

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Entomofauna asociada a especies de helechos *Pteridium* (Pteridopsida: Dennstaedtiaceae) en el Cerro La Bandera de Los Andes venezolanos

Jorge L. Ávila-Núñez ^{1‡} | Luis D. Otero²

¹Grupo de Química Ecológica, Departamento de Química, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

²Laboratorio de Ecología de Insectos, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Correspondencia

Jorge L. Ávila-Núñez, Grupo de Química Ecológica, Departamento de Química, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
Email: jorgeluisavila@gmail.com

Financiamiento

Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico, Tecnológico y de las Artes (CDCHTA) de la Universidad de Los Andes: Proyecto N° C-1773-12-01-B

Editor Académico

Héctor Jaime Gasca Álvarez

RESUMEN

Se estableció una comparación de las especies que integran las comunidades de insectos asociados a los helechos *Pteridium caudatum* y *P. arachnoideum* en la localidad de Cerro La Bandera, de Los Andes de Venezuela. Se realizaron muestreos semanales, entre junio de 2012 y mayo de 2013, para la colecta manual de insectos, reportando para cada caso los valores de abundancia relativa de las especies/morfotipos observadas. Los valores de riqueza y diversidad de especies de insectos en cada especie de helecho fueron calculados mediante los números de Hill (⁰D, ¹D y ²D), mientras que la similitud en la composición de las comunidades fue evaluada utilizando el coeficiente de similitud de Jaccard (IJ) y un análisis de similitud (ANOSIM). Se registraron 42 y 41 especies de insectos asociadas a *P. caudatum* y *P. arachnoideum*, respectivamente, siendo los órdenes Hymenoptera, Hemiptera, Diptera y Coleoptera los más representativos. Los resultados obtenidos muestran que ambas especies de helechos fueron semejantes en el número y la composición taxonómica (IJ = 0,80) de las especies que albergaban, aunque con diferencias estadísticamente significativas ($R = 0,33$; $p = 0,0001$) en términos de abundancia de los organismos entre las comunidades de insectos asociados a *P. caudatum* (¹D = 29 y ²D = 17) y *P. arachnoideum* (¹D = 25 y ²D = 13). Los valores de abundancia observados para 13 especies de insectos explican un 74,61% de la disimilitud en entre estas comunidades. Se observaron nueve gremios tróficos dentro de las comunidades de insectos, con diferencias significativas ($\chi^2 = 91,81$; $p = 0,001$) entre sus valores de abundancias. Estos resultados contribuyen al conocimiento sobre los niveles de especialización y las características funcionales de las especies en la interacción planta-insecto.

PALABRAS CLAVE

Diversidad de especies, herbivoría, interacción ecológica, plantas tóxicas

Cómo citar este artículo: Ávila-Núñez JL & Otero LD. 2019. Entomofauna asociada a especies de helechos *Pteridium* (Pteridopsida: Dennstaedtiaceae) en el Cerro La Bandera de Los Andes venezolanos. *Ecotrópicos* 31: e0006

INTRODUCCIÓN

El género *Pteridium* (Pteridopsida: Dennstaedtiaceae) comprende un grupo de especies de helechos invasores que poseen un amplio rango de distribución en las regiones templadas y tropicales del mundo (Marrs & Watt, 2006; Vetter, 2009). En Venezuela se encuentran presentes dos de estas especies, *Pteridium caudatum* (L.) Maxon y *P. arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Der *et al.*, 2009; Thomson, 2012), las cuales anteriormente eran consideradas como variedades de *P. aquilinum* (L.) Kuhn (Ortega, 1990). Estas especies se caracterizan por crecer con facilidad en grandes extensiones de áreas intervenidas por la actividad agropecuaria en los principales sistemas montañosos del país, siendo incluso consideradas como especies pioneras que aparecen luego de la afectación por la tala y quema del paisaje (Alonso-Amelot, 1999). Si bien estos helechos se distinguen morfológicamente por sus partes aéreas (frondes), tallos y segmentos foliares (Ortega, 1990; Alonso-Amelot, 1999), los mismos muestran además una importante variación en el contenido de metabolitos secundarios tóxicos que pueden incidir negativamente tanto en la salud humana como animal (Alonso-Amelot & Jaimes-Espinoza, 1995; Alonso-Amelot, 2002; Oliveros-Bastidas *et al.*, 2016).

El rol que tienen estas defensas químicas en la regulación de la herbivoría por insectos ha sido uno de los principales aspectos que ha captado la atención de los investigadores para el estudio del grupo *Pteridium* (Cooper-Driver *et al.*, 1977; Tempel, 1981; Jones, 1983). Algunos autores han sugerido que los individuos de *Pteridium* spp. tienden a ser menos atacados por insectos fitófagos en comparación con las angiospermas (Tempel, 1981; Oldenkamp *et al.*, 2011), principalmente debido al arsenal de metabolitos secundarios tóxicos (ej., ptaquilósidos, glicósidos cianogénicos, taninos y fenólicos) que estos helechos poseen (Lawton, 1976; Cooper-Driver *et al.*, 1977; Alonso-Amelot *et al.*, 2004; Calcagno *et al.*, 2004; Oliveros-Bastidas & Alonso-Amelot, 2010). Por ello, estas especies han sido empleadas como modelo de estudio para investigar los factores que determinan la estructura de las comunidades de insectos herbívoros y colonizadores (Lawton, 1984; Lawton *et al.*, 1987; Lawton & Gaston, 1989). De hecho, el estudio comparativo de la entomofauna que coloniza a *Pteridium* spp., considerando diversas zonas geográficas, ha permitido el reconocimiento de diferentes ensamblajes en términos de composición de especies, gremios tróficos y ocupación de nicho (Lawton, 1976; Kirk,

1982; Winterbourn, 1987; Shuter & Westoby, 1992; Lawton, 1993).

No obstante, a pesar de los avances en la comprensión de la ecotoxicología de estos helechos tipo maleza, los estudios descriptivos de las interacciones entre *Pteridium* spp. e insectos herbívoros en el Neotrópico siguen siendo escasos. En una primera investigación realizada en Los Andes venezolanos, Salinas & Ortega (1990) elaboraron una lista de los artrópodos recolectados sobre *P. aquilinum*, sin embargo este estudio no mostró ninguna información en referencia a la herbivoría u otro tipo de interacción dentro de las comunidades observadas. Martins *et al.* (1995) realizaron un estudio preliminar de los insectos fitófagos de estos helechos en varias localidades de Brasil, estableciendo mediante las comparaciones de las listas de las especies de insectos observadas, que la riqueza de estos organismos no fue diferente a la reportada para localidades en regiones templadas. Recientemente, Ávila-Núñez *et al.* (2007) describieron aspectos sobre la historia natural de *Aneugmenus merida* Smith, 2005 (Hymenoptera: Tenthredinidae) criándose sobre *P. caudatum* y *P. arachnoideum*, a la vez que se reportó la herbivoría de *Bolax palliata* Burmeister, 1844 (Coleoptera: Scarabaeidae) sobre *P. arachnoideum* (Ávila-Núñez *et al.*, 2008) y la presencia de hormigas como visitantes más frecuentes atraídas por los nectarios de los cayados de *P. caudatum* (Ávila-Núñez & Otero, 2013).

En este sentido, y con la finalidad de contribuir al conocimiento ecológico de los ensamblajes de insectos asociados a especies de los helechos de maleza *Pteridium* spp., en el presente trabajo se estableció una comparación en términos de riqueza taxonómica, estructura y gremios tróficos (Schowalter, 2016), de las especies que integran las comunidades de insectos asociados a los helechos *P. caudatum* y *P. arachnoideum* en la localidad de Cerro La Bandera en Los Andes venezolanos.

MÉTODOS

Área de estudio y características ecológicas de las plantas.-

Aunque *P. caudatum* se distribuye con mayor abundancia entre los 600 y 2.000 msnm, y *P. arachnoideum* ocurre preferentemente entre 1.800 y 3.000 msnm, es importante resaltar la existencia de zonas de simpatria geográficas entre estas dos especies (Alonso-Amelot, 1999). Las parcelas de estudio (Fig. 1) se encuentran localizadas en el sector El Tanque, en Cerro La

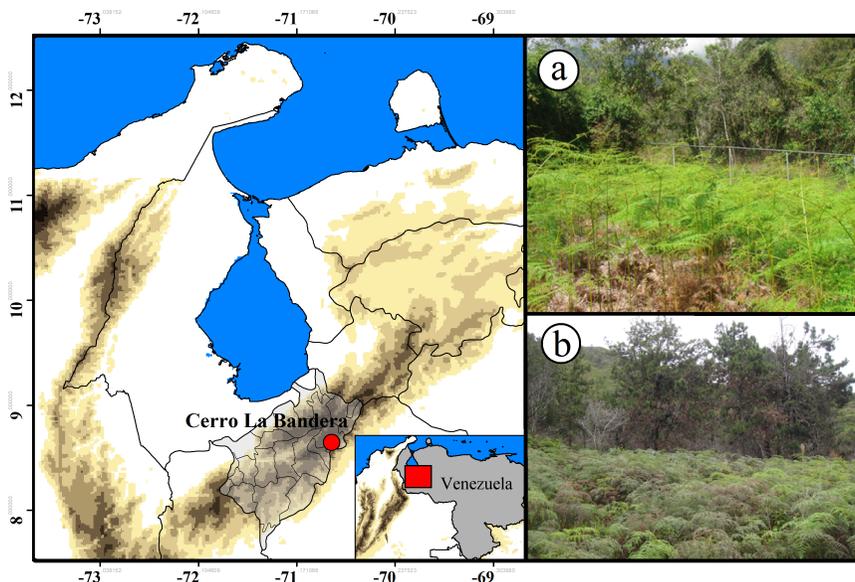


FIGURA 1 Ubicación geográfica relativa de la localidad de Cerro La Bandera, al norte de la ciudad de Mérida, estado Mérida, en Los Andes de Venezuela. Letras en la figura corresponden a las parcelas de helechos de *Pteridium caudatum* (a) y *P. arachnoideum* (b) muestreadas durante la realización de este estudio.

La Bandera (8°38'4" N - 71°09'15" O), al norte de la ciudad de Mérida, Venezuela, a una altitud de 1.980 msnm. La vegetación de la zona se caracteriza por fragmentos de bosque en estados de sucesión secundaria y está compuesta por especies herbáceas mezcladas con arbustos y árboles, incluyendo representantes de las familias Dennstaedtiaceae (*Pteridium* spp.), Fabaceae (*Chamaecrista* sp. y *Acacia* sp.), Clusiaceae (*Clusia* sp.), Rosaceae (*Rubus* spp.), Myrtaceae (*Psidium* sp.), Melastomataceae (*Monochaetum* sp.), y Poaceae (*Pennisetum purpureum* Schumach y *Melinis minutiflora* P. Beauv). La precipitación y temperatura promedio anual es de 2.000 mm y 16 °C, respectivamente, con un régimen bimodal de lluvias, el cual presenta dos períodos (abril–julio y septiembre–noviembre) de máximas precipitaciones (Aranguren *et al.*, 2012).

Pteridium caudatum y *P. arachnoideum* crecen durante todo el año en el área de estudio formando conglomerados casi siempre monoespecíficos (Alonso-Amelot & Rodulfo-Baechler, 1996). No obstante, estas especies se distinguen morfológicamente debido a que las frondes de *P. caudatum* son de tamaño menor (0,9–1,10 m de altura), sus tallos son lisos y los seg-

mentos foliares poseen lóbulos muy poco diferenciados en su base; mientras que *P. arachnoideum* presenta un tamaño mayor de 1,6 m de altura, con tallos ásperos y pilosos, y sus lóbulos se localizan libres alternando con la mayoría de los segmentos terminales. Se ha encontrado que *P. arachnoideum* crece más densamente (aprox. 5 frondes/m² vs. 1,6 frondes/m² en *P. caudatum*), desarrolla mayor biomasa aérea y subterránea (alrededor de 852 g/m² vs. 192 g/m² en *P. caudatum*) y emplea más tiempo para alcanzar la madurez (72 días vs. 44 días en *P. caudatum*) (Alonso-Amelot & Rodulfo-Baechler, 1996).

Registro de datos y de las especies de insectos.— Para la obtención del listado de especies de insectos, se realizaron 45 muestreos semanales, desde junio de 2012 hasta mayo de 2013, en dos parcelas previamente delimitadas donde crecían conglomerados de *P. caudatum* (aprox. 200 m²) y *P. arachnoideum* (aprox. 150 m²). Estas dos parcelas estuvieron separadas entre sí por una distancia aproximada de 100 m. En cada muestreo se realizaron, entre las 8:00 y 11:00 h, recorridos aleatorios en forma de zigzag (Naranjo, 2008; Barrios *et al.*, 2012) regis-

trando y recolectando las formas inmaduras y los adultos de los insectos presentes en las frondes. Para cada parcela de muestreo el esfuerzo de captura de individuos total fue de 135 h/hombre.

Los insectos fueron capturados con pinzas, pinceles o una malla entomológica y posteriormente se transfirieron a pequeños envases plásticos (de 25 ml de capacidad). Todos los ejemplares colectados fueron trasladados al Laboratorio de Química Ecológica del Departamento de Química, localizado en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes (ULA), estado Mérida. En el laboratorio los individuos adultos fueron preservados en alcohol al 75% para así posteriormente ser identificados y depositados en la colección museística del Laboratorio de Ecología de Insectos del Departamento de Biología de la ULA. Para la identificación de las especies se utilizaron las claves taxonómicas de Triplehorn & Johnson (2005), con ayuda de taxónomos especialistas (ver Agradecimientos).

Por otra parte, los ejemplares inmaduros herbívoros fueron colocados en envases de cría de un litro de capacidad, los cuales contenían una sección de fronde de *Pteridium* sp. insertada en un pequeño vial de 25 ml con agua. Los especímenes depredadores fueron mantenidos en un medio semejante al previamente descrito, suministrando para este caso las presas necesarias —de acuerdo a las observaciones de dieta realizadas en campo— para su desarrollo. Adicionalmente, el registro de los individuos parasitoides fue realizado a partir de su emergencia de los hospedadores que se desarrollaron en el laboratorio. Para todos los casos, los especímenes obtenidos fueron conservados y posteriormente identificados taxonómicamente utilizando el mismo procedimiento previamente descrito.

Análisis de los datos.— Los análisis de abundancia relativa y riqueza específica de las especies fueron realizados considerando como especies asociadas a *Pteridium* spp. únicamente a aquellas recolectadas en al menos tres muestreos (Shuter & Westoby, 1992). No obstante, se determinó el número de especies registradas solo una (*singletons*) y dos veces (*doubletons*) a fin de estimar la aparición de especies raras en el muestreo (Gómez-Anaya *et al.*, 2014). La efectividad del esfuerzo de muestreo realizado fue evaluada mediante curvas de acumulación de especies utilizando los estimadores no paramétricos ACE y Chao1 (Gotelli & Colwell, 2011; Barrios *et al.*, 2012; Chao & Jost, 2012) en el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2013). Adicionalmente, se construyeron curvas de

rarefacción (Gotelli & Colwell, 2011; Colwell *et al.*, 2012) en el programa PAST 3.11 (Hammer *et al.*, 2001) para evaluar si la diferencia observada entre la riqueza de especies en las parcelas corresponde a un efecto del número de individuos recolectados en cada una de ellas (Gotelli & Colwell, 2011).

Todas las especies reportadas fueron clasificadas en los cuatro principales niveles tróficos conocidos: herbívoro, depredador, parasitoide y saprófago (Price *et al.*, 2011). La ubicación de las especies en los tres primeros niveles se hizo con base en el tipo de alimentación observada en el campo, mientras que para el caso de los saprófagos la clasificación dentro de esta categoría estuvo basada en los hábitos alimentarios reportados en la literatura (Gaimari & Silva, 2010; Pape & Dahlem, 2010). Adicionalmente, considerando lo propuesto por Lawton (1984), en este estudio el grupo de los herbívoros (que incluye todas aquellas especies consumidoras de tejidos vegetales) fue subdividido en nectarívoros, masticadores, succionadores, minadores, inductores de agallas y afídicolos.

Por otra parte, considerando que las diferencias reportadas en los patrones morfológicos, de crecimiento y composición química entre las especies de helechos aquí estudiadas pudieran afectar la estructura de las comunidades de insectos colonizadores, para estimar los valores de diversidad de especies de insectos en cada comunidad se utilizó como medida la diversidad efectiva (qD) representada por los números de Hill de orden q (Moreno *et al.*, 2011; Jost & González-Oreja, 2012; Chao *et al.*, 2014), definidos por la fórmula:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^s p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}}$$

El uso de este parámetro como método para estimar la diversidad en el estudio fue debido a la facilidad de interpretar su medición y sus unidades (especies), así como a la posibilidad de modular la sensibilidad del parámetro a la presencia de especies con abundancia baja o media (Jost, 2006; Jost & González-Oreja, 2012; De la Mora-Estrada *et al.*, 2017). Adicionalmente, se construyeron curvas de rarefacción/extrapolación con relación al número de individuos colectados con la finalidad de comparar las diversidades de especies obtenidas en los números de Hill y estimar el número de especies que se habría encontrado al coleccionar más individuos o realizado un mayor número de muestras (Colwell *et al.*, 2012). Este

análisis fue realizado en el programa iNEXT (disponible en: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/>) mediante el método de remuestreo para 1D y 2D (Chao *et al.*, 2014) y un intervalo de confianza de 95% (Colwell *et al.*, 2012).

La similitud en la composición de especies de insectos entre los helechos fue evaluada mediante el coeficiente de similitud de Jaccard (Jost *et al.*, 2011). Además, se implementó un análisis de similitud (ANOSIM) a fin de evaluar la existencia de diferencias estadísticamente significativas en términos de abundancia de especies de insectos entre las comunidades observadas en *P. caudatum* y *P. arachnoideum* (Clarke, 1993; Clarke *et al.*, 2014). Posteriormente, utilizando el programa PRIMER 6 (Gorley & Clarke, 2006), se realizó un análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) basado en el coeficiente de Bray-Curtis a fin de identificar —mediante el promedio de las diferencias en las abundancias entre los individuos— aquellas especies que contribuyen a separar las comunidades analizadas (Clarke *et al.*, 2014). Finalmente, la existencia de diferencias significativas entre los valores de abundancia relativa por gremios tróficos para las comunidades de insectos analizadas fue evaluada mediante una prueba estadística de Chi-cuadrado (Chernoff & Lehmann, 2012) en el programa SPSS v.20 (IBM Corp., 2011).

RESULTADOS

Riqueza, abundancia y composición de especies.— Un total de 1.650 individuos fueron recolectados durante el período de estudio considerando ambas parcelas de conglomerados de *P. caudatum* (n = 940 individuos) y *P. arachnoideum* (n = 710 individuos). En *P. caudatum* fueron reportadas un total de 83 especies/morfotipos, mientras que en el caso de *P. arachnoideum* se reportaron 79 especies/morfotipos. Para ambos casos, las curvas de acumulación (Fig. 2) y enrarecimiento de especies (Fig. 3) mostraron que las asíntotas fueron alcanzadas a partir del muestreo número 35 y, de acuerdo a los estimadores de riqueza Chao1 y ACE, con el esfuerzo de muestreo realizado se registró el 100% de las especies esperadas tanto en *P. caudatum* como en *P. arachnoideum*. De hecho, los intervalos de confianza reducidos indicaron que la mayoría de las especies raras (es decir, *singletons* y *doubletons*) fueron encontradas durante los primeros 25 muestreos del estudio para ambos casos (Fig. 2).

El listado taxonómico de las especies/morfotipos reportados en al menos tres muestreos se encuentra detallado en la Tabla 1. Para este caso, se reportó la presencia de 42 es-

pecies/morfotipos, correspondientes a nueve órdenes, 26 familias y 41 géneros en *P. caudatum*, mientras que para el caso de *P. arachnoideum* se reportaron 41 especies/morfotipos incluidas en nueve órdenes, 26 familias y 40 géneros. En este sentido, se estimó que más de la mitad de los taxones reportados para ambas especies de helechos (50,6% en *P. caudatum* y 51,9% *P. arachnoideum*) corresponden a especies transitorias dentro de las comunidades de insectos. Además, las curvas de rarefacción obtenidas (Fig. 2) mostraron que los valores de 0D de las dos comunidades no fueron significativamente diferentes entre sí dentro del intervalo de confianza del 95%. En general, los órdenes Hymenoptera, Hemiptera, Diptera, Heteroptera y Coleoptera fueron los grupos más importantes en número de individuos y riqueza de especies para ambos helechos de *Pteridium* (Tabla 1). Los grupos minoritarios reportados incluyeron miembros de los órdenes Lepidoptera, Orthoptera, Neuroptera, Thysanoptera y Phasmatodea (no observados en *P. arachnoideum*).

La diversidad observada para las especies de insectos mostró diferencias estadísticamente significativas entre los helechos (Fig. 3), siendo más diversa la comunidad en *P. arachnoideum* (${}^1D = 29$ y ${}^2D = 17$ especies efectivas), en comparación a la de *P. caudatum* (${}^1D = 25$ y ${}^2D = 13$ especies efectivas). Las curvas de rarefacción/extrapolación sugieren que estas diversidades en las comunidades podrían mantener sus diferencias aun con un incremento del esfuerzo de captura.

Se observó que las dos comunidades de insectos asociados a *Pteridium* spp. compartieron 37 especies, con un índice de similitud de 0,80. Solo cuatro especies de insectos fueron reportadas como exclusivas de *P. caudatum*, mientras que solo cinco fueron exclusivas a *P. arachnoideum*. Todas estas especies exclusivas mostraron valores de abundancia relativa menores al 1%. No obstante, la prueba de ANOSIM muestra que existen diferencias estadísticamente significativas ($R = 0,33$; $p = 0,0001$) entre las comunidades en términos de la composición y valores de abundancia de sus especies. Se observó que los grupos Hymenoptera y Hemiptera aportaron más del 50% de los insectos colectados en *P. caudatum*, mientras que Hymenoptera y Diptera fueron los taxones que contribuyeron en mayor proporción (más del 60%) para el caso de *P. arachnoideum*.

Los resultados del análisis SIMPER mostraron que en total 13 de las especies asociadas a *Pteridium* explican el 74,61% de la disimilitud en la abundancia entre ambas comunidades (Tabla 1). En el caso particular de las especies de insectos más

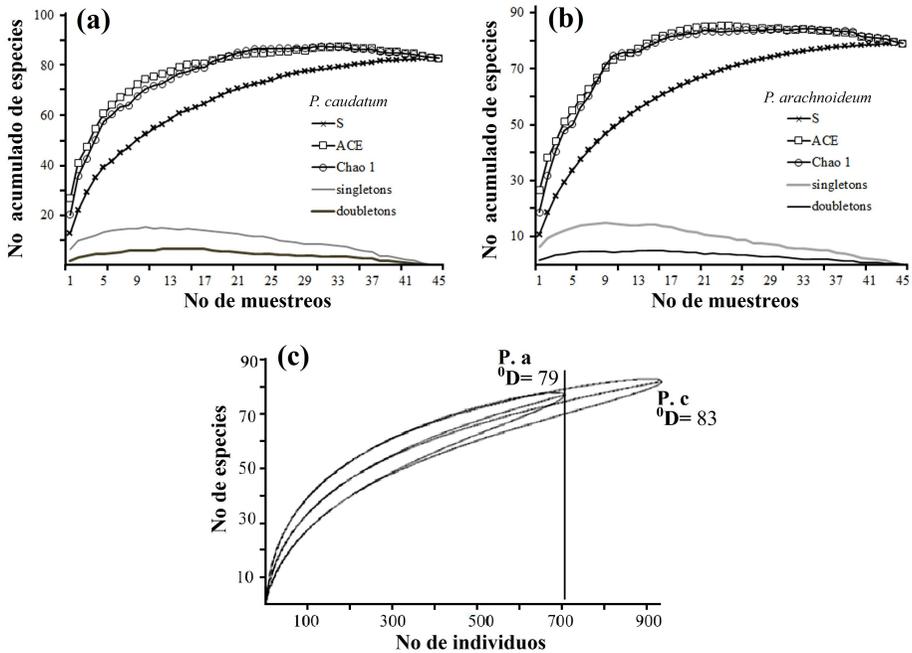


FIGURA 2 Curvas de acumulación de especies de la riqueza observada y esperada para la entomofauna asociada a los helechos *Pteridium caudatum* y *P. arachnoideum* en el Cerro La Bandera, estado Mérida, Venezuela. **(a-b)** Valores de riqueza observada (S) y esperada (incluyendo el número de especies raras) para cada especie de helecho con base en los estimadores ecológicos de Chao1 y ACE; **(c)** Curva de rarefacción indicando los intervalos de confianza del 95% y los valores de diversidad de especies cuando $q=0$ (0D) para las comunidades de insectos en *P. caudatum* (P. c) y *P. arachnoideum* (P. a).

abundantes dentro de estos dos helechos se observó que, a pesar de ser registradas en ambos helechos durante casi todo el año del período de estudio, algunas presentaron diferencias en el número de registros entre los meses de muestreo (Fig. 4), tal como fue el caso de *Exoceras* sp. y *H. glabratus*. Estas especies fueron observadas en mayor proporción durante los muestreos realizados entre los meses de junio y octubre.

Descripción de los gremios tróficos.- Se reportaron nueve diferentes gremios tróficos dentro de las comunidades de insectos observadas en los helechos, siendo el grupo de los masticadores, los succionadores, los nectarívoros y los depredadores los más abundantes (en conjunto representan más del 60% de los individuos) entre las comunidades. Exceptuando a los nectarívoros, se reportaron 24 especies de insectos herbívoros alimentándose de *Pteridium* spp. (Tabla 1).

Se observaron diferencias significativas ($\chi^2 = 91,81$; $p = 0,001$) entre las abundancias por gremios tróficos de las es-

pecies de los ensambles de insectos observados entre los helechos. Los organismos succionadores de la especie *P. caudatum* y los organismos nectarívoros de la especie *P. arachnoideum* fueron los grupos que mostraron el mayor porcentaje de abundancia relativa (26,3% y 25,2%, respectivamente) durante el estudio. Adicionalmente, se observó el fenómeno de trofobiosis involucrando al áfido *M. cyatheae* atendido por hormigas y por simúlidos.

DISCUSIÓN

Los valores obtenidos en las curvas de acumulación de especies de insectos en ambos helechos muestran que el esfuerzo de muestreo aquí aplicado fue suficientemente representativo de la diversidad de insectos para ambos casos. La disminución en los valores de las especies raras (*singletons* y *doubletons*) mostrada en las curvas sugieren que es poco probable el registro de nue-

TABLA 1 Listado taxonómico de las especies/morfotipos de insectos asociados a los helechos *Pteridium caudatum* y *Pteridium arachnoideum*, reportados en al menos tres muestreos durante el período de junio de 2012 a mayo de 2013 en el Cerro La Bandera, estado Mérida, Venezuela. Para cada especie/morfotipo se reporta el gremio trófico y los valores de abundancia relativa (AR). Adicionalmente, se señalan los valores de contribución al promedio de disimilitud de Bray-Curtis (δ) obtenidos en el análisis SIMPER. Los valores en negritas resaltan los 13 taxones más abundantes, los cuales explican el 74,61% de la disimilitud en las abundancias, entre estas comunidades de insectos.

Niveles taxonómicos	Grupo trófico	AR (%) en <i>P. caudatum</i>	AR (%) en <i>P. arachnoideum</i>	δ (%)
HYMENOPTERA				
Tenthredinidae				
<i>Aneugmenus merida</i>	Herbívoro-Masticador	7,10	3,37	5,15
Formicidae				
<i>Brachymyrmex</i> sp.	Nectarívoro	5,35	2,57	4,06
<i>Pheidole radoszkowskii</i>	Nectarívoro-Afidícola	10,59	2,89	6,25
<i>Camponotus rufipes</i>	Nectarívoro	1,00	6,74	4,43
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	Depredador	0,37	1,12	1,10
<i>Crematogaster</i> sp.	Nectarívoro	2,49	11,56	5,72
<i>Linepithema</i> sp.	Nectarívoro	0,37	0,64	0,83
<i>Solenopsis geminata</i>	Nectarívoro	0,62	0,80	0,94
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	Depredador	0,37	0,48	0,77
Braconidae				
<i>Aphidius</i> sp.	Parasitoide	0,37	0,80	0,82
<i>Cotesia</i> sp.	Parasitoide	0,62	0,48	0,90
Pteromalidae				
Morfo sp.1	Parasitoide	0,37	0,48	0,77
HEMIPTERA				
Issidae				
<i>Thionia onerata</i>	Herbívoro-Succionador	1,12	1,77	2,03
Delphacidae				
<i>Columbiana</i> sp.	Herbívoro-Succionador	1,49	2,36	2,57
<i>Tagasodes</i> sp.	Herbívoro-Succionador	1,00	1,44	1,57
Aphididae				
<i>Macrosiphum cyatheae</i>	Herbívoro-Succionador	14,07	3,53	7,01
<i>Aphis nerii</i>	Herbívoro-Succionador	0,75	0,48	0,89
Cicadellidae				
<i>Oncometopia parallela</i>	Herbívoro-Succionador	4,36	4,17	4,04
<i>Borogonalia impresifrons</i>	Herbívoro-Succionador	1,25	1,12	1,77
<i>Coronigoniella</i> sp.	Herbívoro-Succionador	0,37	1,44	1,05
Psyllidae				
Morfo sp.1	Herbívoro-Succionador	1,00	0,80	1,47

Tabla 1 : Continuación.

Clastopteridae				
<i>Clastoptera</i> sp.	Herbívoro-Succionador	-	0,48	0,36
Membracidae				
<i>Stictocephala</i> sp.	Herbívoro-Succionador	0,87	-	0,78
HETEROPTERA				
Miridae				
<i>Hyaliodes glabratus</i>	Depredador	7,35	13,16	5,92
Reduviidae				
<i>Zelus</i> sp.	Depredador	2,12	0,64	2,14
<i>Heniartes stali</i>	Depredador	0,37	0,80	0,99
COLEOPTERA				
Chrysomelidae				
<i>Exoceras</i> sp.	Herbívoro-Masticador	5,98	0,64	3,77
Scarabaeidae				
<i>Bolax palliata</i>	Herbívoro-Masticador	-	1,28	0,92
Coccinellidae				
<i>Cycloneda</i> sp.	Depredador	0,37	0,80	0,81
DIPTERA				
Sarcophagidae				
Morfo sp.1	Saprófago	3,11	6,58	4,05
Chloropidae				
<i>Tricimba</i> sp.	Herbívoro-Inductor de agallas	3,24	9,79	4,94
Morfo sp.1	Herbívoro-Minador	0,62	0,64	5,83
Agromyzidae				
<i>Phytoliriomyza</i> sp.	Herbívoro-Minador	11,71	6,10	5,83
Lauxaniidae				
<i>Minettia</i> sp.	Saprófago	0,75	1,28	1,36
Syrphidae				
<i>Toxomerus</i> sp.	Depredador	1,37	2,73	2,62
Simuliidae				
<i>Simulium</i> sp.	Afidícola	1,00	0,80	1,34
LEPIDOPTERA				
Geometridae				
<i>Eupithecia</i> sp.	Herbívoro-Masticador	0,87	-	0,90
<i>Physocleora</i> sp.	Herbívoro-Masticador	0,37	-	0,46
Erebidae				
<i>Bertholdia albipuncta</i>	Herbívoro-Masticador	-	0,48	0,40

Tabla 1 : Continuación.

ORTHOPTERA					
Acrididae					
<i>Timotes malleatus</i>	Herbívoro-Masticador	1,25	0,80	1,19	
<i>Schistocerca</i> sp.	Herbívoro-Masticador	0,87	1,12	1,44	
Tettigoniidae					
<i>Conocephalus</i> sp.	Herbívoro-Masticador	1,12	0,80	1,43	
THYSANOPTERA					
Phaetotripidae					
<i>Morfo</i> sp.1	Herbívoro-Masticador	-	1,12	0,71	
NEUROPTERA					
Coniopterygidae					
<i>Coniopterys</i> sp.	Depredador	0,37	-	0,51	
Hemerobiidae					
<i>Hemerobius</i> cf. <i>bolivari</i>	Depredador	0,37	0,64	1,01	
PHASMATODEA					
Diapheromeridae.					
<i>Nanolibethra</i> sp.	Herbívoro-Masticador	0,87	-	1,14	

vas especies a los ensamblajes descritos, aún con un incremento en el esfuerzo de muestreo (Gotelli & Colwell, 2011; Barrios *et al.*, 2012). En este sentido, las diferencias observadas entre los grupos taxonómicos reportados por trabajos previos (Tabla 2) y este estudio sobre la riqueza de especies colonizando *Pteridium* en el Neotrópico (Salinas & Ortega, 1990; Shuter & Westoby, 1992; Agarwal *et al.*, 2018; Halarewicz, 2009; Roos *et al.*, 2010), pueden ser explicadas por las diferencias en los métodos y esfuerzos de muestreo realizados. Muchos de estos estudios han sido realizados tomando en cuenta únicamente las especies herbívoras e incluso en áreas diez veces mayores en extensión (Lawton, 1976; Lawton *et al.*, 1987; Lawton, 1984; Lawton & Gaston, 1989; Avila-Núñez *et al.*, 2007).

Si bien se observó un alto índice de similitud entre las especies de insectos compartidas entre *P. caudatum* y *P. arachnoideum*, los análisis estadísticos muestran que en términos de estructura y abundancia de especies las comunidades de estos helechos tienden a ser diferentes. Los valores observados con los números de Hill mostraron que los ensamblajes tienen identidades taxonómicas semejantes pero que éstas difieren en los valores de abundancia de sus especies (Jost & González-Oreja, 2012; Chao *et al.*, 2014). El alto porcentaje de disimilitud ex-

plicado por 13 especies (Tabla 1) y las diferencias observadas entre las abundancias de organismos por gremios tróficos, concuerdan con la idea de que entre las especies de plantas los ensamblajes colonizadores de insectos tienden a diferir en composición de especies, gremios tróficos participantes e incluso por la ocupación de nicho de las especies (Marrs & Watt, 2006; Price *et al.*, 2011; Jones *et al.*, 2011; Chao *et al.*, 2014).

Se ha señalado que las comunidades de insectos que colonizan plantas nocivas se caracterizan por estar conformadas por herbívoros especialistas que colonizan un número reducido de especies hospedadoras relacionadas taxonómicamente (Becerra, 2015). En los resultados se observó que del grupo de especies dominantes detectado en ambas comunidades, cinco de ellas correspondieron a herbívoros chupadores y masticadores que ocupaban los tejidos foliares y el raquis para alimentarse (Tabla 1). La capacidad que tienen estas especies de consumir una dieta cuya química es diversa en la composición y contenido de metabolitos secundarios tóxicos sugiere que tales insectos poseen mecanismos fisiológicos y/o de comportamiento para hacerle frente a estas defensas químicas (Alonso-Amelot *et al.*, 2004; Calcagno *et al.*, 2004; Oliveros-Bastidas & Alonso-Amelot, 2010; Agarwal *et al.*, 2018).

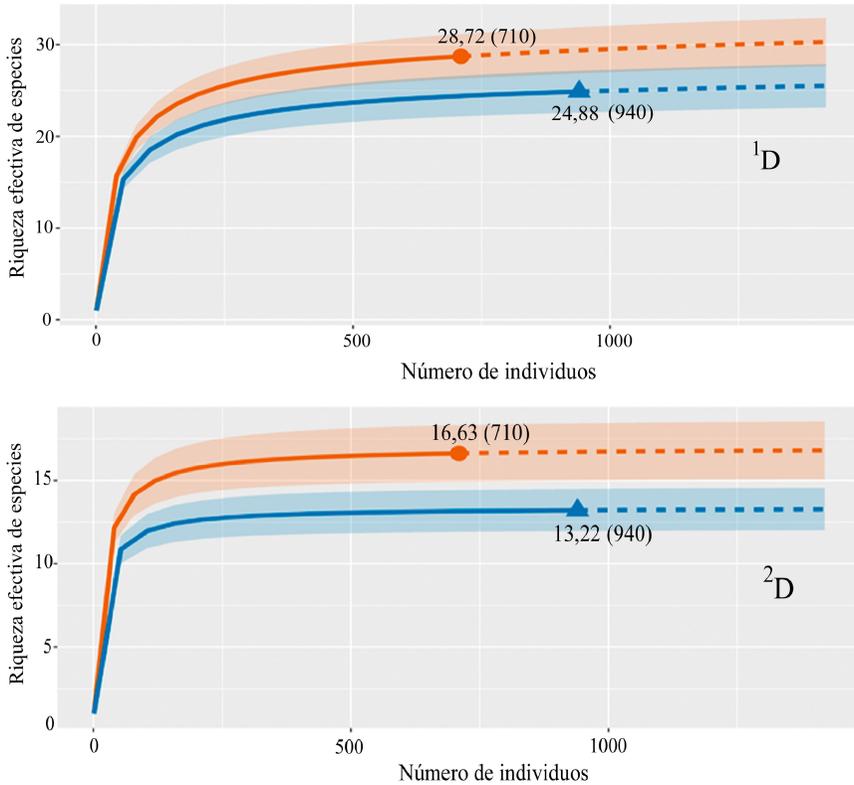


FIGURA 3 Curvas de rarefacción (línea continua) y extrapolación (línea segmentada) de la diversidad de especies de insectos registradas sobre los helechos *Pteridium caudatum* (curva azul) y *Pteridium arachnoideum* (curva naranja) basadas en los números de Hill: 1D : exponente de la diversidad Shannon, 2D : inverso del índice de diversidad de Simpson. Para cada caso se reportan los valores de 1D y 2D calculados para cada especie de helecho indicando (entre paréntesis) el tamaño de muestra utilizado. Las áreas sombreadas en cada curva estimada señalan los intervalos de confianza del 95%.

En el presente estudio se destacó la presencia por primera vez en el Neotrópico de diferentes taxones tales como *Phytoliriomyza* sp. (Agromyzidae), *Tricimba* sp. (Chloropidae), *Hyaliodes glabratus* (Miridae) y *Exoceras* sp. (Chrysomelidae) colonizando a helechos *Pteridium* spp. (Tabla 1). Estos grupos han sido previamente reportados en estudios a lo largo de Europa y Estados Unidos (Jensen & Holman, 2000; Marrs & Watt, 2006; Halarewicz, 2009; Paradell *et al.*, 2012). En el caso particular de *Exoceras* sp., es importante resaltar que si bien en Venezuela se han reportado cuatro especies del género, los individuos observados en este estudio no corresponden a ninguna de éstas, por lo cual su observación durante el estudio representa el primer registro del género para la cordillera andina

venezolana y el país (Bechyné, 1997; Nadein, 2012).

Las hormigas *Pheidole radoszkowskii*, *Brachymyrmex* sp., *Crematogaster* sp. y *Camponotus rufipes* constituyeron otro grupo de herbívoros frecuentemente recolectados en el estudio (Tabla 1), usando los nectarios de las plantas para alimentarse de los líquidos azucarados que estas estructuras secretan. Esta interacción *Pteridium*-hormigas ha sido señalada previamente por otros autores (Douglas, 1983; Lawton & Heads, 1984; Tempel, 1983). Varios estudios definen esta interacción como de tipo mutualista, en las que el helecho suministra a las hormigas alimento a través de los nectarios mientras que las hormigas aportan protección contra la herbivoría (Douglas, 1983; Heads & Lawton, 1985). Considerando que la competencia juega un

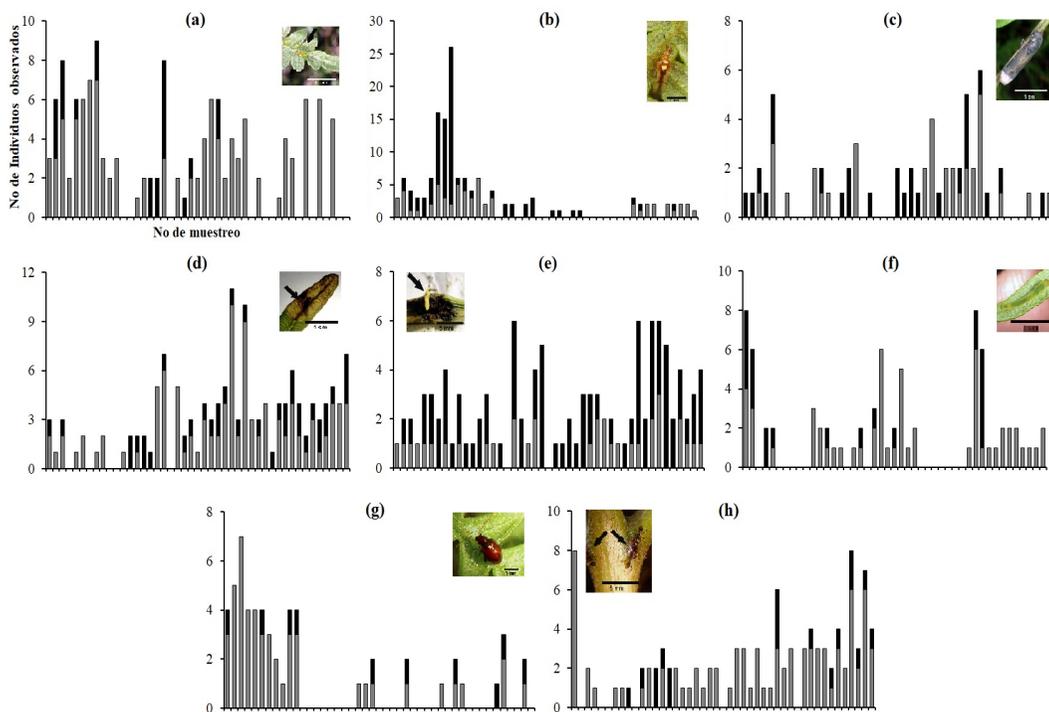


FIGURA 4 Abundancia absoluta e imágenes representativas de las especies de insectos más comúnmente observadas en *Pteridium caudatum* (barras grises) y *P. arachnoideum* (barras negras) durante el período de junio de 2012 a mayo de 2013 en el Cerro La Bandera, estado Mérida, Venezuela: (a) *Macrosiphum cyathae*; (b) *Hyaliodos glabratus*; (c) *Oncometopia parallela*; (d) *Phytoliriomyza* sp.; (e) *Tricimba* sp.; (f) *Aneugmenus merida*; (g) *Exoceras* sp.; (h) *Pheidole radoszkowskii*.

papel importante en la estructuración de los ensambles, la dominancia ecológica de *P. radoszkowskii* y *Crematogaster* sp. en este estudio puede ser explicada por la disponibilidad de alimento para las especies (Parr & Gibb, 2010; Sales *et al.*, 2014).

Dado que la abundancia de las especies fue el parámetro que determinó la disimilitud entre las comunidades estudiadas, corresponde analizar los posibles factores que pudieran ayudar a entender este resultado. En este sentido, la arquitectura de la planta hospedera, los patrones de crecimiento y la química defensiva, influyen en la abundancia de los insectos herbívoros (Richards *et al.*, 2015). Por ejemplo, aun cuando *P. caudatum* desarrolla una menor biomasa aérea que *P. arachnoideum*, presenta un crecimiento más acelerado, por lo que ofrecería tempranamente el tejido foliar que necesitan para alimentarse y desarrollarse herbívoros frecuentemente encontrados como

Phytoliriomyza sp. y *M. cyathae*. En contraste, el crecimiento más lento de *P. arachnoideum* lo haría potencialmente más susceptible a ser colonizado por el formador de agallas *Tricimba* sp., el cual requiere de los tejidos blandos de las frondes en crecimiento (Wheeler, 2010; Agarwal *et al.*, 2018). En este sentido, el que algunas especies de insectos se encuentren en mayor abundancia sobre un taxón de helecho que en la otra, pudiera reflejar diferencias en la fenología, la dinámica de las relaciones presa-depredador, la química defensiva o la calidad nutricional de los recursos explotados. Por ello, resulta importante continuar con estudios que permitan comprender el posible rol regulador de los metabolitos secundarios tóxicos en la abundancia de las especies (Gómez-Anaya *et al.*, 2014).

La comparación del patrón de diversidad y gremios tróficos observados en las comunidades de insectos de *Pteridium* spp. con otros estudios provenientes de diferentes regiones del mun-

TABLA 2 Estudios comparativos de comunidades de insectos herbívoros reportados como asociados a los helechos de *Pteridium* en diferentes países. Acrónimos corresponden a: Dip= Diptera, Hym= Hymenoptera, Lepi= Lepidoptera, Hemip= Hemiptera, Col= Coleoptera.

Estudio	País	Superficie muestreada (m ²)	No. de especies/familias / ordenes	Ordenes más abundantes
Lawton (1982)	Gran Bretaña	2.600	18 / 5 / 12	Dip, Hym, Lepi
Lawton (1982)	Estados Unidos	1.500	5 / 5 / 5	Lepi, Hym
Compton <i>et al.</i> (1989)	Sudáfrica	377	5 / 4 / 2	Lepi
Shuter & Westoby (1992)	Australia	2.500	15 / 15 / 4	Hemip, Lepi
Martins <i>et al.</i> (1995)	Brasil	2.500	8 / 7 / 4	Lepi, Dip
Ávila-Núñez & Otero (2019)*	Venezuela	350	24 / 18 / 9	Hym, Dip, Col

*Presente estudio

do (Tabla 2), mostró diferencias entre localidades en cuanto a la composición específica y el patrón de explotación de recursos de los insectos colonizadores. Se observó que en la zona tropical de Cerro La Bandera, la mayor abundancia fue para especies hemípteros succionadores ocupando las láminas foliares, con una notable presencia de coleópteros y en menor representación de lepidópteros. La falta de una marcada estacionalidad climática que promueva la formación de nuevos frondes durante el año podría ser un factor ecológico para el establecimiento de las comunidades de insectos en *Pteridium* spp. En zonas templadas se observa que las poblaciones de insectos alcanzan altas tasas de abundancia y riqueza de especies durante el verano (en congruencia con el período de crecimiento de las frondes) para luego disminuir hasta desaparecer durante el otoño cuando las frondes se transforman en senescentes y mueren (Lawton, 1976). Se requieren estudios adicionales, tanto a escala local y regional, de la entomofauna presente en las otras especies vegetales que crecen en las inmediaciones de los brotes de helechos, a fin de incrementar nuestro conocimiento sobre los niveles de especialización y características funcionales de los insectos encontrados en *Pteridium* spp.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su más sincero agradecimiento al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico, Tecnológico y de las Artes (CDCHTA) de la Universidad de Los Andes

(Venezuela) por el financiamiento recibido, a través del proyecto N° C-1773-12-01-B, para el desarrollo de este estudio. Agradecemos a los siguientes taxónomos especialistas por colaborar en la identificación de las especies/morfotipos durante este trabajo: Stéphanie Boucher (Agromyzidae), Catherine Ann Tauber (Hemerobiidae), Sziráki György (Coniopterygidae), Laurence Mound (Thysanoptera), Stephen Gaimari (Lauxaniidae), Evelin Arcaya y Ximo Mengual (Syrphidae), Terry A. Wheeler (Chloropidae), Charles Bartlett (Delphacidae), Lois B. O'Brien (Issidae), Marco Gaiani y Daniela M. Takiya (Cicadellidae), Vilma Savini (Chrysomelidae), Daniel Burckhardt (Psyllidae), Yohan Solano (Coccinellidae), Paulo Fiuza (Miridae), Dimitri Forero y Guanyang Zhang (Reduviidae); así como a Samuel Segnini por la asesoría en el desarrollo de los análisis estadísticos y a Ingrit Correa por su asistencia en el montaje y preparación de los ejemplares. Extendemos un agradecimiento especial al Editor Académico asignado y a los tres revisores anónimos por sus valiosos comentarios mejorar su presentación.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores no declararon ningún conflicto de interés para la realización y publicación de este trabajo.

ABSTRACT

Entomofauna associated to species of fern *Pteridium* (Pteridopsida:

Dennstaedtiaceae) in the Cerro La Bandera at Venezuelan Andes.

We performed a comparison between the species integrating insect community associated to the ferns *Pteridium caudatum* and *P. arachnoideum* at Cerro La Bandera, from the Venezuelan Andes. We conducted weeklies sampling, since June 2012 to May 2013, in order to collect manually the insects observed on the ferns, calculating the values of relative abundance for each species/morphotype reported. The values of species richness and diversity for the insect community in each fern were calculated using the numbers of Hill (0D , 1D and 2D), while the similarity in the composition of the communities was evaluated using the Jaccard similarity (JI) coefficient and a similarity analysis (ANOSIM). We observed 42 and 41 species of insects associated to *P. caudatum* and *P. arachnoideum*, respectively. The orders Hymenoptera, Hemiptera, Diptera and Coleoptera were the most representative groups. The results showed that both ferns species were similar in the number and taxonomic composition of species (JI = 0.80) that they harbored, but with statistically significant differences ($R = 0.33$; $p = 0.0001$) in terms of structure and abundance values for the organisms among insect communities associated to *P. caudatum* (${}^1D = 29$ y ${}^2D = 17$) and *P. arachnoideum* (${}^1D = 25$ y ${}^2D = 13$). We observed that 13 of the most abundant species of insect explained 74.61% of the dissimilarity between both communities. We observed nine trophic guilds within the insect communities in the ferns, which showed significant differences ($\chi^2 = 91.81$; $p = 0.001$) for the abundance values among them. These results contribute to increase our knowledge about the levels of specialization and functional characteristics of the species within the plant-insect interaction.

KEYWORDS: Species diversity, herbivory, plant-insect interaction, toxic plants.

REFERENCIAS

- Agarwal K, Haldar S, Boland W & Venkatesan R. 2018. Chemical ecology of bracken ferns. En: Nowicki L & Kowalska A (Eds.) *Ferns: Ecology, Importance to Humans and Threats*, Nova Science Publishers, USA, pp. 58–96.
- Alonso-Amelot ME. 1999. Helecho macho, salud animal y salud humana. *Revista de la Facultad de Agronomía, Universidad del Zulia* 16: 528–541.
- Alonso-Amelot ME. 2002. The chemistry and toxicology of bioactive compounds in bracken fern (*Pteridium* spp.), with special reference to chemical ecology and carcinogenesis. En: Rahman A (Ed.) *Studies in natural products chemistry*, Elsevier Science, Amsterdam, Netherlands, pp. 685–739.
- Alonso-Amelot ME & Jaimes-Espinoza R. 1995. Comparative dynamics of ptaquiloside and pterisin B in the two varieties (*caudatum* and *arachnoideum*) of neotropical bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn). *Biochemical Systematics and Ecology* 23: 709–716.
- Alonso-Amelot ME, Oliveros A & Calcagno-Pisarelli MP. 2004. Phenolics and condensed tannins in relation to altitude in neotropical *Pteridium* spp.: A field study in the Venezuelan Andes. *Biochemical Systematics and Ecology* 32: 969–981.
- Alonso-Amelot ME & Rodulfo-Baechler S. 1996. Comparative spatial distribution, size, biomass and growth rate of two varieties of bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) in a neotropical montane habitat. *Vegetatio* 125: 137–147.
- Aranguren A, Andressen R & Henao Á. 2012. El clima estacional del cinturón montano en el estado Mérida-Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana* 53: 187–212.
- Avila-Núñez JL & Otero LD. 2013. Insectos sobre cayados del helecho invasor *Pteridium caudatum* en Los Andes venezolanos. *Entomotrópica* 28: 99–102.
- Avila-Núñez JL, Otero LD, Naya M & Calcagno-Pisarelli MP. 2008. Herbivory on bracken (*Pteridium* spp.) by *Bolax palliata* Burmeister (Coleoptera: Scarabaeidae), a polyphagous beetle of the Venezuelan Andes. *Neotropical Entomology* 37: 741–743.
- Avila-Núñez JL, Otero LD, Silmi S & Calcagno-Pisarelli MP. 2007. Life history of *Aneugmenus merida* Smith (Hymenoptera: Tenthredinidae) in the Venezuelan Andes. *Neotropical Entomology* 36: 22–27.
- Barrios K, Mazón M, Chacón MM, Otero LD & Gaviria J. 2012. Comunidad de lepidópteros asociados a *Theobroma cacao* L. en agroecosistemas con diferente manejo de sombra (Mérida, Venezuela). *Ecotrópicos* 25: 49–60.
- Becerra JX. 2015. On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 6098–6103.
- Beclyné J. 1997. *Evaluación de los datos sobre los Phytophaga dañinos en Venezuela (Coleoptera)*. Sociedad Venezolana de Entomología, Maracay, Venezuela.
- Calcagno MP, Avila-Núñez JL, Rudman I, Otero LD & Alonso-Amelot ME. 2004. Food-dependent regurgitate effectiveness

in the defence of grasshoppers against ants: the case of bracken-ferd *Abracris flavolineata* (Orthoptera: Acrididae). *Physiological Entomology* **29**: 123–128.

- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh T, Sander EL, Ma K, Colwell RK & Ellison AM. 2014.** Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* **84**: 45–67.
- Chao A & Jost L. 2012.** Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* **93**: 2533–2547.
- Chernoff H & Lehmann EL. 2012.** The Use of Maximum Likelihood Estimates in χ^2 Tests for Goodness of Fit. En: **Rojo J** (Ed.) *Selected works of E.L. Lehmann*, Springer, Bostón, USA, pp. 541–549.
- Clarke K. 1993.** Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**: 117–143.
- Clarke KR, Gorley R, Somerfield P & Warwick R. 2014.** *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Primer-E Ltd.
- Colwell R. 2013.** *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9.1.0*. Sinauer Associates, Massachusetts, USA.
- Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin SY, Mao CX, Chazdon RL & Longino JT. 2012.** Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* **5**: 3–21.
- Cooper-Driver G, Finch S, Swain T & Bernays E. 1977.** Seasonal variation in secondary plant compounds in relation to the palatability of *Pteridium aquilinum*. *Biochemical Systematics and Ecology* **5**: 177–183.
- De la Mora-Estrada LF, Ruiz-Montoya L, Ramírez-Marcial N, Morón-Ríos A & Mayorga-Martínez MC. 2017.** Diversidad de chinches (Hemiptera: Heteroptera) en bosques secundarios de pino-encino de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **88**: 86–105.
- Der JP, Thomson JA, Stratford JK & Wolf PG. 2009.** Global chloroplast phylogeny and biogeography of bracken (*Pteridium*; Dennstaedtiaceae). *American Journal of Botany* **96**: 1041–1049.
- Douglas MM. 1983.** Defense of bracken fern by arthropods attracted to axillary nectaries. *Psyche: A Journal of Entomology* **90**: 313–320.
- Gaimari SD & Silva VC. 2010.** Revision of the Neotropical subfamily Eurychoromyiinae (Diptera: Lauxaniidae). *Zootaxa* **2342**: 1–64.
- Gómez-Anaya JA, Novelo-Gutiérrez R, Ramírez A & Arce-Pérez R. 2014.** Using empirical field data of aquatic insects to infer a cut-off slope value in asymptotic models to assess inventories completeness. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 218–227.
- Gorley CK & Clarke K. 2006.** *PRIMER v6: user manual/tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Gotelli N & Colwell R. 2011.** Estimating species richness. En: **Magurran A & McGill B** (Eds.) *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*, Oxford University Press, New York, USA, pp. 39–54.
- Halarewicz A. 2009.** Tenthredinidae (Hymenoptera) associated with bracken fern *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. in Słęża Massif. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities* **12**: 1–5.
- Hammer Ø, Harper DA & Ryan PD. 2001.** PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**: 9.
- Heads P & Lawton J. 1985.** Bracken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid ant predation. *Ecological Entomology* **10**: 29–42.
- IBM Corp. 2011.** IBM SPSS Statistics for Windows.
- Jensen AS & Holman J. 2000.** Macrosiphum on ferns: taxonomy, biology and evolution, including the description of three new species (Hemiptera: Aphididae). *Systematic Entomology* **25**: 339–372.
- Jones C. 1983.** Phytochemical variation, colonization, and insect communities: the case of bracken fern (*Pteridium aquilinum*). En: **Denno R & McLure M** (Eds.) *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*, Academic Press, New York, USA, pp. 513–558.
- Jones ME, Fenn ME & Paine TD. 2011.** The effect of nitrogen additions on bracken fern and its insect herbivores at sites with high and low atmospheric pollution. *Arthropod-Plant Interactions* **5**: 163–173.
- Jost L. 2006.** Entropy and diversity. *Oikos* **113**: 363–375.
- Jost L, Chao A & Chazdon RL. 2011.** Compositional similarity and β (beta) diversity. En: **Magurran A & McGill B** (Eds.) *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*, Oxford University Press, Ne York, USA, pp. 66–84.

- Jost L & González-Oreja J. 2012.** Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana* **56**: 3–14.
- Kirk A. 1982.** Insects associated with bracken fern *Pteridium aquilinum* (Polypodiaceae) in Papua New Guinea and their possible use in biological control. *Acta Oecologica (Ecol. Applic.)* **3**: 434–359.
- Lawton J. 1976.** The structure of the arthropod community on bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society* **73**: 187–216.
- Lawton J. 1984.** Non-competitive populations, non-convergent communities, and vacant niches: the herbivores of bracken. En: **Strong DJ, Simberloff D, Abele L & Thistle A** (Eds.) *Ecological communities: Conceptual issues and the evidence*, Princeton University Press, New Jersey, USA, pp. 67–100.
- Lawton J & Gaston K. 1989.** Temporal patterns in the herbivorous insects of bracken: a test of community predictability. *The Journal of Animal Ecology* **58**: 1021–1034.
- Lawton J & Heads P. 1984.** Bracken, ants and extrafloral nectaries. I. The components of the system. *The Journal of Animal Ecology* **53**: 995–1014.
- Lawton J, MacGarvin M & Heads P. 1987.** Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. *The Journal of Animal Ecology* **56**: 147–160.
- Lawton JH. 1993.** Patterns of diversity for the insect herbivores on bracken. En: **Ricklefs R & Schluter D** (Eds.) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 178–184.
- Marrs R & Watt A. 2006.** Biological flora of the British isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology* **94**: 1272–1321.
- Martins R, Lewinsohn T & Lawton J. 1995.** First survey of insects feeding on *Pteridium aquilinum* in Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* **39**: 151–156.
- Moreno CE, Barragán F, Pineda E & Pavón NP. 2011.** Re-análisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**: 1249–1261.
- Nadein KS. 2012.** Catalogue of Alticini genera of the World (Coleoptera: Chrysomelidae). Disponible en: <http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/alticinw.htm>. (Consultado el 30 de mayo de 2019).
- Naranjo S. 2008.** Sampling Arthropods. En: **Capinera J** (Ed.) *Encyclopedia of Entomology*, Springer, Dordrecht, Netherlands, pp. 3231–3246.
- Oldenkamp RE, Douglas MM et al. 2011.** Measuring the effects of “opportunistic defense” of the bracken fern (*Pteridium aquilinum*) by patrolling ants (Hymenoptera: Formicidae) at Pierce Cedar Creek Institute in south central Michigan. *Great Lakes Entomologist* **44**: 34–41.
- Oliveros-Bastidas A & Alonso-Amelot ME. 2010.** Cyanogenic polymorphism in brackens, *Pteridium arachnoideum* and *P. caudatum*, from the northern Andes. *Química Nova* **33**: 1520–1524.
- Oliveros-Bastidas A, Calcagno-Pissarelli MP, Naya M, Ávila-Núñez JL & Alonso-Amelot ME. 2016.** Human gastric cancer, *Helicobacter pylori* and bracken carcinogens: A connecting hypothesis. *Medical Hypotheses* **88**: 91–99.
- Ortega F. 1990.** El género *Pteridium* en Venezuela: taxonomía y distribución geográfica. *Biollania* **7**: 47–56.
- Pape T & Dahlem G. 2010.** Sarcophagidae. En: **Brown B, Borkent A, Cumming J, Wood D, Woodley N & M Z** (Eds.) *Manual of Central American Diptera*. V.2., NRC Research Press, Ottawa, Canada, pp. 1313–1335.
- Paradell SL, Virla EG, Logarzo GA & Dellapé G. 2012.** Proconiini Sharpshooters of Argentina, with notes on its distribution, host plants, and natural enemies. *Journal of Insect Science* **12**: 116.
- Parr C & Gibb H. 2010.** Competition and the role of dominant ants. En: **Lach L, Parr C & Abbott K** (Eds.) *Ant Ecology*, Oxford University Press, New York, USA, pp. 77–96.
- Price PW, Denno RF, Eubanks MD, Finke DL & Kaplan I. 2011.** *Insect ecology: behavior, populations and communities*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Richards LA, Dyer LA, Forister ML, Smilanich AM, Dodson CD, Leonard MD & Jeffrey CS. 2015.** Phytochemical diversity drives plant–insect community diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**: 10973–10978.
- Roos K, Rollenbeck R, Peters T, Bendix J & Beck E. 2010.** Growth of tropical bracken (*Pteridium arachnoideum*): response to weather variations and burning. *Invasive Plant Science and Management* **3**: 402–411.
- Sales TA, Hastenreiter IN, Ribeiro LF & Lopes JFS. 2014.** Competitive Interactions in Ant Assemblage in a Rocky Field Environment: Is Being Fast and Attacking the Best Strategy? *Sociobiology* **61**: 258–264.

- Salinas P & Ortega F. 1990.** Comunidades de artrópodos en la maleza *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn en los Andes Venezolanos y primer hallazgo de *Acyrtosiphon cyatheae* Holman (Homoptera: Aphididae) en Suramérica. *Turrialba* **40**: 168–171.
- Schowalter TD. 2016.** *Insect ecology: an ecosystem approach*. Academic Press, San Diego, USA.
- Shuter E & Westoby M. 1992.** Herbivorous arthropods on bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) in Australia compared with elsewhere. *Australian Journal of Ecology* **17**: 329–339.
- Tempel AS. 1981.** Field studies of the relationship between herbivore damage and tannin concentration in bracken (*Pteridium aquilinum* Kuhn). *Oecologia* **51**: 97–106.
- Tempel AS. 1983.** Bracken Fern (*Pteridium Aquilinum*) and Nectra-Feeding Ants: A non-mutualistic Interaction. *Ecology* **64**: 1411–1422.
- Thomson J. 2012.** Taxonomic status of diploid southern hemisphere brackens (*Pteridium*: Dennstaedtiaceae). *Telopea* **14**: 43–48.
- Triplehorn C & Johnson NF. 2005.** *Borror and delong's introduction to the study of insects*. Thomson-Brooks, California, USA.
- Vetter J. 2009.** A biological hazard of our age: Bracken fern *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn—A review. *Acta Veterinaria Hungarica* **57**: 183–196.
- Wheeler T. 2010.** Chloropidae (grass flies, frit flies, eye gnats). En: **Brown B, Borkent A, Cumming D, Wood-Woodley N & Zumbado M** (Eds.) *Manual of Central American Diptera. Volume 2*, National Research Council Press, Ottawa, Canadá, pp. 1137–1153.
- Winterbourn M. 1987.** The arthropod fauna of bracken (*Pteridium aquilinum*) on the Port Hills, South Island, New Zealand. *New Zealand Entomologist* **10**: 99–104.