temporal del ensamblaje de coleópteros (Elton 1973; Krasnov y Ayal 1995; Zerm y Joachim 2001; Crouau-Roy *et al.* 1992; Blom *et al.* 2002), especialmente al análisis del efecto que los roles tróficos tienen en el funcionamiento de un ecosistema (Mikkelsen 1993; Lawton 1995; Escobar y Chacón de Ulloa 2000; Paarmann *et al.* 2001; Arias-Díaz *et al.* 2007). Algunos trabajos muy específicos en la amazonía, se han acercado al estudio de ciertas variables pero en grupos delimitados (Klein 1989; Pearson y Cassola 1992). El único trabajo que hasta la actualidad ha estudiado la estructura trófica del ensamblaje de coleópteros en la región amazónica (Brasil - Amazonia Central) es la investigación de Didham *et al.* (1998).

Desde mediados del siglo pasado diferentes investigadores han mostrado un profundo interés en estudiar la variación estacional en insectos (Davis 1945; Dobzhansky y Pavan 1950),

¹ Unidad de Ecología y Sistemática - UNESIS. Laboratorio de Entomología. Pontificia Universidad Javeriana. Carrera 7a No. 40 - 62. Bogotá, Colombia. jnorieg@hotmail.com

² Estudiantes de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Dirección correspondencia: Cra. 7 No. 113-51 apto. 502. Bogotá - Colombia.

a pesar de ello, la mayoría de los trabajos en el caso específico de los coleópteros, solo han abarcado algunas pocas familias o se han centrado en aspectos comportamentales puntuales (New 1979; Krasnov y Shenbrot 1997; Yahiro y Yano 1997; Gök y Durán 2004; Boyer *et al.* 2003). Igualmente son pocos los trabajos realizados en la región tropical: África (Paarmann 1979), las Antillas (Gruner 1975), México (Montes de Oca y Halffter 1995), Costa Rica (Janzen 1983), Panamá (Wolda y Estribi 1985; Chandler y Wolda 1986), Ecuador (Peck y Forsyth 1982) y Brasil (Pinheiro *et al.* 2002).

Para el caso de Colombia y especialmente en la región amazónica, son pocos los estudios realizados acerca de la dinámica de insectos y menos en el orden Coleoptera. Vale la pena resaltar el trabajo efectuado por Howden y Nealis (1975) en Leticia (Amazonas - Colombia), los cuales trabajaron únicamente con la familia Scarabaeidae comparando los cambios entre dos años de muestreo y el trabajo de Martín Piera y Fernández (1996), quienes estudiaron la variación estacional de coleópteros en la región de Chiribiquete (Caquetá-Colombia).

Todo esto demuestra la escasa información acumulada, tanto de la composición y estructura, como de la dinámica espacial y temporal de esta provincia biogeográfica en el país, más aun si se resalta que en ninguno de los trabajos mencionados se ha incluido un análisis de la dinámica a nivel de los roles tróficos, por todo lo anterior este estudio se constituye en el primer trabajo de este tipo para la amazonia colombiana, donde se presenta por primera vez el acumulado de tres años de muestreo consecutivo.

Materiales y Métodos

Área de estudio. El trabajo se llevó a cabo en la Amazonía Colombiana, en la Comunidad Monifue Amena (Resguardo Indígena Ticuna-Uitoto), a 71 msnm ($4^{\circ}06'46,25''S$ - $69^{\circ}55'52,11''W$), a 9,5 km de la ciudad de Leticia, Departamento del Amazonas - Colombia (Fig. 1). En esta zona se presenta un ciclo pluvial monomodal, con una época de sequía de junio a octubre. El muestreo se llevó a cabo en dos unidades de paisaje: Bosque de Tierra Firme (BTF) y Bosque Inundable o Várzea, en época de lluvias (marzo-mayo) y en época seca (septiembre-octubre), durante tres años consecutivos: 2002, 2003 y 2004.

Muestreo. Los muestreos se realizaron con diferentes métodos de captura: trampas Pitfall, trampas Winkler, trampas Malaise,



Figura 1. Localización de la zona de estudio, comunidad Monifue Amena, Leticia - Colombia.

recolección manual y zarandeo; usando 924 trampas Pitfall, 12 Malaise, 24 Winkler, para un total de 576 horas efectivas (Fig. 2).

Cada uno de los muestreos tuvo un periodo de 48 horas por trampa, para los dos hábitats. En cada época se realizó un muestreo consistente en la instalación de un promedio de 10 transectos (± 1 , el número de transectos varió debido al número de personas que asistían a cada uno de los muestreos) de 100 m, separados 20 m, en cada uno de los dos tipos de bosques. Sobre el transecto se colocaron 11 trampas tipo pitfall de 9 onzas, separadas 10 m entre sí, cebadas con salchichón en descomposición y con alcohol como líquido preservante. Para cada unidad, adicionalmente se seleccionó un área de 2×2 m, la cual fue muestreada por tres personas durante una hora con jamás y pinzas. Los muestreos y la colocación de las trampas se hicieron en horas de la mañana en BTF y en horas de la tarde en varzea.

Cerca de cada transecto, se seleccionaron cuatro árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) de 8 cm, en los cuales se efectuaron tres episodios seguidos de zarandeo sobre una sabana blanca, en donde se recolectó todo lo que caía. Al final de tres transectos alternados a una distancia de 20 m se tomó un m^2 de tierra para pasarlo por un saco Winkler, en cada uno de los bosques. Finalmente en cada unidad de paisaje, a un mínimo de 50 m de los transectos, se colocó una trampa Malaise de $200 \times 100 \times 50$ cm, rasante al piso, que permaneció 48 horas activa.

Identificación taxonómica. Los ejemplares recolectados se mantuvieron en etanol al 70%, posteriormente se realizó un montaje en seco, con alfileres entomológicos, montando un ejemplar por cada morfotipo encontrado. Con el material montado se realizó la identificación a nivel de familia, utilizando claves generales y especializadas en este grupo (Costa Lima 1952; White 1983; Papp 1984; Bland y Jaques 1978; Arnett y Thomas 2000; Borror *et al.* 1989; Arnett *et al.* 1980; Arnett *et al.* 2002). El material finalmente fue etiquetado para ser depositado en la Colección Entomológica del Museo de la Pontificia Universidad Javeriana. Es importante anotar que en el muestreo de la época de lluvias del 2003, se presentó una pérdida de material, ocasionada por un mal transporte del mismo.

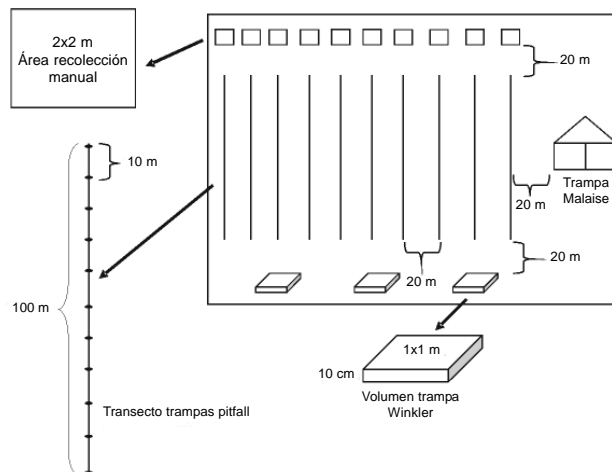


Figura 2. Disposición de los transectos, parcelas y trampas colocadas en cada unidad de muestreo, por cada época en cada año, en la comunidad Monifue Amena, Leticia - Colombia.

Asignación de los grupos tróficos. Para la caracterización de los roles tróficos de cada una de las familias, se realizó una revisión de la información de historia de vida y tendencias alimenticias a partir de diferentes trabajos (Crowson 1968, 1981; Paulian 1988; Lawrence y Newton 1995; Arnett y Thomas 2000; Arnett *et al.* 2002). A raíz de encontrar discrepancias entre los diferentes autores, especialmente relacionadas con variaciones tróficas al interior de algunas familias, se llegó a un consenso, tomando la tendencia general.

Análisis estadístico. Se realizó una prueba de ANOVA, para determinar la existencia de diferencias significativas entre los años, entre las épocas de muestreo, entre los hábitats y la combinación entre ellos, por medio del programa STATISTICA v. 6. Adicionalmente a esto, se calculó el Índice de Similitud entre años, épocas y unidades de paisaje, utilizando el índice de Sorensen como la medida de distancia para definir la similitud y como método de unión de grupos el promedio entre grupos (UPGMA). Para la ordenación de los muestreos se utilizó un Análisis de Correspondencia Rectificado (DCA), para evidenciar gráficamente la existencia de agrupamientos, por medio del programa PC-ORD v. 4.

Resultados

Abundancia y riqueza. Se capturaron un total de 3.691 individuos, distribuidos en 32 familias (Anexo 1), de las cuales las más abundantes fueron Scolytidae (31,7%), Scarabaeidae (22,2%) y Staphylinidae (18,1%). Se encontraron familias con hábitos generalistas temporales, que fueron capturados durante todos los años independientemente de la época de muestreo, tales como Scolytidae, Staphylinidae, Scarabaeidae, Carabidae y Nitidulidae; especialistas espaciales que solo se encontraron en BTF como Cicindelidae o Noteridae y familias raras de las cuales solo se capturaron uno o dos individuos como Buprestidae, Coccinelidae, Dermestidae, Meloidae, Oedemeridae y Anobiidae, en un solo periodo y un hábitat específico.

El año que mayor abundancia presentó fue el 2003 con un total de 1366 individuos (37,01%), seguido del 2002 (1247, 33,78%) y el 2004 (1078, 29,21%). Con respecto a la riqueza,

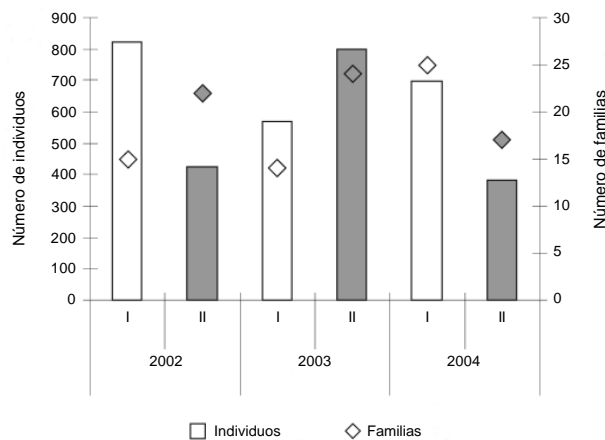


Figura 3. Número de individuos (barras) y de familias (rombos) en cada una de las dos estaciones (lluvias: I y seca: II), en los tres años de muestreo, en la comunidad Monifue Amena, Leticia - Colombia.

no se presentaron grandes diferencias en cuanto al número de familias; el promedio de familias fue de 24 para los tres años, siendo el 2002 el menor año con 23 familias y el 2004 el mayor con 25 familias. En cuanto a la abundancia se encontraron diferencias significativas entre los tres años ($F = 0,987$; $P < 0,009$).

Hubo mayor abundancia en la época de lluvias (2085, 56,49%), que en la época de sequía (1606, 43,51%), a excepción de lo encontrado en el año 2003 donde esta relación se invirtió (Fig. 3). Con respecto al número de familias, se presentó una tendencia a aumentar en época seca (Fig. 3) y en el hábitat BTF (Fig. 4). El porcentaje total de individuos fue mayor en BTF (2423, 65,9%) que en Várzea (1259, 34,1%), mostrando una tendencia a mantener la proporción a lo largo de los diferentes muestreos (Fig. 3). Se encontraron diferencias significativas entre las abundancias y las riquezas de los dos hábitats ($F = 0,984$; $P < 0,003$), así como entre las épocas al interior de los años ($F = 0,987$; $P < 0,001$).

No se encontraron diferencias significativas entre las épocas de mayor o menor precipitación; entre los hábitats al interior de cada año y entre los hábitats y las épocas. El análisis de similitud muestra una relación (> 85%) entre las épocas de lluvias de los años 2003 y 2004, independientemente de la unidad de paisaje y también una relación (90%) entre las unidades de paisaje durante la época de lluvias del año 2002. El análisis de correspondencia tiende a agrupar los muestreos por años y dentro de estos por unidad de paisaje (Fig. 5).

Estructura trófica. Se establecieron ocho roles tróficos a partir de las familias recolectadas, dentro de las cuales el que presentó mayor abundancia correspondió a los xilomicetófagos (32,1%), seguido por los copro-necrófagos (22,3%) y los depredadores (21,7%), mientras el resto de roles presentaron números bajos de individuos (Fig. 6A). Con respecto a la riqueza de familias se encontraron valores diferentes reflejando una composición no consistente con la abundancia; el rol que mayor número de familias presentó fue el herbívoro con 13 (40,6%), seguido por los depredadores con ocho (25%) y los saprófagos con cuatro (12,5%), mientras el resto de roles presentaron un número bajo de familias (Fig. 6B). No se presentaron familias con hábitos parasitoides.

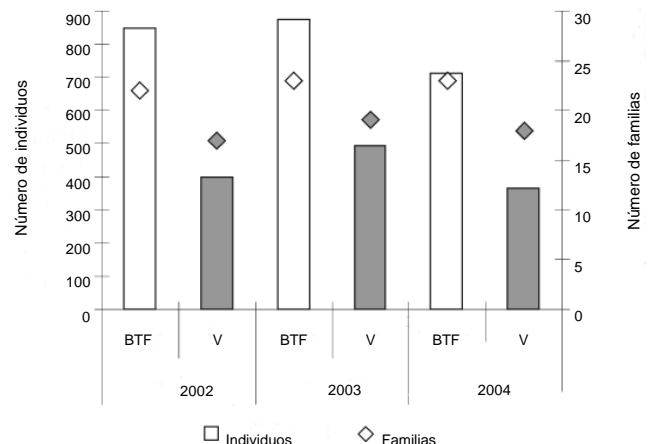


Figura 4. Número de individuos (barras) y de familias (rombos) en cada una de las unidades de paisaje (BTF y Várzea), en los tres años de muestreo, en la comunidad Monifue Amena, Leticia - Colombia.

Estacionalidad

Abundancia y Riqueza. En cuanto a la variación de la abundancia por época/año, se observaron cambios en la proporción para el año 2002 y 2004 donde se presentó una mayor abundancia de individuos en la época de lluvias que en la época seca, mientras que para el muestreo del año 2003 la relación se invierte (Fig. 3). Para la variación estacional de la abundancia por unidad de paisaje/año no se presentan variaciones importantes; para los tres años de muestreo BTF siempre presenta una mayor abundancia de individuos que Várzea (Fig. 4).

En la variación en la riqueza de familias por unidad de paisaje/año, BTF presenta una mayor riqueza de familias que Várzea (Fig. 4), mientras en el caso de las épocas de mayor precipitación no se presentó un patrón evidente (Fig. 3).

Roles tróficos. En cuanto a los roles tróficos y la estacionalidad, se observaron algunos cambios importantes entre los muestreos; para algunos roles como los xilomicetófagos y los copro-necrófagos se observó una marcada estacionalidad, mientras que para los demás roles los valores de abundancia fueron relativamente constantes (Fig. 7). Los roles raros como queratinófagos, xilófagos y micetófagos desaparecen para algunos muestreos, especialmente en el 2003 y en la época de lluvias (Fig. 7).

Discusión

Los resultados concuerdan con varios estudios que evidencian una marcada estacionalidad de muchos grupos de insectos, especialmente en el caso de los coleópteros (Wolda 1978; Janzen 1983; Wolda 1988; Chandler y Wolda 1986; Montes de Oca y Halffter 1995), pero adicionalmente plantea que la estacionalidad no solo está relacionada con la abundancia y riqueza de los ensamblajes sino con la funcionalidad de los mismos. Al presentarse cambios en la estructura trófica, es de esperar que determinados procesos funcionales se vean afectados de igual manera (Didham *et al.* 1998; Boyer *et al.* 2003).

La mayor abundancia de los individuos en la época de lluvias puede estar relacionada con una mayor oferta de

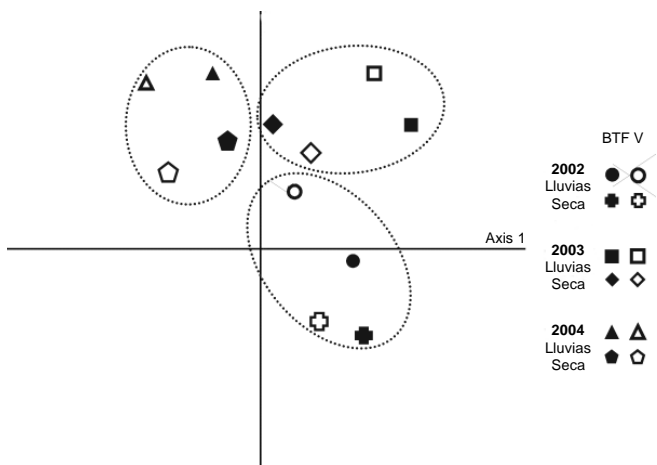


Figura 5. Análisis de correspondencia entre los años, las estaciones pluviométricas y los hábitats muestreados en la comunidad Monifue Amena, Leticia - Colombia.

recursos a nivel cualitativo y cuantitativo, que genera una mejor disponibilidad espacio-temporal (Huston 1996). De igual forma las condiciones climáticas son más favorables, como se demuestra en algunos estudios a nivel neotropical (Lauer 1992; Losos y CTFS Working Group 2004). Adicionalmente, otro factor que podría influir es la agregación espacial que se produce en época seca de ciertos recursos, lo cual aumentaría la competencia interespecifica (Foster 1996). A todo lo anterior hay que agregar la existencia de recursos específicos que solo

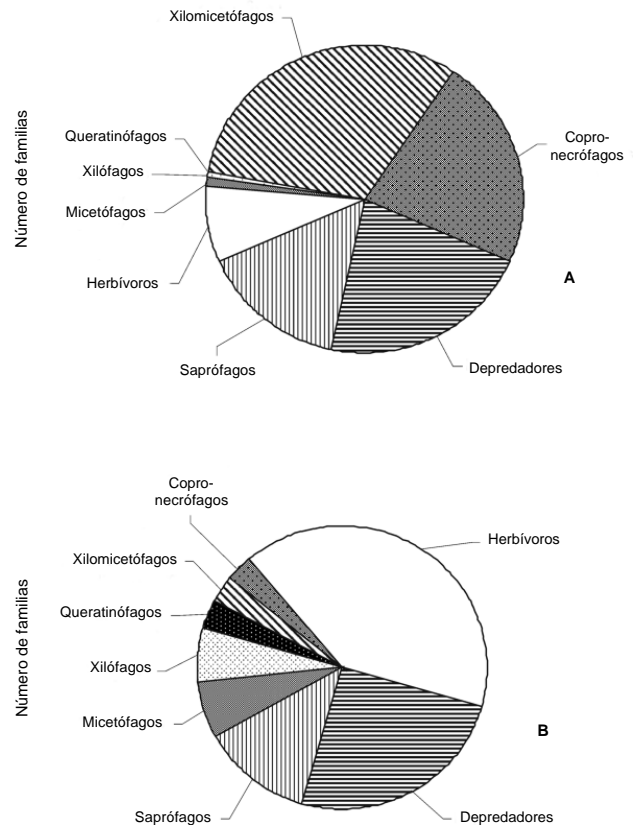


Figura 6. Proporción del número de individuos ($n = 3691$) (A) y del número de familias ($n = 32$) (B) para cada uno de los roles tróficos registrados en todo el muestreo en la comunidad Monifue Amena, Leticia - Colombia.

aparecen en época de lluvias, presentando una marcada estacionalidad y condicionando a las especies que han establecido relaciones estrechas a mantener estos mismos ciclos (Garwood 1996; Leigh y Windsor 1996).

Adis (1988) reporta una fuerte estacionalidad para los bosques de la amazonía central en Brasil, donde algunas familias de coleópteros aparecen solo en una determinada época del año, similar a lo encontrado en este estudio. Aunque algunos trabajos han arrojado una mayor riqueza y abundancia en época seca (Watanabe y Ruaysoongnerm 1989), es evidente que para el caso del neotrópico y los bosques de la amazonia la mayor abundancia y riqueza están estrechamente asociadas con la llegada de las lluvias (Holt y Spain 1986; Frith y Frith 1990; Krasnov y Shenbrot 1997; Gök y Durán 2004; Boyer *et al.* 2003).

La baja riqueza de familias en la época seca puede estar obedeciendo a diversos factores como la existencia de grupos

especializados a estas condiciones o a recursos específicos de esta época (Losos 2004; Levings y Windsor 1996). También es posible considerar que las familias que aparecen en esta época sean malas competidoras, las cuales estarían optando por una estrategia subóptima en una época más difícil, pero con una menor competencia. Es interesante anotar que las familias presentes en esta época son herbívoras, beneficiándose del estrés hídrico que podría disminuir los mecanismos de defensa de algunas plantas (Waterman y McKey 1992), dándoles una ventaja sobre la calidad del recurso existente, aumentando la diversidad, pero manteniendo poblaciones bajas.

Las diferencias encontradas en el número de familias e individuos entre BTF y Várzea, responden a una mayor complejidad estructural a nivel vegetal presente en BTF (Duivenvoorden 1996), lo cual genera no solo una mayor cantidad y diversidad de recursos, sino microhábitats potenciales, en donde por ejemplo las presas pueden escapar de los depredadores (Prance 1992; Huston 1996; Losos y CTFS Working Group 2004). Es importante mencionar que el área de cobertura de BTF es mucho mayor que el área de la Várzea, lo cual puede llegar a afectar los valores encontrados, especialmente en el caso de las abundancias totales por hábitat.

Algunos trabajos han evidenciado que tanto la composición vegetal del bosque como la composición de los artrópodos puede verse afectada por las inundaciones (Beck 1972; Gasdorf y Goodnight 1963; Uetz *et al.* 1979), como se reporta para este estudio. A pesar de ello, algunas especies pueden escapar a las inundaciones, por medio de migraciones verticales, sobreviviendo debajo del agua, o coordinando sus ciclos para reproducirse cuando el suelo está seco (Irmeler 1979; Paarmann 1982; Adis 1988). También es posible que se presenten migraciones de Várzea a BTF en la época de inundaciones (Uetz *et al.* 1979).

Mientras menor sea la inundación y entre menos eventos de inundación existan en el año, mayor es la riqueza encontrada, por lo que los valores de riqueza fluctuarían más en zonas con fuertes inundaciones periódicas (Uetz *et al.* 1979). Algunas especies y familias pueden estar coordinadas con el inicio de la época de lluvias (Morais 1985; Adis 1988), mientras que otras pueden presentar rangos más amplios, especialmente aquellas especies con una alta capacidad de desplazamiento (Uetz *et al.* 1979), como sucedería en este estudio con la familia Scarabaeidae.

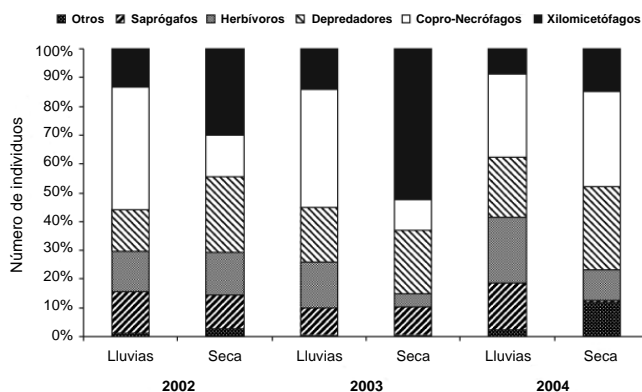


Figura 7. Porcentaje del número de individuos en cada uno de los roles tróficos del ensamblaje, en cada estación por año de muestreo, en la comunidad Monifue Amena, Leticia - Colombia.

Aunque algunos autores proponen que la presencia de disturbios intermedios periódicos puede aumentar la diversidad de un lugar (Connell y Slatyer 1977), la existencia de periodos de inundación en la Várzea, es sin duda un evento que impide su utilización por parte de los insectos, ya que son pocos los grupos que pueden adaptarse a este régimen, lo cual explicaría porqué la diversidad disminuye drásticamente en esta época (Uetz *et al.* 1979). Las diferencias entre años podrían atribuirse a variaciones climáticas, tanto por desplazamiento de los periodos de lluvias, como por la intensidad de los mismos (Lauer 1992). De igual manera, aunque los muestreos se realizaron en las mismas áreas, variaciones en la ubicación microespacial del muestreo pueden afectar la abundancia y riqueza de lo capturado (Melbourne 1999).

Otro aspecto que puede estar afectando las variaciones entre los años, es la existencia de ciclos ambientales o biológicos que trascienden la temporalidad anual, presentando intervalos más amplios de los tres años de muestreo. Igualmente es posible que con las fuertes dinámicas existentes en los bosques neotropicales (Losos y CTFS Working Group 2004; Leigh *et al.* 1996; Vallego *et al.* 1996), se hayan muestreado ensamblajes diferentes, tanto por la escogencia de microhábitats diferentes, como por eventos aleatorios que ocasionen una mayor heterogeneidad al interior de cada año.

En relación con los roles tróficos, se ha evidenciado una marcada estacionalidad de diferentes recursos (Leigh y Windsor 1996), como es el caso de la hojarasca y la madera, recursos que son más fáciles de degradar en época húmeda por hongos, mientras que en época seca los xilófagos y xilomicetofagos pueden dominar el recurso, generando una fuerte competencia y una dinámica marcada entre estos dos grupos (Bagyaray 1992; Brokaw 1996; Esser y Lieth 1992; Swift y Anderson 1992). En este sentido el rol menos afectado por la precipitación sería el de los depredadores, aunque a nivel general en época seca la mayoría de los roles disminuyen por la falta de una humedad adecuada para llevar a cabo algunas funciones, como en el caso de los coprófagos donde el excremento llega a ser inutilizable (Cambefort y Hanski 1991).

Existe un mayor número de individuos asociados a aquellos recursos que presentan mayor abundancia, por lo que los recursos efímeros en espacio y tiempo, presentan una mayor cantidad de roles pero pocos individuos (Hanski 1990; Hanski y Cambefort 1991). En este sentido podría pensarse que los roles dominantes, que no desaparecen en el tiempo, tienen una mayor importancia para el constante funcionamiento del ecosistema, aunque la desaparición de roles no tan comunes, podría afectar los procesos en una escala temporal a largo plazo.

Aquellos roles tróficos raros o asociados a recursos poco abundantes, tendrían una mayor posibilidad de presentar extinciones locales al ser más susceptibles (Larsen *et al.* 2005), por lo que deberían ser grupos bandera en estrategias de conservación. Algo similar estaría sucediendo con niveles tróficos superiores, los cuales presentan una mayor susceptibilidad a la extinción que grupos basales (Holt 1996). En este sentido debe plantearse el uso de especies funcionales, que aporten información más completa sobre el estado de conservación de un hábitat, ya que es posible que ciertas especies aparezcan o desaparezcan, sin afectar el equilibrio funcional, pero la desaparición de un rol puede ocasionar cambios en el ecosistema. Como propone Didham *et al.* (1998) los depredadores son un grupo que se incrementa con eventos de disturbio, siendo un interesante grupo de monitoreo.

Lineamientos de investigación. Es importante corroborar los resultados con otros grupos megadiversos como himenópteros, donde se puedan establecer roles tróficos semejantes, así como replicar este estudio a diferentes rangos latitudinales donde se comparen los resultados. Se sugiere igualmente el tener unidades de muestreo más específicas en el tiempo, realizando recolecciones mensuales, con el objetivo de verificar si las variaciones entre cada uno de los periodos escogidos obedecen a patrones generales o son eventos puntuales.

Deben seguirse acumulando datos de esta localidad, con el fin de poder detectar cambios a una escala temporal mayor. Otro aspecto que podría tenerse en cuenta es la asignación más específica de los roles tróficos, ya que en algunos grupos es algo general, presentándose variaciones a nivel específico como es el caso de Staphylinidae, Curculionidae y Tenebrionidae, por lo que en un análisis más detallado (morfoespecies, géneros o especies) podrían evidenciarse cambios más sutiles en las dinámicas estacionales.

Se recomienda incluir otros microhabitats no muestreados, que podrían estar albergando otra fauna, especialmente en la época de verano, como es el caso de las bromelias (Paoleiti *et al.* 1991), o del dosel, donde se ha demostrado su importante aporte a la estructura del ensamblaje (Erwin 1983; Watanabe y Ruaysoongnerm 1989, Lowman *et al.* 1996). Igualmente se deberían incluir otras áreas de muestreo como la Chagra, donde las dinámicas estacionales pueden diferir e implementar otros métodos de captura no utilizados.

Anexo 1. Familias de Coleoptera capturadas durante los tres años de muestreo en la comunidad Monifue Amena, Amazonas - Colombia (taxonomía según Arnett *et al.* 2002).

SUBORDEN	SUPERFAMILIA	FAMILIA
Adephaga	Carabaeoidea	Carabidae
		Cicindelidae
Polyphaga	Hydrophiloidea	Hydrophilidae
		Staphylinidae
	Staphylinidae	Leiodidae
		Staphylinidae
	Histeroidea	Histeridae
		Glareidae
	Scarabaeoidea	Melolonthidae
		Passalidae
		Scarabaeidae
		Buprestidae
Buprestoidea	Buprestidae	
	Elateroidea	Cantharidae
Elateroidea	Elateridae	
	Lampyridae	
	Lycidae	
	Bostrichoidea	Anobiidae
Cucujoidea	Dermestidae	
	Aderidae	
Tenebrionoidea	Byturidae	
	Coccinellidae	
	Erotylidae	
	Nitidulidae	
	Phalacridae	
	Meloidae	
Chrysomeloidea	Oedemeridae	
	Tenebrionidae	
	Cerambycidae	
Curculionoidea	Chrysomelidae	
	Brentidae	
	Curculionidae	
		Scolytidae

Finalmente este estudio demuestra que existe una fuerte dinámica estacional en la riqueza de las familias encontradas, lo cual puede estar muy relacionado con la dinámica propia de los recursos o con un mecanismo de dilución de la competencia. A pesar de presentarse esta fuerte dinámica estacional, la estructura de los roles tróficos se mantiene relativamente estable, lo cual está señalando la importancia de la regulación de los mismos con respecto a la funcionalidad de un ecosistema; a pesar de aparecer y desaparecer diferentes familias del ensamblaje, siguen existiendo familias que cumplen con los roles necesarios para mantener esta funcionalidad en el ecosistema.

Agradecimientos

A todos los estudiantes que contribuyeron en el trabajo de campo, durante los tres años de muestreo. A la comunidad indígena Monifue-Amena por la hospitalidad brindada durante la elaboración de los muestreos. A dos revisores anónimos y al editor de la revista por todos sus comentarios y aportes los cuales fueron sumamente valiosos para mejorar la calidad del manuscrito. Este trabajo se realizó bajo el convenio No. 1662, entre CorpoAmazonía, Comunidad Monifue-Amena y Pontificia Universidad Javeriana.

Literatura Citada

- ADIS, J. 1988. Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in central Amazonian inundation forests. *Amazoniana* 7: 87-173.
- ARIAS-DÍAZ, D. M.; REINOSO-FLOREZ, G.; GUEVARA-CARDONA, G.; VILLA-NAVARRO, F. A. 2007. Distribución espacial y temporal de los coleópteros acuáticos en la cuenca del río Coello (Tolima, Colombia). *Caldasia* 29 (1): 177-194.
- ARNETT, R. H.; DOWNIE, N. M.; JAQUES, H. E. 1980. How to know the beetles. 2^a ed. Mc Graw Hill, Boston. 416 p.
- ARNETT Jr., R. H.; THOMAS, M. C. 2000. American beetles. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. Vol. I. Lewis Publishers, London. 464 p.
- ARNETT Jr., R. H.; THOMAS, M. C.; SKELLEY, P. E.; FRANK, J. H. 2002. American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Vol. II. CRC Press, Florida. 861 p.
- BAGYARAY, D. J. 1992. Mycorrhizas, pp. 537-546. En: Lieth, H.; Werger, M. J. A. Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies. Elsevier, New York. 713 p.
- BECK, L. 1972. The influence of annual flooding on population changes of soil arthropods in the central amazon rain forest region. *Pedobiologia* 12: 133-148.
- BLAND, R. G.; JAQUES, H. E. 1978. How to know the insects. 3^a ed. Wm. C. Brown Co., Iowa. 409 p.
- BLOM, P. E.; FLEISCHER, S. J.; SMILOWITZ, Z. 2002. Spatial and temporal dynamics of Colorado Potato Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in fields with perimeter and spatially targeted insecticides. *Environmental Entomology* 31 (1): 149-159.
- BORROR, D. J.; TRIPLEHORN, C. A.; JOHNSON, N. F. 1989. An Introduction to the Study of Insects. 6a ed. Saunders College Publishing, Philadelphia USA. 875 p.
- BOYER, A. G.; SWEARINGEN, R. E.; BLAHA, M. A.; FORTSON, C. T.; GREMILLION, S. K.; OSBORN, K. A.; MORAN, M. D. 2003. Seasonal variation in top-down and bottom-up processes in a grassland arthropod community. *Oecologia* 136: 309-316.
- BROKAW, N. V. L. 1996. Treefalls: frequency, timing, and consequences, pp. 101-108. En: Leight Jr., E. G.; Rand, A. S.; Windsor, D. M. (eds.). The Ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Tropical Research Institution. 503 p.
- BROWN Jr., K. S. 1991. Conservation of neotropical environments: insects as indicators, pp. 449-504. En: Collins, N.; Thomas, J. (eds.). Conservation of insects and their environments. Academic Press, London.

- CAMBEFORT, Y.; HANSKI, I. 1991. Dung beetle population biology, pp. 36-50. En: Hanski, I.; Cambefort, Y. (eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, New Jersey. 481 p.
- CHANDLER, D. S.; WOLDA, H. 1986. Seasonality and diversity of *Caccoplectus*, with a review of the genus and description of a new genus, *Caccoplectinus* (Coleoptera: Pselaphidae) *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 113: 469-524.
- CONNELL, J. H.; SLATYER, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- COSTA LIMA, A. D. 1952. Insetos do Brasil, Coleopteros Tomo 7, 8, 9 y 10. Escola Nacional de Agronomia, Brasil. 1392 p.
- CROUAU-ROY, B.; CROUAU, Y.; FERRE, C. 1992. Dynamic and temporal structure of the troglitic beetle *Speonomus hydrophilus* (Coleoptera: Bathysciinae). *Ecography* 15 (1): 12-18.
- CROWSON, R. A. 1968. The natural classification of the families of Coleoptera. Oxford, England, E.W. Classey. 195 p.
- CROWSON, R. A. 1981. The biology of Coleoptera. London: Academic Press. 802 p.
- DAVIS, D. E. 1945. The annual cycle of plants, mosquitos, birds, and mammals in two brazilian forests. *Ecological Monographs* 15: 243-295.
- DIDHAM, R. K.; LAWTON, J. H.; HAMMOND, P. M.; EGGLETON, P. 1998. Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. *Philosophical Transactions of The Royal Society, London, Biological Sciences* 353 (1367): 437-451.
- DOBZHANSKY, T.; PAVAN, C. 1950. Local and seasonal variations in relative frequencies of species of *Drosophila* in Brazil. *Journal of Animal Ecology* 19: 1-14.
- DUIVENVOORDEN, J. 1996. Patterns of tree species richness in rain forest of the Middle Caquetá Area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica* 28 (2): 142-158.
- ELTON, C. S. 1973. The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *The Journal of Animal Ecology* 42 (1): 55-104.
- ERWIN, T. L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleoptera Bulletin* 36: 74-75.
- ERWIN, T. L. 1983. Beetles and other arthropods of the tropical forest canopies at Manaus, Brasil, sampled with insecticidal fogging techniques, pp. 59-75. En: Sutton, S. L.; Whitmore, T. C., Chadwick, A. C. (eds.). *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- ERWIN, T. L.; SCOTT, J. C. 1981. Seasonal and size patterns, trophic structure, and richness of Coleoptera in the tropical arboreal ecosystems: The fauna of the tree *Luehea seemannii* Triana and Planch in the Canal Zone of Panama. *The Coleopterist Bulletin* 34 (3): 305-322.
- ESCOBAR, S. F.; CHACÓN DE ULLOA, P. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño - Colombia. *Revista de Biología Tropical* 48 (4): 961-975.
- ESSER, G.; LIETH, H. 1992. Decomposition in tropical rain forests compared with other parts of the world, pp. 571-580. En: Lieth, H.; Werger, M. J. A. *Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies*. Elsevier, New York. 713 p.
- FOSTER, R. B. 1996. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island, pp. 151-172. En: Leight Jr., E. G.; Rand, A. S.; Windsor, D. M. (eds.). *The Ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Tropical Research Institution. 503 p.
- FRITH, D.; FRITH, C. 1990. Seasonality of litter invertebrate populations in an Australian upland tropical rain forest. *Biotropica* 22 (2): 181-190.
- GARWOOD, N. C. 1996. Seasonal rhythm of seed germination in a semideciduous tropical forest, pp. 173-185. En: Leight, E. G. Jr.; Rand, A. S.; Windsor, D. M. (eds.). *The Ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Tropical Research Institution. 503 p.
- GASDORF, E. C.; GOODNIGHT, C. J. 1963. Studies on the ecology of soil arachnids. *Ecology* 44: 261-268.
- GÖK, A.; DURÁN, E. 2004. A survey of the subfamily Galerucinae (Coleoptera: Chrysomelidae) of Isparta Province (Turkey), with two new records. *Journal of the Entomological Research Society* 6 (2): 15-24.
- GRUNER, L. 1975. Étude de l'activité des adultes de divers Scarabaeides Antillais au moyen de piégeages lumineux et chimiques. *Annales de Zoologie Ecologie Animale* 7: 399-423.
- HALFFTER, G.; FAVILA, M. E. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) and animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rain forest and modified landscape. *Biology Internacional* 27: 15-21.
- HANSKI, I. 1990. Dung and carrion insects, pp. 127-145. En: Shorrocks, B.; Swingland, I. R. (eds.). *Living in a patchy environment*. Oxford Science Publications, Oxford. 246 p.
- HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. 1991. Resource partitioning, pp. 330-349. En: Hanski, I.; Cambefort, Y. (eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, New Jersey. 481 p.
- HOLT, R. D. 1996. Food webs in space: an island biogeographic perspective, pp. 313-323. En: Polis, G. A.; Winemiller, K. O. (eds.). *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman & Hall, New York.
- HOLT, J.; SPAIN, A. V. 1986. Some biological and chemical changes in a north Queensland soil following replacement of rain forest with *Araucaria cunninghamii* (Coniferae: Araucariaceae). *Journal of Applied Ecology* 23: 227-237.
- HOWDEN, H. F.; NEALIS, V. G. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7 (2): 77-83.
- HUSTON, M. A. 1996. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge. 681 p.
- IRMLER, U. 1979. Abundance fluctuations and habitat changes in soil beetles in central Amazonian inundations forests (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 14: 1-16.
- JANZEN, D. H. 1983. Seasonal changes in abundance of large nocturnal dung-beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos* 41: 274-283.
- JOHNSON, K. H.; VOGT, K. A.; CLARK, H. J.; SCHMITZ, O. J.; VOGT, D. J. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 372-377.
- KLEIN, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central amazonia. *Ecology* 70 (6): 1715-1725.
- KRASNOV, B.; AYAL, Y. 1995. Seasonal changes in darkling beetle communities (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Ramon erosion cirque, Negev Highlands, Israel. *Journal of Arid Environments* 31: 335-347.
- KRASNOV, B.; SHENBROT, G. 1997. Seasonal variation in spatial organization of a darkling beetle (Coleoptera: Tenebrionidae) community. *Environmental Entomology* 26 (2): 178-190.
- KREMEN, C.; COLLWELL, T.; ERWIN, D.; MURPHY, D.; NOSS, R.; SANJAYAN, M. 1993. Terrestrial Arthropod Assemblages: Their use in conservation planning. *Conservation Biology* 7 (4): 796-808.
- LARSEN, T. H.; WILLIAMS, N. M.; KREMEN, C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8: 538-547.
- LAUER, W. 1992. Climate and weather, pp. 7-53. En: Lieth, H.; Werger, M. J. A. *Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies*. Elsevier, New York. 713 p.
- LAWRENCE, J. F.; NEWTON Jr., A. F. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, and references and data on family-group names), pp. 779-1006. En: Pakaluk, J.; Slipinski, S. A. (eds.). *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warsaw, Poland.
- LAWTON, J. H. 1995. Population dynamic principles, pp. 147-163. En: Lawton, J. H.; May, R. M. (eds.). *Extinction rates*. Oxford University Press, Oxford.
- LEIGH Jr., E. G.; LOO DE LAO, S.; CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B.; PEREZ, R. 1996. Barro Colorado island forest dynamics plot, Panama, pp. 451-463. En: Leight, E. G. Jr.; Rand, A. S.; Windsor, D. M. (eds.). *The Ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Tropical Research Institution. 503 p.

- LEIGH Jr., E. G.; WINDSOR, D. M. 1996. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island, pp. 111-122. En: Leight Jr., E. G.; Rand, A. S.; Windsor, D. M. (eds.). The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Tropical Research Institution. 503 p.
- LEVINGS, S.C.; WINDSOR, D.M. 1996. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations, pp. 355-387. En: Leight, E. G. Jr.; Rand, A. S.; Windsor, D. M. (eds.). The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Tropical Research Institution. 503 p.
- LOSOS, E. C. 2004. Habitat specialization and species rarity in forest dynamics plots. Introduction, pp. 103-106. En: Losos, E. C.; Egbert Jr., G. L. (eds.). Tropical forest diversity and dynamism. Findings from a large-scale plot network. The University Chicago Press, Chicago. 645 p.
- LOSOS, E. C.; CTFS WORKING GROUP. 2004. The structure of tropical forests, pp. 69-78. En: Losos, E. C.; Egbert Jr., G. L. (eds.). Tropical forest diversity and dynamism. Findings from a large-scale plot network. The University Chicago Press, Chicago. 645 p.
- LOWMAN, M. D.; WITTMAN, P. K.; MURRAY, D. 1996. Herbivory in a bromeliad of the Peruvian rain forest canopy. Journal of Bromeliad Society 46: 52-55.
- MARTÍN PIERA, F.; FERNÁNDEZ, T. A. 1996. Coleópteros de la Sierra de Chiribiquete. Elytron 10: 23-50.
- MELBOURNE, B. A. 1999. Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: an experimental evaluation. Australian Journal of Ecology 24: 228-239.
- MIKKELSON, G. M. 1993. How do food webs fall apart? A study of changes in trophic structure during relaxation on habitat fragments. Oikos 67: 539-547.
- MONTES DE OCA, E. T.; HALFFTER, G. 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. Tropical Zoology 8: 159-180.
- MORAIS, J. W. 1985. Abundância e distribuição vertical de Arthropoda de solo numa floresta primária não inundada. Dissertação de Mestrado, INPA/FUA, Manaus, Amazonas. 92 p.
- NAEEM, S.; THOMPSON, L. J.; LAWLER, S. P.; LAWTON, J. H.; WOODFIN, R. M. 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. Philosophical Transactions of The Royal Society, London, Biological Sciences 347: 249-262.
- NEW, T. R. 1979. Phenology and relative abundance of Coleoptera on some Australian acacias. Australian Journal of Zoology 27 (1): 9-16.
- PAARMANN, W. 1979. Ideas about the evolution of the various annual, reproduction rhythms in carabid beetles of the different climatic zones, pp. 119-132. En: Den Boer, P. J.; Thiele, H. U.; Weber, F. (eds.). On the evolution of behaviour in carabid beetles. Veenman, Wagen-ingen, Netherlands. 222 p.
- PAARMANN, W. 1982. *Pentacomia egregia* Chaud. (Coleoptera, Cicindelidae), a univoltine species in the Amazonian inundation forest. The Coleopterist Bulletin 36: 183-188.
- PAARMANN, W.; JOACHIM, A.; NIGEL, S.; BURKHARD, G.; STUMPE, P.; STARITZ, B.; BOLTE, H.; KÜPPERS, S.; HOLZKAMP, K.; NIEERS, C.; DA FONSECA, C. R. V. 2001. The structure of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) at fig fruit falls (Moraceae) in a terra firme rain forest near Manaus (Brazil). Journal of Tropical Ecology 17: 549-561
- PAULIAN, R. 1988. Biologie des Coleopteres. Editions Lechevalier, Paris. 719 p.
- PAOLEITI, M. G.; TAYL, R. A. J.; INNER, B. R.; STINNER, D. H.; BENZING, D. H. 1991. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. Journal of Tropical Ecology 7: 373-383.
- PAPP, C. S. 1984. Introduction to North American Beetles. Entomography Publications, Sacramento. 335 p.
- PEARSON, D. 1994. Selection indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. Philosophical Transactions of The Royal Society, London, Biological Sciences 345: 75-79.
- PEARSON, D.; CASSOLA, F. 1992. World-Wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. Conservation Biology 6 (3): 376-391.
- PECK, S. B.; FORSYTH, A. 1982. Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Canadian Journal of Zoology 60: 1624-1634.
- PIMM, S. L. 2002. Food webs. University of Chicago Press, Chicago. 219 p.
- PINHEIRO, F.; DINIZ, I. R.; COELHO, D.; BANDEIRA, M. P. S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. Austral Ecology 27: 132-136.
- PRANCE, G.T. 1992. American tropical forests, pp. 99-132. En: Lieth, H.; Werger, M. J. A. Tropical
- SWIFT, M. J.; ANDERSON, J. M. 1992. Decomposition, pp. 547-569. En: Lieth, H.; Werger, M. J. A. Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies. Elsevier, New York.
- TILMAN, D.; DOWNING, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. Nature 367: 362-365.
- UETZ, G. W.; VAN DER LAAN, K. L.; SUMMERS, G. F.; GIBSON, P. A. K.; GETZ, L. L. 1979. The effects of flooding on floodplain arthropod distribution, abundance and community structure. American Midland Naturalist 101 (2): 286-299.
- VALLEGO, M. I.; SAMPER, C.; MENDOZA, H.; OTERO, J. T. 1996. La Planada forest dynamics plot, Colombia, pp. 517-526. En: Leight Jr., E. G.; Rand, A. S.; Windsor, D. M. (eds.). The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Tropical Research Institution. 503 p.
- WATANABE, H.; RUAYSOONGNERM, S. 1989. Estimation of arboreal arthropod density in a dry evergreen forest in northeastern Thailand. Journal of Tropical Ecology 5 (2): 151-158.
- WATERMAN, P. G.; McKEY, D. 1992. Herbivory and secondary compounds in rain-forest plants, pp. 513-536. En: Lieth, H.; Werger, M. J. A. Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies. Elsevier, New York.
- WHITE, R. E. 1983. Beetles. Peterson Field Guides, Houghton, Boston. 368 p.
- WOLDA, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. The American Naturalist 112 (988): 1017-1045.
- WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: why?. Annual Review of Ecology and Systematics 19: 1-18.
- WOLDA, H.; ESTRIBI, M. 1985. Seasonal distribution of the large sloth beetle *Uroxys gorgon* Arrow (Scarabaeidae, Scarabaeinae) in light-traps in Panama, pp. 319-322. En: Montgomery, G. G. (ed.). The evolution and ecology of armadillos, sloth and vermilinguas (Mammalian, Xenarthra-Edentata. Smithsonian Institute Press, Washington
- YAHIRO, K.; YANO, K. 1997. Ground beetles (Coleoptera: Carabaeoidea) caught by a light trap during ten years. ESAKIA 37: 57-69.
- ZERM, M.; JOACHIM, A. 2001. Spatio-temporal distribution of larval and adult tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) from open areas in Central Amazonian floodplains (Brazil). Studies on Neotropical Fauna and Environment 36 (3): 185-198.

Recibido: 3-nov-2006 • Aceptado: 5-nov-2007