

La comunidad de insectos acuáticos asociados a *Alocasia macrorrhiza* en Venezuela. Composición de la fauna y aspectos de su historia natural

Laura Delgado, Carlos E. Machado-Allison

Instituto de Zoología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. Apartado Postal 47058

Resumen

DELGADO L, MACHADO-ALLISON CE. 2006. La comunidad de insectos acuáticos asociados a *Alocasia macrorrhiza* en Venezuela. Composición de la Fauna y Aspectos de su Historia Natural. ENTOMOTROPICA 21(2): 105-115.

Alocasia macrorrhiza (L.) Don in Sweet es una arácea de origen asiático que retiene agua en la base de los pecíolos foliares (axila) y constituye un fitotelma que alberga una comunidad de artrópodos. La dehiscencia foliar y el ritmo de surgimiento de nuevas hojas determina en cada planta la presencia simultánea de comunidades. La comunidad se encuentra dominada por larvas del Orden Diptera, destacando una especie de Psychodidae (*Alepiea* sp.), una de Chironomidae y 13 especies de Culicidae. El estudio centró su atención en estos últimos siendo factible reconocer cinco especies abundantes. Con el propósito de realizar un estudio integral de la estructura y dinámica de esta comunidad, se ofrecen en este trabajo datos experimentales y observaciones sobre la fenología de la planta, composición cualitativa y cuantitativa de la fauna asociada, historia natural de los elementos más importantes y características del nicho trófico, espacial y temporal de los Culicidae y otros insectos de la comunidad.

Palabras clave adicionales: Ecología, fitotelmata, mosquitos.

Abstract

DELGADO L, MACHADO-ALLISON CE. 2006. Aquatic insect community associated with *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) in Venezuela, composition of fauna and insights into its natural history. ENTOMOTROPICA 21(2):105-115.

The plants of *Alocasia macrorrhiza* (L.) Don in Sweet, an Araceae imported from Asia, retain water in their foliar axils, called collectively phytotelmata, which harbor many arthropod communities. Leaf dehiscence and leaflet emergence cycles determine the simultaneous presence of various communities in each plant. Communities are dominated by larval Diptera, mainly 1 species of Psychodidae (*Alepiea* sp.), 1 Chironomidae, and 13 Culicidae species. The study focussed on the latter, and five species were found to be most abundant. Experimental and phenological data, qualitative and quantitative composition of associated fauna, natural history of significant elements and characteristics of trophic, spatial, and temporal niches of Culicidae and other community insects are given to shed light on the structure and dynamics of these communities.

Additional key words: Ecology, mosquitoes, phytotelmata, araceae.

Introducción

Los fitotelmata, en su gran mayoría, suelen ser huecos en árboles o estructuras u órganos de monocotiledóneas (Araceae, Bromeliaceae, Musaceae, Marantaceae, Heliconiaceae, etc.) de amplia distribución geográfica en el trópico americano, y con frecuencia poseen patrones agregados de distribución espacial. Esto determina que las comunidades establecidas en el agua retenida

tengan con frecuencia replicabilidad en el tiempo y en el espacio (Machado-Allison et al. 1985).

Pocos sistemas ecológicos ofrecen estas condiciones que permiten la obtención de muestras secuenciales y experimentos *in situ* con un razonable número de muestras. Así mismo conforman un universo limitado donde es factible extraer, cuantificar e

identificar a la mayor parte de los integrantes de la comunidad.

Los Culicidae (mosquitos) y otros dípteros constituyen, en todos los fitotelmata estudiados, un componente importante de la comunidad de artrópodos (Machado-Allison *et al.* 1985). La presencia de mosquitos de importancia epidemiológica se suma al interés estrictamente ecológico en el estudio de estas comunidades.

Alocasia macrorrhiza (L.) Don *in* Sweet (Fig.1) es una aráce de origen asiático, introducida en Venezuela durante el período colonial, probablemente con el propósito de utilizarla como alimento. Sin embargo, no es una planta palatable (ocumo bravo, fortuna) y actualmente crece en forma silvestre o es cultivada como planta ornamental en zonas bajas, cálidas y húmedas en muchas áreas del norte de América del Sur. Se caracteriza por hojas de gran superficie adosadas a largos pecíolos que nacen en una vaina foliar que define una depresión donde se acumula el agua de la lluvia. Aunque en Asia florece, en América nunca se ha observado y la reproducción parece ocurrir exclusivamente por propágulos (Bunting, 1979).

Las vainas foliares constituyen “axilas” que retienen agua de lluvia y albergan una comunidad de insectos con fases acuáticas (fitotelma).

El conocimiento de los fitotelmata en general es aún fragmentario a pesar de su relativa abundancia y accesibilidad. Fish (1983) señala la existencia de unas 29 familias y más de 1500 especies en la Región Neotropical que albergan agua en flores, brácteas, axilas, etc. En años recientes, el interés por estas comunidades ha generado una serie de contribuciones en el neotrópico (Seifert y Seifert 1976, Seifert y Barrera 1981, Machado-Allison *et al.* 1983, Lounibos y Machado-Allison 1983, Lounibos *et al.* 1987a b, Navarro y Machado-Allison 1995, Navarro *et al.* 1994, 1995; Harbach y Navarro 1996, Navarro 1996, Navarro 1998, Navarro *et al.* 1998) así como en Asia (Mogi 1984, Mogi *et al.* 1985, Mogi *et al.* 1996, Beaver 1983), en África (Lounibos 1981, Payot 1983) y América del Norte (Lounibos 1983, 1985; Frank 1983, Bradshaw y Holzapfel 1983, Kitching 2000, O'Meara *et al.* 1995, O'Meara *et al.* 2003).

En algunas de estas contribuciones (Seifert y Barrera 1981, Machado-Allison *et al.* 1983, 1985; Mogi *et al.* 1996) se ha puesto en evidencia la existencia de sucesiones, alternabilidad de mecanismos de regulación densodependiente y densoindependiente, escasa o ausente competencia interespecífica, justificando plenamente la utilidad del análisis de estas comunidades.

En este trabajo se presentan los resultados obtenidos en un estudio de campo sobre la estructura y la dinámica de la comunidad de artrópodos asociados a las axilas de *Alocasia macrorrhiza*. En la misma se abordan aspectos de la historia natural de la comunidad, composición de la fauna y consideraciones sobre la ubicación, en la trama trófica, de los principales elementos de la comunidad. En contribuciones posteriores se presentarán diversos aspectos de la dinámica de la comunidad, el papel de las interacciones intra e interespecíficas en la estructuración de la misma y los resultados de algunos experimentos realizados en el laboratorio y orientados a corroborar hipótesis generadas por las observaciones de campo.

Materiales y Métodos

1. Área de estudio

El trabajo se realizó en las cercanías de Panaquire (lat 10°13'26" long -66°14'15"), Estado Miranda, Venezuela. Las características del área han sido descritas previamente por Machado-Allison *et al.* (1983, 1985). Sin embargo, es relevante señalar que la zona corresponde al bosque húmedo tropical (Walter & Medina, 1971) y dentro de los Sistemas Ambientales Venezolanos, en la caracterización de la vegetación actual de Venezuela (MARNR, 1982) Huber & Alarcón (1988), la zona se corresponde con un Bosque Tropical Siempreverde, con un dosel de altura media y una densa cobertura, asentado sobre un paisaje fisiográfico montañoso en donde hay una moderada intervención humana de la formación vegetal, la temperatura media anual es de 26,3°C y la precipitación media anual de 2618 mm (datos para el lapso 1979-1982). Durante el desarrollo del trabajo de campo (1982-84), la estación meteorológica local recibió poca atención y sólo se cuenta con registros dispersos. Sin embargo, los escasos datos existentes

son muy consistentes con los valores medios de los años precedentes.

Según el climadiagrama de Gausen (Fig. 2) la estación seca es muy breve (marzo y abril) y el régimen de precipitación se aproxima a una curva bimodal, con picos de precipitación en los meses de julio y diciembre.

2. Zona de muestreo

El sitio seleccionado se encuentra en la Hacienda La Providencia y corresponde a un área bordeada por el río Tuy donde el cultivo dominante es el cacao (*Theobroma cacao*). La plantación de cacao se encuentra matizada por árboles de sombra (*Ficus* sp., *Erythrina* sp.) que constituyen el dosel superior que en algunos casos supera los 30 m de altura. En estos árboles son abundantes las bromelias (*Vriesea* sp., *Aechmea aquilega*, *A. nudicaulis*, entre otras) y entre la margen izquierda del río y el borde de las vías de penetración se encuentran otros fitotelmata como *Heliconia caribaea*, *H. marginata* (Heliconiaceae), *Calathea lutea* (Marantaceae) y *Bambusa vulgaris* (Gramineae). Se seleccionaron cinco zonas que dibujan una diagonal Noroeste-Sureste que va desde la margen izquierda del río hasta la casa de la hacienda. Tal selección se realizó tanto en previsión de posibles heterogeneidades asociadas al grado de perturbación humana, cobertura de árboles y otras variables no definidas *a priori*, como en función de la misma distribución de las manchas de *Alocasia macrorrhiza* que presentan un patrón fuertemente agregado.

3. Unidades de estudio

Durante 18 meses (mayo 1982 - octubre 1983), se tomaron muestras mensuales del agua contenida en las axilas, en cada una de las cinco zonas seleccionadas. Las plantas fueron agrupadas en tres clases de tamaño (pequeñas, medianas y grandes) empleando como criterio la longitud de la lámina foliar y la altura máxima de la planta ($r = 0,863$; $P < 0,05$) así como entre la lámina foliar y la cantidad de agua retenida ($r = 0,50$; $P < 0,001$).

En cada una de las zonas, se seleccionó mensualmente, una planta por cada clase de tamaño, de la cual se extrajo totalmente el líquido contenido por axila. De esta forma se obtuvieron mensualmente muestras de 15 plantas, y entre 45 y 70 axilas con un total de 1 028

muestras. Las plantas seleccionadas para el muestreo se marcaron con cintas plásticas de diversos colores correlativos a los períodos de muestreo.

La extracción total del líquido contenido en cada axila se realizó por medio de un trasegador comercial al cual se le agregó un tubo de goma rematado con una cánula de vidrio de un gotero. Cada axila fue cuidadosamente lavada tres veces, el líquido fue tamizado (tamiz con malla para plancton de 160μ) y los organismos conservados en alcohol al 70% para su traslado, conteo e identificación en el laboratorio. Así mismo se realizó una colección de larvas de culícidos lo cual facilitó el proceso de identificación. Con respecto a la nomenclatura taxonómica de la familia Culicidae se usaron las abreviaturas propuestas por Reinert (1975, 1982).

Finalmente se realizaron observaciones continuas en el campo orientadas al estudio de la fauna terrestre asociada a la planta, así como el ritmo de crecimiento y de dehiscencia foliar en *A. macrorrhiza*. En este último caso, se aisló una zona para impedir perturbación humana, entre noviembre de 1983 y octubre de 1984, y se efectuó un seguimiento mensual del ritmo de surgimiento de nuevas hojas en 30 plantas (10 de cada tamaño). Esto permitió establecer con razonable precisión la "edad" de cada comunidad.

Resultados y Discusión

1. La planta

Como resultado del seguimiento mensual del proceso de dehiscencia fue posible obtener información relativa tanto al número promedio de hojas por tamaño de planta como a la dinámica de surgimiento de nuevas hojas. El promedio del coeficiente de variación (pcv) es una medida de la dispersión y se obtiene dividiendo la desviación estándar entre el promedio de número de hojas por tamaño de planta y por zona. Así, el número promedio de hojas (axilas) para todas las zonas fue de 2,7 (pcv 0,31) para las plantas pequeñas, 3,9 (pcv 0,33) para las intermedias y 4,8 (pcv 0,25) para las de mayor tamaño. No se encontraron diferencias significativas en cuanto al número de axilas se refiere, entre las zonas de estudio, tamaño de planta o meses de estudio y por consiguiente el universo muestral es uniforme permitiendo comparaciones válidas entre zonas,

edades, meses del año, etc. El promedio mensual de nuevas axilas u hojas para los tres tamaños de planta fue de $1,9 \pm 0,31$. Es decir que en promedio surge una hoja cada 15 días, valor que permite estimar el tiempo transcurrido desde el inicio del proceso de retención de agua y por consiguiente la edad de cada comunidad en cada una de las axilas estudiadas. Así, las axilas de mayor edad encontradas en Panaquire tenían 135 días, es decir cuatro meses y medio.

Los valores medios, en función del tamaño de la planta muestran algunas variaciones (Cuadro 1). En consecuencia existen una pequeña sobreestimación de la edad (plantas grandes) y subestimación (plantas pequeñas). En el siguiente esquema se aprecian, las axilas más jóvenes identificadas con el N°1 hasta las de más edad a las cuales les correspondió el N° 9:

Edades Axilares Relativas

Axila N°	Edad en días
1	15
2	30
3	45
4	60
5	75
6	90
7	105
8	120
9	135

Así mismo, en la Cuadro 1 se ilustra el efecto de los cambios estacionales sobre el proceso de surgimiento de nuevas hojas y dehiscencia de las viejas. Puede observarse que los valores más elevados (2,34 y 2,47 nuevas hojas por mes) corresponden a agosto y octubre y los más bajos (1,39 y 1,54) al clímax de la estación seca (marzo) e inicio de las lluvias (mayo).

En síntesis, tenemos un proceso continuo de surgimiento de nuevas hojas que resulta ser algo más rápido durante la estación de lluvias y en las plantas de mayor porte.

2. Fauna Asociada

La fauna asociada a las axilas puede ser clasificada en tres tipos básicos: (a) *Elementos acuáticos permanentes*, aquellos que cumplen obligatoriamente parte de su

ciclo de vida en el agua retenida por las axilas; (b) *Elementos terrestres*, aquellos que utilizan las partes aéreas de *A. macrorrhiza* y se refugian, depredan o excretan en el ambiente acuático; y (c) *Elementos accidentales* que ocasionalmente se presentan en las axilas atraídos o atrapados por el agua cuando ésta escurre por la lámina foliar hacia el pecíolo. Una clasificación similar ha sido empleada previamente por Beaver (1983) en *Nephentes* sp. y Mogi et al. (1985) en *Alocasia*.

En total (Cuadro 2) se encontraron 41 morfoespecies pertenecientes al Phylum Arthropoda. Las mismas corresponden a órdenes y familias encontradas en otros fitotelmata (Frank 1983, Machado-Allison et al. 1983 y 1985, Lounibos et al. 1987a y 1987b, Reyes 1986, O'Meara et al. 1995, Mogi et al. 1996). La gran mayoría corresponde al Orden Diptera con escasos representantes de los órdenes Coleoptera (Hydrophilidae y Dytiscidae), Odonata y Ephemeroptera. De estas 41 formas, 23 pueden ser consideradas como integrantes permanentes de la comunidad y 13 fueron encontradas en números apreciables a lo largo de casi todos los meses del año, zonas de estudio, tamaños de plantas y edades de axilas. La forma dominante es *Alepiea* sp. (Psychodidae), una especie no descrita, actualmente en manos de un especialista en taxonomía del grupo y que representa el 60,9 % del total de individuos colectados. Los Culicidae ocupan la segunda posición (24,6 %) y luego los Chironomidae (8,8 %). Estos tres grupos representan el 96,6 % del total de individuos colectados. Estos resultados se ajustan a los obtenidos previamente en otros fitotelmata tropicales (Seifert y Seifert 1976, Seifert y Barrera 1981, Machado-Allison et al. 1983, Lounibos y Machado-Allison 1983, Lounibos et al. 1987a y 1987b, Lounibos 1981, Payot 1983).

Los Culicidae, objetivo principal de este estudio, constituyen una fracción importante de la comunidad (Cuadro 3) y están representados por 13 especies. Las más abundantes son *Wyeomyia melanocephala* y *Wy. pertinans* (76 % de los Culicidae), seguidas por *Wy. ypsipola* y *Johnbelkinia ulopus* (10,1 y 8,4 %, respectivamente). Menos frecuentes son *Culex (Microculex) pleuristriatus*, *Cx. (Microculex) daumastocampa*, *Cx. (Microculex) elongatus*, *Phoniomyia pilicauda* y *Toxorhynchites h. haemorrhoidalis*. Finalmente tres especies fueron

Cuadro 1. Promedio de hojas nuevas totales por tamaño y para cada mes de estudio desde noviembre 1983 hasta octubre 1984.*

Meses	Tamaño de las Plantas							
	Grandes		Medianas		Pequeñas		Promedios	
	x	DE	x	DE	x	DE	x	DE
Diciembre 1983	2.2	0.33	1.8	0.42	1.78	0.49	1.93	0.44
Enero 1984	2.18	0.43	2.05	0.26	1.70	0.49	1.98	0.42
Febrero 1984	2.55	0.40	1.8	0.50	1.70	0.44	2.0	0.61
Marzo 1984	1.93	0.17	1.25	0.50	1.03	0.08	1.39	0.49
Abril 1984	2.50	0.44	1.8	0.64	1.69	0.45	1.97	0.65
Mayo 1984	1.73	0.35	0.99	0.48	1.25	0.42	1.54	0.57
Junio 1984	2.32	0.42	1.73	0.68	1.45	0.48	1.85	0.63
Julio 1984	2.15	0.24	2.38	2.37	1.63	0.74	1.83	0.54
Agosto 1984	2.34	0.42	2.71	2.26	1.79	0.37	2.34	1.80
Septiembre 1984	2.27	0.41	1.60	0.47	1.17	0.36	1.71	0.61
Octubre 1984	3.10	1.42	2.13	0.32	1.60	0.40	2.47	0.40
x y DE	2.30	±0.35	1.84	±0.48	1.53	±0.26	1.91	±0.31

*Las plantas fueron marcadas en noviembre de 1983 y las observaciones se iniciaron 30 días después.

encontradas ocasionalmente: *Aedes aegypti*, *Ae. (Howardina) albonotatus* y *Haemagogus equinus*. Una especie, *Limatus durhami*, fue encontrada exclusivamente en axilas senescentes, fuertemente inclinadas, usualmente al ras del suelo y conteniendo líquido con abundante materia orgánica en descomposición.

En síntesis, las axilas de *A. macrorrhiza* albergan culícidos de una de las dos subfamilias reconocidas (Culicinae), siendo dominantes los integrantes de la tribu Sabethini. El hallazgo de 13 especies supera los valores previamente citados para un fitotelmata. Así Mogi et al. (1985), citan dos especies para *Alocasia odora* en Japón y ocho para *Alocasia* sp. en Filipinas; Machado-Allison et al. (1983) reportan tres especies de mosquitos en *Heliconia caribaea*, dos en *Heliconia marginata*, cuatro en *Calathea lutea*, *Colocasia esculenta* y *Xanthosoma sagittifolium*, ocho en *Bambusa vulgaris* y en algunas bromelias. Sin embargo, posteriormente Ocampo (1987) reporta 22 especies de culícidos en trampas de bambú, colocadas a lo largo de un gradiente altitudinal en Rancho Grande. La gran riqueza de especies encontrada en *Alocasia macrorrhiza* puede estar

relacionada con su condición de especie introducida en ecosistemas donde previamente existían plantas filogenéticamente relacionadas y otras pertenecientes a otros grupos, pero con estructuras morfológicas semejantes (*Xanthosoma* y *Diffenbachia* entre las primeras, *Calathea* y *Heliconia* entre las segundas).

Es posible que muchas de las especies que han ocupado este nuevo hábitat estuviesen preadaptadas al mismo, como consecuencia de explotar ambientes similares. Tal es el caso de *Wy. melanocephala*, *Wy. pertinans*, *Wy. ypsipola*, *Jb. ulopus* y *Cx. (Mcx.) pleuristriatus*, especies previamente encontradas en las plantas antes señaladas. Así mismo, *Toxorhynchites b. haemorrhoidalis*, relativamente frecuente en *A. macrorrhiza*, presenta una amplia distribución ecológica y se encuentra en *Heliconia caribaea* y varias especies de bromelias. Las limitaciones a su presencia están asociadas con la superficie de oviposición o la presencia de depredadores de mayor tamaño. Esto explica su ausencia en *Calathea lutea* (axilas muy pequeñas), bambú y huecos de árboles (presencia de *Toxorhynchites theobaldi*).

Cuadro. 2. Lista de artrópodos asociados a *A. macrorrhiza*.

Crustacea	
Copepoda: Canthocamptidae	
Arachnida	
Acarina (Cryptostigmata: Trhypochtosmidae)	
Araneae	
<i>Avicularia</i> sp. 1	
Ctenidae	
<hr/>	
Insecta	
Dictyoptera	
<i>Lophoblatta arawaka</i>	
<i>Epilampra sagitta</i>	
Orthoptera	
Acridiidae	
Odonata	
Ephemeroptera	
Coleoptera	
Hydrophilidae	
Dytiscidae	
Diptera	
Culicidae	
<i>Wyeomyia melanocephala</i>	
<i>Wyeomyia ypsipola</i>	
<i>Johnbelkinia ulopus</i>	
<i>Phoniomyia pilicauda</i>	
<i>Culex (Microculex) pleuristriatus</i>	
<i>Culex (Microculex) elongatus</i>	
<i>Culex (Microculex) daumastocampa</i>	
<i>Aedes aegypti</i>	
<i>Aedes (Howardina) albonotatus</i>	
<i>Haemagogus equinus</i>	
<i>Limatus durhamii</i>	
<i>Toxorhynchites b. haemorrhoidalis</i>	
Psychodidae	
<i>Alepia</i> sp. 1	
<i>A.</i> sp. 2	
morphosp. sp. 1	
Thaumaleidae	
Ephydriidae	
morphosp. 1	
morphosp. 2	
morphosp. 3	
morphosp. 4	
Ceratopogonidae	
Chironomidae	
Stratiomyidae	
morphosp. 1	
<i>Merosargus</i> sp. 1	
Forcipomyidae	
Scyomizidae	
Tipulidae	
Syrphidae	
Empididae	
Muscidae	

Cuadro 3. Nichos trófico y espacial de las morfoespecies más comunes.

	Filtradores			Raspadores/ Filtradores	Detritófagos	Depredadores	
	Fondo	Superf.	Ambos			Facultativos	Obligatorios
<i>Wy. melanocephala</i>				x			
<i>Wy. pertinans</i>				x			
<i>Wy. ypsipola</i>						x	
<i>Jb. ulopus</i>						x	
<i>Ph. pilicauda</i>		x					
<i>Cx. pleuristriatus</i>			x				
<i>Cx. elongatus</i>		x					
<i>Cx. daumastocampa</i>	x						
<i>Tx. b. haemorrhoidalis</i>							x
<i>Li. durhamii</i>					x		
Psychodidae					x		
Ephydriidae					x		
Thaumaleidae					x		
	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>4</u>	<u>2</u>	<u>1</u>
		4			6		3

La composición de la fauna asociada a las aráceas muestra cambios en relación a la altitud. A unos 600 m, *Johnbelkinia ulopus* es sustituida por otro depredador facultativo, *Isostomyia lunata* tanto en la Cordillera de la Costa como en el piedemonte de los Andes (obs. personales de C. Machado, R. Barrera y L. Delgado).

A pesar de la heterogeneidad de la fauna de culícidos en *A. macrorrhiza* es posible definir ciertos patrones. En primer lugar, no existe ninguna especie cuya distribución esté limitada a esta planta, situación que concuerda con su carácter de planta introducida. Luego tenemos especies restringidas a plantas filogenéticamente relacionadas o con órganos que retienen agua de forma semejante y ubicados en el estrato más bajo del bosque, y finalmente especies de muy amplia distribución ecológica. Fish (1983) y Machado-Allison et al. (1983) realizan observaciones parecidas.

La composición general de la fauna no cambia ni en las zonas de estudio, ni en función del tamaño de la planta. Esto permitió establecer con razonable

precisión que las especies citadas son los elementos principales de la comunidad.

3. Patrones generales de utilización de recursos.

Observaciones en el campo y en el laboratorio permitieron definir el nicho trófico y, a veces, el espacial de las especies más comunes. Así, *Wy. melanocephala* y *Wy. pertinans* poseen hábitos alimentarios similares que consisten en el barrido y acumulación de partículas en el fondo, combinado con filtrado de materia orgánica en suspensión. Sin embargo, las larvas de *Wy. melanocephala* se mueven más lentamente, tienden a ubicarse en las paredes y son más abundantes en las axilas más jóvenes. *Wy. pertinans* posee una larva muy activa, usualmente se ubica en el fondo y explota axilas de mayor edad. Algo semejante ocurre con los dos depredadores facultativos (*Jb. ulopus* y *Wy. ypsipola*) que también muestran asincronía en la explotación del ambiente.

Coexisten tres especies típicamente filtradoras: *Cx. (Mcx.) elongatus* explota las partículas próximas a la superficie; *Cx. (Mcx.) pleuristriatus* presenta mayor

Cuadro 4. Porcentaje de las axilas de cada edad, ocupadas por *L. arawaka* y frecuencias relativas de las mismas.

Edad de las axilas	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>L. arawaka</i>	89/160	68/237	10/217	3/157	2/109	2/61	1/28	0/9	0/2
%	55.6	28.7	4.6	1.9	1.8	3.2	3.5	0	0
Frec. Relativa	50.8	38.8	5.7	1.7	1.1	1.1	1.6	0	0

movilidad y filtra en todo el volumen de la axila. Finalmente, *Cx. (Mcx.) daumastocampa* se apoya con el sifón en el fondo de la axila y filtra las partículas más pesadas. *Tx. haemorrhoidalis* es el depredador tope de la comunidad y reposa continuamente en la superficie donde atrapa con preferencia a las larvas de mayor movilidad. *Li. durhamii* fue encontrada exclusivamente en axilas de hojas senescentes, abatidas y reposando en el suelo. *Ph. pilicauda*, otra especie poco común, fue observada exclusivamente barriendo la superficie de axilas muy jóvenes.

Los restantes insectos *Alepi* sp.(Psychodidae), Chironomidae y Ephidridae son detritívoros con marcadas diferencias en la morfología bucal. *Alepi* sp. concentra material utilizando la abundante quetotaxia del cuerpo. Los quironómidos poseen una fuerte mandíbula aserrada y los efídridos, las típicas partes bucales de los dípteros Cyclorrhapha.

El nicho trófico general de las especies más comunes se ilustra en la Cuadro 3.

4. Consideraciones sobre otros artrópodos asociados.

Observaciones de campo y laboratorio nos estimularon a prestar cierta atención al papel de algunos artrópodos asociados a esta comunidad. En general destacan por su abundancia crustáceos (Copepoda: Canthocamptidae), ácaros (Cryptostigmata), protozoarios y anélidos. Por su gran talla son evidentes algunas arañas, cucarachas y ortópteros.

Lophoblatta arawaka Hebard es una cucaracha común en las hojas jóvenes y aún enrolladas de *A. macrorrhiza*. En este sitio se establecen "familias" que reposan durante el día. Las mudas y las heces son arrastradas al fondo de la axila más joven y de allí a las subsecuentes cuando la precipitación es intensa. Por otra parte, *Epilampra sagitta* Hebard, otra cucaracha, es común sobre la línea de agua de las axilas de mayor edad y de igual modo reposa durante

el día contribuyendo con heces y mudas a enriquecer el contenido de materia orgánica de las axilas.

Ambas especies al ser perturbadas se sumergen en el agua de la axila. Se trata de un comportamiento de la mayoría de los ejemplares observados y evidentemente una adaptación a este tipo de ambiente. Existen referencias previas a los hábitos acuáticos de varias especies de dictiópteros tropicales (Shelford 1970, Roth y Willis 1960, Cromwell 1946, Sein 1923).

Para determinar el grado de la asociación marcamos con pintura blanca de uñas 19 ejemplares adultos (11 de *L. arawaka* y 9 de *E. sagitta*) colectadas sobre seis plantas distintas. Los ejemplares capturados sobre cada planta recibieron una marca distintiva. Las cucarachas fueron marcadas al atardecer y recuperadas en la mañana siguiente. Se recuperaron sobre la misma planta original 11 de los 19 ejemplares marcados (9/11 de *L. arawaka*; 2/8 de *E. sagitta*), resultados que indican una alta tasa de retorno a la planta hospedadora por parte de la primera especie y menor selectividad por parte de la segunda. En una segunda observación se analizó la actividad nocturna de *L. arawaka* y se encontró que la actividad máxima se alcanza entre las 9 y las 10 pm y el retorno a la planta ocurre al amanecer. En este caso se recuperaron 21 de las 25 cucarachas marcadas.

La estrecha asociación de esta especie (*L. arawaka*), combinada con su presencia en el 55,6% de las axilas de edad 1 y 28,7% de edad 2 (entre 2 y 30 individuos por axila) nos permite sugerir que las mudas y excretas de la mismas constituyen la matriz de materia orgánica que determina la colonización de otros artrópodos tan pronto la axila queda expuesta al ambiente. Menos importante es el papel de *E. sagitta* que sólo fue encontrada en el 1,8 % de las axilas.



Fig. 1. La planta *Alocasia macrorrhiza*

Otros artrópodos de gran talla fueron encontrados en las axilas. Un arácnido perteneciente a la familia Ctenidae, también se sumerge en el agua al ser perturbado, fue encontrado en el 4,9 % de las axilas y se observó su capacidad para depredar mosquitos que emergen de las pupas en el laboratorio. Algo semejante ha sido observado por Beaver (1983) en *Nepenthes albomarginata* donde se ha identificado una araña del género *Misumenops*.

Una especie de *Avicularia* de gran tamaño teje una tela en forma de túnel a partir del borde del agua y a lo largo del pecíolo. No fue posible observar el comportamiento alimentario de esta especie, pero sin duda los restos de sus presas y excretas son arrastrados al fondo de las axilas.

En algunas oportunidades, en especial durante la estación seca, fue posible encontrar individuos aislados de la rana *Hyla crepitans* reposando cerca del borde del agua en axilas viejas y de gran tamaño.

Todos estos integrantes de la comunidad de *Alocasia macrorrhiza* fueron igualmente observados sobre aráceas del género *Xanthosoma* en Panaquire y zonas

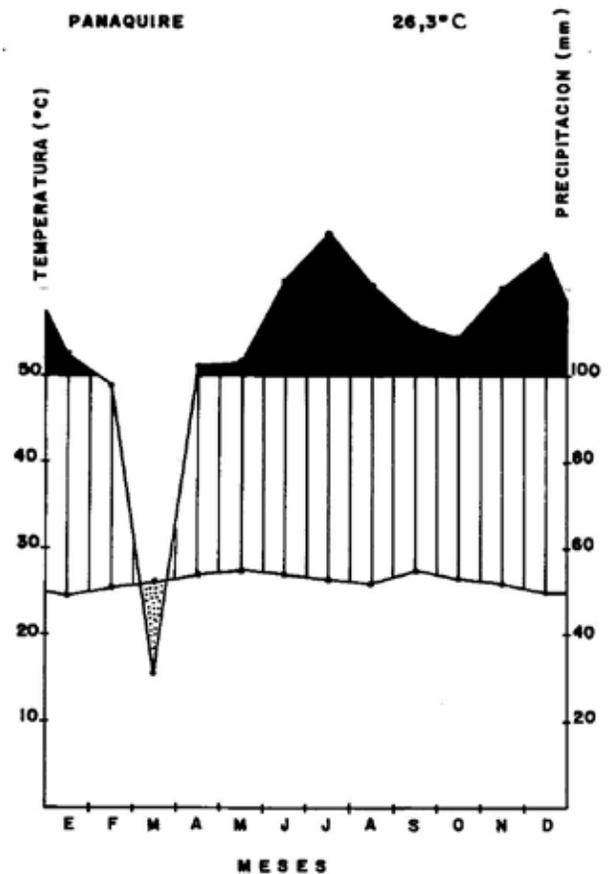


Fig. 2. Climadiagrama de Gause

aledañas. Esto permite inferir que existe una historia evolutiva previa que ha establecido una asociación adaptativa entre las aráceas y estos organismos.

Conclusiones

La comunidad de artrópodos asociada a las axilas de *Alocasia macrorrhiza* está constituida por a) especies acuáticas, b) especies terrestres y c) formas que ocasionalmente ocupan este ambiente. Se encontraron 41 especies o morfotipos diferentes. De las mismas 35 poseen larvas o ninfas acuáticas para quienes la planta constituye un hábitat importante. Dos dictiópteros (*Lophoblatta* y *Epilampra sagitta*) juegan un papel importante como fertilizadores tempranos del agua retenida en las axilas. Estas especies, así como una araña de la familia Ctenidae, muestran adaptaciones evidentes a este tipo de hábitat y se encuentran con frecuencia sobre otras aráceas nativas.

La comunidad de insectos se encuentra dominada por larvas del orden Díptera. El número de especies encontradas es elevado y es posible que esto se relacione con el carácter introducido de la planta, sus relaciones filogenéticas con aráceas nativas que también retienen agua y otras plantas morfológicamente semejantes. Cinco especies de Culicidae ocupan este ambiente en forma permanente: *Wyeomyia melanocephala*, *Wy. pertinans*, *Wy. ypsipola*, *Johnbelkinia ulopus* y *Toxorhynchites b. haemorrhoidalis*. Otros Culicidae utilizan este ambiente como refugio temporal (*Culex elongatus*, *Cx. pleuristriatus*, *Cx. daumastocampa*, *Phoniomyia pilicauda* y *Limatus durhamii*).

La diversidad de la fauna de mosquitos puede igualmente estar asociada a la permanencia del agua en las axilas y a un proceso de dehiscencia foliar que determina la presencia simultánea de agua en axilas de diferente edad (hasta 135 días). Así mismo, la diversidad elevada posiblemente pueda ser asociada a particiones en el nicho espacial (explotación de zonas distintas en el seno de cada axila), temporal (axilas de distinta edad) y diferencias en el comportamiento de la larva y morfología de las partes bucales.

Agradecimientos

Al Conicit por la beca que hizo posible la realización de los estudios de doctorado, al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela, que sufragó parcialmente los gastos del proyecto. A los Dres. Luis Bulla y Roberto Barrera por sus comentarios sobre el manuscrito, al Dr. Juan Carlos Navarro y al Lic. Hermes Piñango por sus consejos durante el proceso de actualización del trabajo, al Dr. Howard Frank por sus correcciones y comentarios, al Lic. Jorge Zegarra por su valiosa ayuda en la revisión final y al Sr. Yimmy Rosal por su colaboración en la conversión a formato digital de las figuras.

Referencias

- BEAVER R. 1983. The community living in *Nepenthes* pitcher plants. Fauna and food webs. In: Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts of Aquatic Insect Communities. JH Frank & LP Lounibos eds, Plexus Publ, New Jersey.
- BRADSHAW WE, HOLZAPFEL C. 1983. Predator mediated non-equilibrium coexistence of tree-hole mosquitoes in Southeastern North America. *Oecologia* 57: 239-256.
- BUNTING G. 1979. Sinopsis de las Araceae de Venezuela. *Rev Fac Agronom* 10: 139-290.
- CROWELL H. 1946. Notes on an amphibious cockroach from the Republic of Panama. *Entomol News* 57: 171-172.
- FISH D. 1983. Phytotelmata: Flora and fauna. En: Frank JH y Lounibos LP, editores. Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts of Aquatic Insect Communities. Plexus Publ., New Jersey.
- FRANK HJ. 1983. Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. In: Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts of Aquatic Insect Communities. JH Frank and LP Lounibos, eds Plexus Publ, New Jersey.
- KITCHING RL. 2000. New York. Food webs and containers habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmata. Cambridge University Press. 431 pp.
- LOUNIBOS LP. 1981. Habitat segregation among African treehole mosquitoes. *Ecol Entomol* 6: 129-154.
- LOUNIBOS LP. 1983. The mosquito community of treeholes in subtropical Florida. En: Frank JH y Lounibos LP, editores. Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts of Aquatic Insect Communities. Plexus Publ, New Jersey.
- LOUNIBOS LP. 1985. Interaction influencing production of treehole mosquitoes in South Florida. En: Lounibos LP, Rey JC, Frank JH, editores. Ecology of Mosquitoes. Proceedings Workshop. Welaka, Fla. pp 65-77.
- LOUNIBOS LP, MACHADO-ALLISON C. 1983. Oviposition and egg brooding by the mosquito *Trichoprosopon digittatum* in cacao husks. *Ecol Entomol* 8: 475-478.
- LOUNIBOS LP, FRANK JH, MACHADO-ALLISON CE, NAVARRO JC, OCANTO P. 1987a. Seasonality, abundance and invertebrate associates of *Leptagrion siguerai* in *Aechmea* bromeliads in a Venezuelan rain forest (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatol* 16: 193-199.
- LOUNIBOS LP, FRANK JH, MACHADO-ALLISON CE, OCANTO P, NAVARRO JC. 1987b. Survival, development and predatory effects of mosquito larvae in Venezuelan phytotelmata. *J Trop Ecol* 3: 221-242.
- MACHADO-ALLISON CE, RODRÍGUEZ DJ, BARRERA R, GÓMEZ C. 1983. The insect community associated with inflorescences of *Heliconia caribaea* Lamarck in Venezuela. En: Frank JH y Lounibos LP, editores. Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts of Aquatic Insect Communities. Plexus Publ, New Jersey.

- MACHADO-ALLISON CE, BARRERA R, FRANK JH, DELGADO L, GÓMEZ C. 1985. Mosquito Communities in Venezuelan Phytotelmata. En: Lounibos LP, Rey JC, Frank JH, editores. Ecology of Mosquitoes. Proceedings Workshop. Welaka, Fla. pp 79-93.
- MARNR (MINISTERIO DEL AMBIENTE Y DE LOS RECURSOS NATURALES RENOVABLES), 1982. Mapa de la Vegetación Actual de Venezuela. Proyecto Sistemas Ambientales Venezolanos. Caracas.
- NAVARRO JC, BASTIDAS RJ, ZAVALA Y. 1994. Fauna de Mosquitos del Estado Falcón, Venezuela. I. Nuevos registros y listado general. Act Cient Venezolana 45(4): 1-10.
- NAVARRO JC, MACHADO-ALLISON CE. 1995. Aspectos Ecológicos de *Sabethes chloropterus* (Diptera: Culicidae) en un Bosque Húmedo del Edo. Miranda, Venezuela. Bol Entomol Venez NS 10 (1): 91-104
- NAVARRO JC, INGUNZA J, FERNÁNDEZ Z, BARRERA R. 1995. Mosquitoes and bromeliads: species-specific selectivity patterns on the northern coast and southern Guiana Shields in Venezuela. En: Mosquito vector control and biology in Latin America-Fifth Symposium. J Am Mosq Control Assoc 11 (3): 345-346.
- HARBACH RE, NAVARRO JC. 1996. A new species of *Anopheles* subgenus *Kerteszia* (Diptera: Culicidae) from Venezuela. Entomol Scandinavica. 27: 207-216.
- NAVARRO JC. 1996. *Toxorhynchites haemorrhoidalis superbus* (Dyar & Knab 1906), nuevo registro para la fauna de Culicidae de Venezuela. Act Biol Venez 17: 1.
- NAVARRO JC, LIRIA J, BARRERA R. 1998. Mosquito-Phytotelmata Biogeography in Venezuela Using Parsimony Analysis of Endemicity. J Am Mosq Control Assoc 14 (3): 229.
- NAVARRO JC. 1998. Fauna de Mosquitos (Diptera: Culicidae) del Parque Nacional Cerro Copey, nuevos registros para Nueva Esparta. Bol Ent Venez 13(2): 187-194.
- MOGI M. 1984. Distribution and overcrowding effects in mosquito larvae (Diptera: Culicidae) inhabiting taro axils in the Ryukyus, Japan. J Med Entomol 21: 63-68.
- MOGI M, HORIS M, MIYAGI I, CABRERA BD. 1985. Succession, distribution, overcrowding and predation in aroid axils, with special reference to mosquitoes. In: Ecology of Mosquitoes: Proceedings of a Workshop, Welaka, Fla, LP Lounibos, JR Rey, JH Frank, eds, pp 95-121.
- MOGI M, SEMBEL DT. 1996. Predator-prey system structure in patchy and ephemeral phytotelmata: aquatic communities in small aroid axils. Res Popul Ecol 38(1): 95-103.
- OCANTO PJ. 1987. Ecología de la familia Culicidae asociadas a trampas de *Bambusa vulgaris* (Schrade) a través de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Henri Pittier. Trabajo Especial de Grado, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela.
- O'MEARA GF, EVANS LF, GETTMAN AD, PATTERSON AW. 1995. Exotic tank bromeliads harboring immature *Aedes albopictus* and *Aedes bahamensis* (Diptera: Culicidae) in Florida. J Vector Ecol 20(2): 216-224.
- O'MEARA GF, CUTWA MM, EVANS LF. 2003. Bromeliad-inhabiting mosquitoes in south Florida: native and exotic plants differ in species composition. J Vector Ecol 28(1): 37-46.
- REINERT JF. 1975. Mosquito generic and subgeneric abbreviations (Diptera: Culicidae). Mosq Syst 7(2):105-110.
- REINERT JF. 1982. Abbreviations for mosquito generic and subgeneric taxa established since 1975 (Diptera: Culicidae). Mosq Syst 14(2): 124-126.
- REYES M. 1986. Comunidad de insectos acuáticos asociados a *Bambusa vulgaris* (Schrade) en el Valle de Caracas. Trabajo Especial de Grado, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela.
- ROTH LM, WILLIS ER. 1960. The Biotic Associations of Cockroaches. Smiths Misc Coll 141: 1-470.
- SEIFERT RP, SEIFERT FH. 1976. Natural history of insects living in inflorescences of two species of *Heliconia*. J NY Ent Soc 34: 233-242.
- SEIFERT RP, BARRERA R. 1981. Cohort studies on mosquito (Diptera: Culicidae) living in the water-filled floral bracts of *Heliconia aurea* (Zingiberales: Musaceae). Ecol Entomol 6: 191-197.
- SEIN F. 1923. Cucarachas. Puerto Rico Insular Exp Stat Circ N° 64: 12 pp.
- SHELFORD R. 1970. Aquatic cockroaches. The Zoologist 2: 221-226.
- WALTER H, MEDINA E. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. Bol Soc Ven Cienc Nat 29: 211-240.