

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

**Variación Altitudinal en la Diversidad y Composición de la
Comunidad de Invertebrados Asociada a Bromelias en un
Bosque Nublado del Noroccidente de Pichincha**

Ernesto Villacís – Pérez

Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de
Licenciado en Ecología Aplicada

Quito, Diciembre de 2011

© Derechos de autor
Ernesto Villacís–Pérez
2011

Dedicatoria

Quiero dedicar este trabajo a mi familia, en especial a mi madre, quien me apoyó incondicionalmente durante toda mi carrera y el tiempo que tomó alcanzar mis metas.

A la Universidad San Francisco de Quito, centro de enseñanza que le dio sentido a mi vida y me mostró el camino que seguiré de ahora en adelante.

A la capoeira, que supo cómo refrescar mi mente y mi cuerpo para poder seguir con este arduo trabajo.

Por último a mis amigos, por el simple hecho de siempre estar ahí.

Agradecimientos

Al Instituto Earthwatch, por dejarme ser parte de sus proyectos de investigación y conservación. Aun más, por permitirme desarrollar mi trabajo con apoyo económico y logístico.

A Mika Peck Ph.D., Simon Maddock, Liz Smith, Jessie Knapp, Tim Cale, investigadores de la Universidad de Sussex que realizan trabajos de investigación en la Reserva Santa Lucía, y quienes me apoyaron logísticamente en la fase de campo.

A Carlos Valle Ph.D., por su guía académica y por el tiempo dedicado a la dirección de este proyecto.

A Diego F. Cisneros-Heredia, por su apoyo en todo el proceso de realización de este trabajo, y por ser una fuente constante de inspiración y de conocimiento.

A Noe Morales y a los miembros de la cooperativa Santa Lucía, quienes realizan el mayor trabajo de todos al conservar un área natural con un valor inmesurable para toda la sociedad.

A los voluntarios nacionales e internacionales que ayudaron durante la colección y el procesamiento de las muestras.

Resumen

Los patrones de diversidad son observables a distintas escalas en el planeta. La concentración de diversidad y abundancia de especies en los trópicos es el resultado de varios factores, como valores altos de productividad primaria neta y acceso a energía. Estos efectos también son responsables de diferencias altitudinales de la diversidad. Las barreras geográficas y fisiológicas impuestas por ecosistemas de montaña representan costos altos de colonización para los organismos a mayor altitud, debido a la reducción de nichos posibles para explotar. El uso de microcosmos, como fitotelmata de bromelias, presenta una oportunidad para analizar procesos ecológicos como dispersión y colonización. Además, sus límites discretos permiten analizar las comunidades que viven dentro de estas plantas. El objetivo de este estudio es analizar la variación de la diversidad de especies de invertebrados asociados a bromelias debido a la altitud. Se colectaron diez bromelias pertenecientes a la reserva de bosque nublado Santa Lucía en el noroccidente de Pichincha, Ecuador. Las muestras cubrieron el rango altitudinal de la reserva (1400 m - 2600 m). Previo a la colección de cada bromelia se registraron variables como el porcentaje de cobertura de dosel, altitud sobre el nivel del mar, y medidas físicas de la planta (talla y diámetro en la base). En el laboratorio, su fauna fue separada, identificada taxonómicamente y clasificada en morfoespecies.

Se encontraron 4064 individuos pertenecientes a 197 morfoespecies de 4 phyla animales. La riqueza y la abundancia de especies fue cuantificada utilizando índices de diversidad alfa, y se evaluó la similitud entre las comunidades utilizando índices de similitud de diversidad beta. Los resultados encontrados

sugieren que existe una correlación positiva entre la altitud y la diversidad de las comunidades. Estas comunidades experimentan altas tasas de inmigración; responden a un modelo de abundancia de series logarítmicas, en el que se observa una gran cantidad de especies representadas por un solo individuo. Las curvas de rarefacción muestran un pico de diversidad esperada a 2100 metros sobre el nivel del mar, lo que eleva en 300 metros los picos de diversidad reportados en la literatura para otras regiones. Estos patrones de diversidad pueden ser explicados por factores ambientales de gran escala, como productividad primaria neta. A mayores altitudes se registra un descenso en la diversidad, lo que es observable de varios grupos animales como pájaros e insectos.

Abstract

Diversity patterns can be observed at different scales across the planet. The high concentration of species diversity and abundance in the tropics occurs and is maintained by several factors, such as peaks of primary net productivity and access to energy. These effects can also be responsible for diversity variation due to altitude. Mountain ecosystems pose a geographical and physiological barrier to the dispersion of organisms, and colonization costs are higher when altitude increases due to the lack of available niches to colonize. Using microcosms such as phytotelmata bearing plants (i.e. bromeliads) presents an opportunity to analyze ecological processes such as dispersion and colonization. Their limits are more discrete than other ecosystems and they allow their faunal communities to be easily observed and collected. The main objective of this study is to analyze the variation of the diversity and abundance of invertebrate species that inhabit bromeliads due to altitude.

Ten bromeliads were collected from the Santa Lucia Cloud Forest reserve, in the Northwestern region of Pichincha, Ecuador. The samples covered the whole altitude range of the reserve (1400 m - 2600 m). Prior to collecting the bromeliads, a series of environmental variables were taken (i.e. canopy cover percentage, altitude above sea level, bromeliad height and diameter at the base). Their fauna was sorted, taxonomically identified and lastly, classified into morphospecies. 4063 individuals were found and classified into 197 morphospecies comprising 4 animal phyla. Species richness and abundance were quantified using alpha diversity indexes, and the similarity of the faunal communities at different altitudes was analyzed using beta diversity indexes. These results suggest that there is a

positive correlation between altitude and community diversity. These assemblages of animals experience high rates of immigration; they respond to a logarithmic series abundance model, where morphospecies represented by a single individual are the most common. Rarefaction curves show an expected diversity peak at 2100 meters above sea level, which rises by 300 meters the previously reported diversity peaks of similar ecosystems in other regions. These diversity patterns can be explained by large-scale factors, such as primary net productivity, among others. Species diversity decreases when altitude increases in several animal groups, such as birds and insects.

Tabla de Contenidos

Introducción	2
Uso de microcosmos	4
Fauna Asociada a Bromelias	7
Bosque Nublado	9
Revisión de la Literatura	12
Metodología	17
Área de Estudio	17
Muestreo de las Bromelias	18
Procesamiento de las muestras	18
Análisis Estadísticos	20
Índice de equidad de Shannon (H') y riqueza específica (S).....	21
Curvas de rarefacción	22
Modelos de abundancia (series logarítmicas).....	22
Análisis de agrupamiento a partir de índices de diversidad beta	23
Resultados	25
Estimación de la riqueza de especies como medida de diversidad	26
Estimación de la diversidad en términos de la estructura de la comunidad	27
Índices de diversidad beta como distancia de agrupamiento	28
Limitación de los Resultados	30
Discusión	32
Variación en la Estructura de la comunidad de invertebrados asociados a bromelias	32
Implicaciones ecológicas del estudio	34
Conclusiones	38
Material de Referencia	42
Anexos	49

Figuras	49
Tablas.....	54

Introducción

Los patrones de diversidad en el planeta son de interés para toda la sociedad; determinan dónde y cómo se originan recursos naturales, fuentes de diversidad, materia prima y recursos alimenticios (Jablonski *et al.*, 2006). Además, son de interés para la ciencia al permitir elucidar las relaciones y orígenes evolutivos de los distintos taxones presentes en todo el mundo. Wallace (1878) describió los patrones zoogeográficos en el mundo, dividiéndolo en seis ecozonas que determinan el pasado evolutivo y biogeográfico de varios grupos animales mayores (mamíferos, reptiles y aves).

Las gradientes de diversidad son parte de estos patrones de distribución y de ocurrencia de especies. La más notoria y observable en la actualidad es el incremento de la diversidad a lo largo de un gradiente latitudinal. Jablonski *et al.* (2006) denomina a los trópicos 'cunas y museos' de la diversidad, denotando su importancia en la generación de nuevas especies y taxones superiores, y el mantenimiento de esta diversidad a lo largo del tiempo. Se ha observado un patrón de incremento y concentración de la diversidad a latitudes medias desde el Mesozoico hasta el Paleozoico, a pesar de que la gradiente pudo haber desaparecido o variado significativamente a lo largo del tiempo debido a efectos de las posibles extensiones masivas en los trópicos (Jablonski *et al.*, 2006). Una serie de investigaciones han llegado a cuantificar esta gradiente latitudinal en términos de riqueza, abundancia y variación de la diversidad. Comúnmente se observa una tendencia casi monotónica de valores que van disminuyendo cuando

aumenta o disminuye la latitud (Grytnes y Vetaas, 2002). Utilizando diferentes taxones de plantas y animales, incluyendo pájaros, insectos, bivalvos y organismos de agua dulce se ha llegado a conclusiones similares: la diversidad decrece a medida que se aleja de los trópicos (a nivel regional) y mientras aumenta la altitud (a nivel local; Hillebrand, 2004; Grytnes y Vetaas, 2002). Independientemente de la latitud, varios estudios han demostrado una disminución en la diversidad a mayor altitud en diversos grupos de plantas y animales de una variedad de ecosistemas (Loreau y Mouquet, 1999; Brown y Lomolino, 1998; Lieberman *et al.*, 1996).

Múltiples factores pueden influir sobre estos patrones de biodiversidad, pero no existe un consenso sobre cuán importante es cada uno de ellos; esto se discute más adelante en la sección de revisión de la literatura (Whittaker y Willis, 2001). Tales pueden ser factores bióticos (i.e. gradiente de productividad primaria, competencia intra e interespecífica, depredación, migración), o factores abióticos (i.e. temperatura, humedad relativa, presión parcial de O₂ y de otros gases ambientales, disponibilidad de energía) que afectan la dispersión y la colonización de nuevos ambientes (Wright *et al.* 1993 citado en Grytnes y Vetaas 2002; Jablonski *et al.*, 2006; O'Dea *et al.*, 2006; Dillon *et al.*, 2005; Loreau y Mouquet, 1999). Los efectos ambientales sobre la diversidad han sido estudiados desde el siglo 19, con Alexander von Humboldt liderando las investigaciones. Sus conclusiones dieron luz al efecto de las barreras geográficas en la dispersión de los animales. El efecto de la altitud sobre la diversidad en una barrera (i.e., una montaña) es debido a la variación de factores ambientales, los cuales presentan

diferentes presiones sobre la fisiología de los organismos, en lugar de ser únicamente barreras físicas que no pueden ser atravesadas (Humboldt, 1805).

Estas observaciones tienen implicaciones diferentes en los trópicos en comparación a zonas templadas: altas y bajas latitudes experimentan un solapamiento en los valores de temperatura debido a la estacionalidad del área. Esto determina que en las zonas templadas los organismos tengan adaptaciones amplias y variables al cambio de temperatura, por lo que los costos de dispersión y de colonización de nuevos ambientes son más bajos, y el flujo genético es más alto, resultando en menor especiación alopátrica. En los trópicos, la estabilidad en la temperatura a lo largo del año evita cualquier solapamiento entre las temperaturas experimentadas a altas y a bajas altitudes. Sin embargo, los ciclos de temperatura diarios que experimentan los organismos pueden llegar a tan dramáticos como los organismos de las zonas templadas. Las adaptaciones fisiológicas de los organismos son más susceptibles a los cambios de temperatura, por lo que los costos de dispersión y de colonización son mayores; el flujo de genes es menor, y la probabilidad de que incremente la especiación alopátrica aumenta (Ghalambor *et al.*, 2006).

Uso de microcosmos

La disponibilidad de ambientes propicios para las comunidades de animales son otro factor a considerar en los gradientes de diversidad. Los patrones de productividad primaria neta y de migración de especies son importantes para

determinar la ocurrencia de las plantas hospedadoras de comunidades faunísticas, y por lo tanto, son otra barrera a la colonización de nuevos ambientes por los organismos a distintas altitudes (Richardson, 1999; Loreau y Mouquet, 1999).

La gradiente altitudinal ha sido medida en plantas, pájaros e insectos (Grytnes y Vetaas, 2002; O'Dea *et al.*, 2006; Ghalambor *et al.*, 2006; Dillon *et al.* 2005). Estos estudios se suman a la larga lista de publicaciones que utilizan restricciones taxonómicas para analizar estas gradientes (Navarro *et al.* 2007; Srivastava *et al.*, 2005). Armbruster *et al.* (2002) denota la importancia y las ventajas de realizar estudios utilizando comunidades enteras de organismos para poder conocer la verdadera diversidad del área. La metodología que se encuentra disponible para muestrear grupos de insectos suele presentar sesgos, sobretodo cuando se utilizan trampas en un solo estrato del bosque, o con lámparas de un corto espectro de longitud de onda.

La relación entre diversidad y los factores mencionados puede ser explicada si se usan ecosistemas reales y con límites definidos, por lo cual se sugiere el uso de microcosmos para estudiar patrones de colonización, dispersión e interacción entre especies. Estos suelen presentar una comunidad de fauna densamente concentrada, lo que los hace excelentes modelos de estudio para procesos ecológicos que serían más difícil de manipular y de estudiar en ecosistemas más grandes, complejos y menos delimitados (Richardson, 1999).

Los microcosmos pueden tener propiedades diferentes y encontrarse en distintos hábitats. Pueden ser las comunidades de microartrópodos asociadas a parches

de briófitas; comunidades de microcrustáceos en piscinas formadas por rocas; o la fitotelmata de plantas como las heliconias (*Heliconiaceae*), los huecos en los troncos de los árboles y en hierbas (*Poaceae*) o varios representantes de bromelias (*Bromeliaceae*; Srivastava *et al.*, 2004). Fitotelmata es una denominación utilizada para nombrar al agua que es contenida en plantas. El patrón arquitectónico de las bromelias permite la ocurrencia de fitotelmata. Los residuos que caen del dosel son acumulados en los ejes de las hojas y son descompuestos por microorganismos y las comunidades de invertebrados asociados; sus residuos y el resto de compuestos son absorbidos por tricomas especializados de la planta (Nadkarni y Primack, 1989 en Richardson, 1999; Greeney, 2001; Kitching, 1971).

La familia *Bromeliaceae* forma el grupo de plantas vascular más abundantes y comunes en el Neotrópico, únicamente superado por las orquídeas (*Orchidaceae*; Gentry y Dodson, 1987). Su forma de vida es principalmente epifítica, a pesar de que se pueden encontrar formas terrestres. Su presencia en un ecosistema depende de la presencia de varios factores ambientales, como altura a la que se encuentren en los árboles, acceso a la luz, humedad relativa y cantidad de neblina a la que están expuestas. (Heitz y Heitz-Seifert, 1995; Grubb y Whitmore 1966; Ingram y Nadkarni, 1993). Su distribución en el Ecuador está determinada tanto por la altitud sobre el nivel del mar en la que se encuentren, como por las características climáticas y físicas de ambas pendientes de los Andes. Las estribaciones occidentales presentan un volumen relativo de lluvia menor y menos estable a lo largo del año en comparación a las estribaciones orientales, por lo

que la distribución de epífitas está concentrada en su mayoría en ecosistemas de mayor altitud, como los bosques montanos (Gilmartin, 1973).

Según Gentry (1993) y Richardson (1999), los géneros más comunes y con mayor diversidad de especies del noroeste de América del Sur son *Tillandsia*, *Guzmania* y *Vriesia*. A pesar de no ser el género más diverso, *Guzmania* parece dominar el área a lo largo de su rango altitudinal (Peck y Mariscal, estudio en proceso).

Fauna Asociada a Bromelias

Las bromelias proveen un hábitat apropiado para una miríada de organismos (Richardson, 1999). Las comunidades que se han reportado en la literatura incluyen grupos de animales que van desde los protozoarios hasta vertebrados, como anfibios y reptiles (Picado, 1913 en Kitching, 2000). Los taxones más comúnmente encontrados dentro de bromelias son representantes de los phyla Annelida y Arthropoda: representantes del subphylum Crustacea, como isópodos; clase Insecta con órdenes Coleoptera, Diptera e Hymenoptera entre los más abundantes (Richardson, 1999; Fragoso y Rojas-Fernández, 1996; Montero *et al.*, 2010). Estas plantas también acogen a organismos que necesitan de agua para completar sus ciclos de vida. Esto incluye a caracoles (Gasteropoda), anfibios (Anura) y a muchas especies de mosquitos (Diptera; Wittman, 2000).

La fauna que está asociada a la fitotelmata de la base de la planta y a las hojas suele estar conformada por organismos especialistas de bromelias, debido a que

no se encuentran en otros hábitats (Richardson, 1999). Las relaciones entre hormigas y bromelias han sido reportadas en varios ecosistemas, probablemente debido a las múltiples interacciones que estos insectos tienen con las plantas. Éstas se ven beneficiadas por el cuidado provisto por las hormigas, por la dispersión de sus semillas, por el alimento provisto por las hormigas, entre otras. A pesar de esto, se tiene poca evidencia sobre las relaciones entre otros organismos y las bromelias, e incluso se piensa que relaciones más estrechas, como asociaciones entre invertebrados y especies diferentes de bromelias pueden ser improbables (Benzing, 2000). Ngai y Srivastava (2006) sugieren que la mayoría de las bromelias están dominadas por organismos detrívoros, como larvas de tipúlidos y chironómidos (orden: Diptera) y scítidos (orden: Coleoptera). La comunidad también suele estar conformada por organismos depredadores. Los grupos de depredadores más comunes encontrados en el microcosmos de las bromelias son las larvas de libélulas (orden: Odonata), el subphylum Myriapoda, y representantes de la clase Arachnida como opiliones (orden: Opiliones) y arañas verdaderas (orden: Aranea; Ngai y Srivastava, 2006; Armbruster *et al.*, 2002).

Este estudio define a toda la fauna asociada a una planta como una comunidad entera para facilitar la definición de una 'comunidad'; sin embargo, existen varias definiciones para describir a una comunidad (Cotgreave *et al.*, 1993). Si bien las hormigas conforman un ejemplo entre una posible co-evolución entre la planta y el huésped, la estructura física de la bromelia permite la partición de diferentes microhábitats a los cuales se pueden asociar diferentes tipos de organismos. Por

lo tanto, la definición que se ajusta a este tipo de ambientes suele ser la de una comunidad con interacciones débiles entre las especies que se encuentran ahí, y que por lo tanto no co-evolucionaron juntas, y que no conforman verdaderas redes alimenticias (Armbruster *et al.*, 2002; Montero *et al.*, 2010; Kitching, 2000).

Bosque Nublado

La característica abundancia de plantas epífitas en bosques nublados, en comparación con los bosques de tierras bajas, es un resultado del efecto de la neblina y del constante ingreso de agua en forma líquida en este tipo de ecosistemas, y no solamente de la temperatura relativa del área (Grubb y Whitmore, 1966; Bubb *et al.*, 2004).

El bosque nublado es un ecosistema definido por la presencia constante de nubes y de neblina, sobretodo cuando éstas entran en contacto con la pendiente de una montaña (Bubb *et al.*, 2004). A pesar de su distribución limitada y bajo porcentaje de cobertura en la Tierra (2.5% de la superficie de los bosques tropicales del mundo) este tipo de ecosistema presenta un nivel alto de endemismo y de diversidad de especies de flora y de fauna. Este patrón es observable a lo largo de la región de los trópicos y en especial en ecosistemas montañosos y accidentados de cordilleras, como la de los Andes (Bubb *et al.*, 2004; Jablonski *et al.* 2006). En el Ecuador los bosques nublados se extienden en un rango altitudinal que va desde aproximadamente los 1400 metros hasta aproximadamente los 3000 m (Sierra, 1999).

Los bosques nublados se ven amenazados por un constante incremento en las tasas de deforestación con fines agrícolas y por efectos de cambio climático, principalmente (Bubb *et al.*, 2004). Foster (2001) reporta que el cambio altitudinal del óptimo climático para ecotonos de bosques nublados puede ser un efecto importante para la estabilidad del ecosistema. El aumento de la concentración de CO₂ en el planeta debido a cambio climático resultará en un cambio negativo en la altura a la que las nubes se sumergen en el sotobosque. Esto podría ocasionar pérdidas de fauna y flora, en especial de epífitas (vasculares y no vasculares; Foster, 2001). Todos estos factores pueden resultar en cambios en la red alimenticia del bosque, lo que en última instancia determina la salud del ecosistema.

Este ecosistema presenta un alto potencial para brindar servicios ambientales importantes como captación de agua, que contribuye al mantenimiento del caudal de los ríos del área. En el valle de Los Negros, en Bolivia, más de 20 km² se conservan mediante un servicio de pago por servicios ambientales, para mantener un hábitat importante de pájaros, y como fuente de agua (Asquith *et al.*, 2008). En el Ecuador, las iniciativas fomentadas por el gobierno central han permitido conservar áreas privadas y comunitarias a través de remuneración económica. Las fuentes de agua del país son administradas en áreas protegidas y en distritos metropolitanos. Sin embargo, no existen estudios que determinen el volumen de agua que es captado en ecosistemas como el bosque nublado. Hietz y Briones (1998) estudió las adaptaciones de los helechos para captar el agua de lluvia en

el dosel en un bosque nublado mexicano. Estas plantas, junto con otras epífitas, condensan el agua atmosférica y la conducen a través del tronco de su hospedador a riachuelos formados naturalmente, los cuales desembocan y contribuyen al caudal de ríos mayores a menor altitud (Bubb *et al.*, 2004).

El bosque nublado alberga a muchas especies emblemáticas para el sector, y de importancia ecológica para el ecosistema. Un ejemplo de estos es el oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*), el cual es considerado una especie paraguas. Esto quiere decir que su conservación influye sobre otras especies del ecosistema, en un efecto en cadena. El oso se alimenta de bromelias, y es importante dispersor de semillas de árboles del género *Ficus* (Castellanos *et al.*, 2005).

Las poblaciones humanas tienen también una relación histórica con el bosque nublado. Las diversas especies de palmas, cuyos usos incluyen la elaboración de materia prima y de alimento son aprovechadas por las personas incluso hasta el día de hoy. Estas plantas también son componentes importantes del ecosistema al albergar especies de pájaros en sus hojas, y al crear espacios para fitotelmata en sus brácteas (Svenning y Balsev 1998).

Revisión de la Literatura

Se han reportado una serie de factores que pueden causar variaciones en la riqueza y abundancia de especies de invertebrados que están asociadas a bromelias. Uno de los principales factores identificados es el tamaño de la planta. Araújo *et al.* (2007) y Richardson (1999) reportaron diferencias significativas en la diversidad de las comunidades de invertebrados que viven en bromelias cuando se analizó el efecto del tamaño de ecosistemas cerrados. La teoría de biogeografía indica que un ecosistema cerrado tiene diferentes capacidades de albergar diversidad si es que se consideran los efectos del tamaño del mismo y de la proximidad con otros ecosistemas (Cox y Moore, 2005). Ambos estudios realizaron análisis de regresión múltiple para medir el efecto de la altura de la planta y del diámetro de su base, como indicador del volumen de agua que contenía. Por otra parte, Armbruster *et al.* (2002) también encontró que el efecto de la complejidad de la estructura de la bromelia era determinante para la variación de diversidad entre bromelias. Su estudio se basa en la premisa de que una planta más grande tendrá más espacios disponibles para colonizar y mayores subdivisiones a causa de la cantidad de hojas vivas presentes.

Varios estudios demuestran que la altura con respecto al suelo pueden cambiar la estructura de las comunidades faunísticas que habitan dentro de las bromelias: Heitz y Heitz-Seifert (1995) observaron que la altura del dosel es un determinante para la estructura de las comunidades de plantas epífitas en el bosque; sin embargo, Mestre *et al.* (2001) sugiere que las comunidades faunísticas que

habitan dentro de bromelias epífitas en el bosque no se ven afectadas directamente por la altura en la que se encuentran.

Ingram (2000) denota que las bromelias expuestas a un menor porcentaje de cobertura de dosel, como las que se encuentran a mayor altura en un árbol, se ven afectadas por ciclos más severos de desecación y de exposición directa a la lluvia, en comparación con las que se encuentran en el sotobosque.

Una serie de factores bióticos pueden influir sobre la diversidad y la estructura de las comunidades de invertebrados. Cotgreave *et al.* (1993) investigó la relación entre el tamaño corporal de los individuos de una comunidad, y el tamaño y la estructura de la población en las bromelias. Su estudio no tuvo ninguna restricción taxonómica, por lo que se investigó la comunidad entera de invertebrados macroscópicos. Encontró una leve tendencia a encontrar más organismos de tamaños medios y menos organismos de extremos en tamaño. Por otro lado, Holt *et al.* (1999) consideró las diferencias entre la riqueza y abundancia de especies de depredadores y de presas en comunidades asociadas a bromelias, como resultado de las interacciones entre depredadores y presas.

La medición de los patrones de diversidad a diferentes escalas son de interés para ecólogos y conservacionistas. Las gradientes latitudinales y altitudinales han sido cuantificadas en diferentes hábitats y a diferentes escalas (Jablonski *et al.*, 2006; O'Dea *et al.*, 2006; Grytnes y Vetaas, 2002); sin embargo, no existe un consenso definitivo del porqué se mantienen estos patrones. El principal problema

de la medición de la diversidad es la definición de las escalas de los estudios que se realizan. Dos grandes aspectos que influyen la diversidad a diferentes escalas son factores biogeográficos y factores ecológicos. Los primeros se enfocan en el surgimiento de taxones nuevos, o endemismo; estos estudios deben concentrarse en patrones evolutivos y en distribuciones históricas. Por otro lado, los patrones de riqueza de especies pueden ser explicados por factores ecológicos y a controles de dispersión actuales (Whittaker y Willis, 2001).

Otro problema surge cuando no se definen apropiadamente los factores relevantes a la escala del trabajo considerada, y la metodología utilizada para el efecto (Whittaker y Willis, 2001). El uso de la teoría de biogeografía en islas como base teórica para la variación de diversidad es consistente con la observación de un mayor número de especies en áreas más grandes (Rosenzweig, 1995). La analogía entre bromelias e islas con límites cerrados en los que se aplica la teoría de biogeografía ha sido denotada por Richardson (1999). Esta teoría ha sido utilizada en una variedad de estudios que consideran el tamaño del área como efecto sobre la diversidad; estudios a grandes escalas utilizando islas reales (Stracey y Primm, 2006), y estudios de microcomunidades en escalas más pequeñas (Frank y Lounibos, 1987). Sin embargo, la cantidad de estudios que consideran escalas pequeñas es reducida, posiblemente por la característica que tiene esta teoría de sobre-simplificar los procesos que ocurren naturalmente (Brown y Lomolino, 2000).

Existen pocos estudios a comparación con otras regiones que analizan la composición completa de la fauna asociada a bromelias en las estribaciones occidentales de los Andes ecuatorianos, en especial en el bosque nublado (Richardson, 1999). Por ejemplo, Jabiol *et al.* (2009) provee un arduo análisis de la comunidad de insectos acuáticos asociados a bromelias en Guyana Francesa; Nadkarni y Longino (1990) examinan las poblaciones de hormigas cortahojas del dosel de los árboles del bosque nublado de Costa Rica; Fragoso y Rojas-Fernandez (1996) investigaron la distribución de gusanos de tierra en bromelias de México.

El presente estudio llena un vacío en la literatura publicada sobre comunidades enteras de invertebrados asociadas a bromelias en el país y en estas estribaciones de los Andes.

El objetivo general de este trabajo es determinar las relaciones entre factores geográficos y climáticos (i.e. altitud, la estructura de la planta y el porcentaje de cobertura), y la estructura de las comunidades faunísticas dentro del ecosistema de las bromelias a lo largo de un gradiente altitudinal.

Se identificaron las siguientes hipótesis a poner a prueba para cumplir con los objetivos mencionados:

- La diversidad de especies de la fauna asociada a bromelias aumentará con el incremento de altitud sobre el nivel del mar.
- La riqueza y abundancia de especies aumentará con la complejidad estructural de las plantas.

- La diversidad de especies asociadas a bromelias va a aumentar con un mayor porcentaje de cobertura de dosel.

Metodología

Área de Estudio

El estudio se realizó en la Reserva Ecológica Bosque Nublado “Santa Lucía” (0°7’N, 78°36’W), localizada en la proximidad del barrio La Delicia, parroquia Nanegal, al noroccidente de la provincia de Pichincha, Ecuador.

La reserva tiene 7,4 km², de las cuales el 70% corresponde a bosque primario, 20% a bosque secundario y 10% a silvipasturas, plantaciones de café y de caña de azúcar, a facilidades turísticas de la reserva (Peck, in litt.). La reserva se ubica sobre la punta de una montaña (1400 m – 2600m) y tiene una topografía muy accidentada, presentando riscos, quebradas y áreas extremadamente empinadas. El área de la hostería se encuentra a una altitud de 1900m e incluye habitaciones e instalaciones de investigación (i.e., laboratorio).

En un período de tres años se ha determinado que la temperatura promedio es de 17,5°C (rango: 12,5°C – 24,8°C) en la altitud más baja de la reserva (1419m) y de 12,5°C (rango: 9,0°C – 22,0°C) en la parte más alta (2534m; Peck, documento no publicado). El volumen promedio de lluvia que se recibe al año es de 3150mm; sin embargo, existe una breve temporada seca de Junio a Agosto, cuando se realizó este. Durante estos meses, los días eran mayoritariamente soleados por la mañana y nublados y lluviosos durante las tardes, con volúmenes que oscilaban alrededor de los 2,8 mm de lluvia al día (observación personal).

Muestreo de las Bromelias

Se colectó un total de 10 bromelias epífitas del género *Guzmania*, a lo largo de los senderos de la Reserva Santa Lucia (Tabla 1). Al momento de seleccionar cada bromelia a ser colectada se registró la altura (en metros) a la que se ubicaba sobre el suelo. Se estandarizó la altura máxima de colección 2,5m sobre el suelo por facilidad de colección. Se registró la altitud a nivel del mar usando un GPS marca Garmin. Todas las bromelias incluidas en este estudio fueron colectadas en bosque primario. Se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de dosel sobre la bromelia (variando desde 0% para dosel completamente abierto y 100% para el dosel completamente cubierto; Tabla 1). El primer paso antes de proceder a la colección de la bromelia fue cubrirla enteramente con una funda de plástico para impedir que la fauna que habita dentro no se escape; toda la bromelia fue removida utilizando una navaja, incluyendo las hojas muertas, pero la menor cantidad posible de raíces. La funda fue cerrada herméticamente hasta que fuera procesada. Todas las muestras se obtuvieron entre las 08h00 y las 13h00 en 10 días en total (una bromelia por día) desde el 21 de julio de 2010 hasta el 5 de agosto de 2010.

Procesamiento de las muestras

Las muestras se procesaron en la hostería, donde se abría la funda para remover hoja por hoja, atrapando con pinzas a cualquier animal que tratase de huir, y se volvía a cerrar cada vez para evitar que se escape la fauna. Las hojas fueron

lavadas bajo un chorro continuo de agua sobre un cernidor de metal de aproximadamente 1,5mm de ancho de malla. Todos los residuos de vegetación, briófitas y de invertebrados que se obtuvieron fueron almacenados en frascos de plástico con etanol al 75% para su preservación. Este método es efectivo para preservar la mayoría de invertebrados, pero puede dañar tejidos suaves como las alas de los insectos, la estructura corporal de los ácaros y otros arácnidos, entre otros (Schauff, s.f.). Se contabilizó el número de hojas vivas de cada muestra como una indicación de la complejidad estructural de la bromelia (Montero *et al.*, 2010). Se lavó todo el contenido de la funda, y se enjuagó la funda entera sobre la malla. Los frascos fueron etiquetados con su número de muestra y la fecha de colección y fueron transportados a la Universidad San Francisco de Quito para ser analizados. Todo el contenido fue removido y minuciosamente analizado bajo un estereoscopio de disección con aumento x 45 veces (Microscopio de Disección Westover); el material vegetal de mayor tamaño fue lavado; las ramas grandes y las briófitas fueron despedazadas para revelar la mayor cantidad de invertebrados (estados larvarios y adultos) posibles. No se realizó ningún proceso de submuestreo en el laboratorio. Esto quiere decir que todo el contenido de los frascos fue removido y analizado, y toda la comunidad de invertebrados fue considerada. El tiempo promedio que se utilizó para el procesamiento de cada frasco fue de aproximadamente 40 horas. Luego, todos los organismos fueron colocados en frascos de plástico con etanol al 75% para ser posteriormente clasificados en morfoespecies, siguiendo el modelo sugerido por Araújo *et. al* (2007).

Se tomaron fotos de todas las morfoespecies para facilitar su posterior identificación en el resto de las muestras utilizando un estereoscopio de 4x con cámara (Carolina Biological Supply Company). Los individuos fueron clasificados en las morfoespecies existentes o en nuevas morfoespecies, en un tiempo aproximado de 25 horas por bromelia. Los individuos fueron identificados siguiendo las claves de Domínguez y Fernández (2009) y de Marshall (2006).

Debido a limitaciones logísticas, tres de las diez muestras (BG-19, BG-20 y BG-21; Tabla 1) fueron procesadas en el campo sin la ayuda de un estereoscopio. Debido a la posibilidad de pasar por alto organismos de pequeño tamaño, estas muestras fueron eliminadas del estudio y se trabajó con un número muestral de $n = 7$.

Análisis Estadísticos

Se realizó una clasificación de los taxones más importantes dentro de grupos tróficos de acuerdo a lo sugerido por Stork (1987) y Armbruster *et al.* (2002).

Se obtuvieron medidas de la diversidad alfa de cada una de las comunidades para ayudar a exponer tanto la riqueza de especies del área (curvas de rarefacción; Sanders, 1968; Hulbert, 1971; Magurran, 1988), como la estructura de cada comunidad en términos de niveles de equidad entre comunidades (índice de Shannon); también se usaron modelos paramétricos (Serie Logarítmica y Modelo de vara quebrada) para determinar la abundancia de especies comunes y de

especies raras en cada una de las muestras (Armbruster *et al.*, 2002; Moreno, 2001). Por último, se utilizaron índices de similitud con diferentes acercamientos hacia la diferencia entre comunidades: el índice de Jaccard para medir similitudes, y el índice de Bray – Curtis, cuya ventaja es que considera la abundancia de las especies en la muestra para resaltar las diferencias entre las comunidades (Richardson, 1999; Montero *et al.*, 2010). Se utilizó el programa estadístico Biodiversity Pro por estar enfocado en biodiversidad y su disponibilidad gratuita a través de la página web de la NASA (http://gcmd.nasa.gov/records/NHML_Biopro.html).

Índice de equidad de Shannon (H') y riqueza específica (S)

El índice de diversidad de Shannon (H') es una medida de la incertidumbre que se genera al tratar de predecir a qué morfoespecie pertenecerá el siguiente individuo que se escoja de un set al azar (Spellerberg y Fedor, 2003; Moreno, 2001). Su uso es extendido en la literatura, en especial por su facilidad de cálculo; sin embargo, su interpretación debe ser tomada con precaución debido a las sensibilidades que presenta: es influenciado en gran medida por las especies 'raras' que aparecen en las muestras (Richardson, 1999), y es sensible al tamaño de la muestra.

Para cuantificar el efecto de las variables ambientales registradas se utilizaron análisis de regresión lineal entre las variables Altitud vs. H, Cobertura vs. H, y Número de hojas vivas vs. H. Además, se realizaron otros análisis de regresión

lineal para ver posibles efectos sobre la riqueza de especies (S) a partir de la Altitud, Cobertura y Número de hojas vivas (Moreno, 2011).

Curvas de rarefacción

El método permite determinar la riqueza de especies de una comunidad, independientemente del número de la muestra (Sanders, 1968; Hulbert, 1971; Magurran, 1988). Calcula el número esperado de especies de cada muestra en el caso de que todas las muestras fueran estandarizadas; en este caso, bajo el número de individuos encontrados en la muestra con el menor número (como en Armbruster *et al.*, 2002 y Montero *et al.*, 2010). Una de las desventajas de este método de medición es que se puede hacer una subestimación del número de especies esperadas debido a que se escoge al número mínimo de individuos como método de estandarización de la muestra, además de desaprovechar la información generada por un mayor esfuerzo de muestreo; por otro lado, si se escoge el límite máximo de organismos encontrados se corre el riesgo de sobreestimar el número de especies, en especial en comunidades agregadas (Moreno, 2001).

Modelos de abundancia (series logarítmicas)

Para examinar la estructura de cada comunidad en términos de abundancia relativa (diversidad alfa) se realizó un histograma de la abundancia de las

morfoespecies colectadas, similar al de Armbruster *et al.* (2002). El modelo que mejor se ajusta a este tipo de comunidades suele ser el de series logarítmicas (Armbruster *et al.*, 2002; Moreno, 2001).

Análisis de agrupamiento a partir de índices de diversidad beta

Se considera diversidad beta al grado de reemplazamiento de especies de una comunidad, o cambio biótico, a lo largo de un gradiente ambiental (Whittaker, 1972 en Moreno, 2001). A diferencia de la diversidad alfa, no depende de la riqueza de especies sino de las proporciones que diferencian a una comunidad de la otra. Se utilizó el índice de similitud de Jaccard para realizar un análisis de agrupamiento. El índice es de carácter cualitativo, y da un mayor énfasis a la diversidad de morfoespecies, y no a su abundancia (Richardson, 1999). Se escogió, además, el índice de disimilitud de Bray-Curtis para un segundo análisis de agrupamiento, ya que incluye en su cálculo la abundancia de las morfoespecies y por lo tanto es 'más acertado' al analizar comunidades complejas (Richardson, 1999) y altamente dinámicas en las que existe un gran número de especies incidentiales (o 'turistas' como definido por Montero *et al.*, 2010), que responden a un modelo con abundantes factores estocásticos (Moreno, 2001).

Para establecer la existencia de algún efecto de los múltiples factores ecológicos nos se intentó llevar a cabo análisis multivariados debido al reducido a la limitada

replicación de la información. Sin embargo se practicaron varios análisis bivariados de correlación simple.

Resultados

Todas las bromelias se colectaron de una altura promedio de 1.6 (S= 0.44m) sobre el suelo, y se estandarizó su tamaño. El tamaño de la bromelia, medida según su altura y el diámetro en la base tuvo una medida de 92.33 (S= 7.11cm) , y de 16.08 (S= 7.59cm) respectivamente.

La fauna de invertebrados encontrados en las siete bromelias estudiadas incluyó un total de 4064 individuos pertenecientes a un total de 197 morfoespecies; el total de individuos por bromelia varió entre 189 y 1033. En general, todos los organismos fueron clasificados en 4 phyla diferentes, siendo el phylum Artrópodos el más abundante (71.6%; Figura 1), 30 familias, 4 clases, y 12 órdenes . El proceso de muestreo incluyó a estados pre-adultos y adultos; la clasificación taxonómica, incluido el número de individuos y de morfoespecies encontradas, se resume en la Tabla 2.

La Clase Insecta conformó el 75% del filo Arthropoda, y también presentó la mayor abundancia de individuos de todos los taxones analizados (Tabla 2, Figura 2).

El orden Diptera estuvo presente en todas las muestras; 'Chironomidae morfo 1' fue la morfoespecie con mayor abundancia total (783 individuos), seguido por el filo Nematoda con su morfoespecie 'Nematoda morfo 1' (676 individuos), y por el orden Coleoptera con la morfoespecie 'Scirtidae morfo 1' (571 individuos).

Las formas larvales dominaron todas las muestras, con una abundancia total de 2272 individuos (55% del total de individuos muestreados).

Siguiendo la clasificación adoptada por Armbruster *et al.* (2002) se determinaron 10 grupos tróficos diferentes, pero no excluyentes entre sí, para los taxones presentados en la Tabla 2. Estos incluyeron: Carroñero, Hormiga, Ramoneador, Filtrador, Otro Depredador, Depredador, Parasitoideo, Masticador Fitófago, Succionador Fitófago, Turista (Originalmente propuesto por Stork, 1987). La Figura 3 resume la proporción de especies en cada Grupo Trófico; el grupo con mayor abundancia de morfoespecies es el de "Otros Depredadores" (24.74%; ej: Órdenes de Arachnida y Clase Quilópoda), debido principalmente a la diversidad de ácaros que se encontró en las muestras. Los grupos con mayor abundancia fueron el de "Masticador Fitófago" (19%; ej: Coleópteros, Lepidópteros, Ortópteros) y el de "Filtrador" (15%; ej: larvas de Diptera, en especial Chironomidae).

Estimación de la riqueza de especies como medida de diversidad

La riqueza máxima de morfoespecies que se espera encontrar en cada muestra fue estimada utilizando curvas de rarefacción (Figura 5). No se encontró correlación entre el número de morfoespecies esperado y la altitud sobre el nivel del mar a la cual se colectaron las bromelias (Tabla 5). La Figura 5 y la Tabla 3 muestran que BG-23 (2258 m), BG-24 (1836 m), y BG-33 (2122 m) son las muestras que presentan el mayor número de especies esperado. Las altitudes a

las que se encuentran coinciden con la media del rango total de la montaña donde se realizó el estudio.

No se detectó relación clara ni significativa entre las características del hábitat (i.e. porcentaje de cobertura y altura de la bromelia en el árbol) y la riqueza (número de especies). El único patrón con tendencia clara, aunque no significativa ($r=0.529$, $F=1.940$, $p=0.222$), fue la relación entre altitud y el número de especies de invertebrados. El patrón es análogo al encontrado entre la altitud y el Índice de Shannon, pero en este caso el patrón indica que después de un incremento rápido hasta los 2,100 msn produce un descenso rápido y marcado en la riqueza de especies.

Estimación de la diversidad en términos de la estructura de la comunidad

Todas las bromelias presentaron una cantidad de morfoespecies mayor a uno y por lo tanto no hubo muestras excluidas del análisis. Los valores del índice de Shannon (H') variaron entre 0.784 y 1.278, mientras que los valores de riqueza de especies fueron desde 44 hasta 80 morfoespecies (Tabla 3).

Se observó una correlación significativa ($r^2=0.694$, 5 g.l., $p=0.01$) entre la altitud de la muestra y el índice de Shannon (H') (Figura 4). No se encontró una correlación significativa entre el porcentaje de cobertura del dosel y el índice de

Shannon (H) ($r^2=0.051$, 5 g.l., $P=0.3127$), ni entre la altitud y la riqueza de especies (S) ($r^2=0.25$, 5 g.l., $P=0.1265$), ni entre el número de hojas vivas y el índice de Shannon ($r^2=0.025$, 5 g.l., $P=0.3687$).

El modelo paramétrico de Serie Logarítmica fue el que mejor se ajustó a todos los datos excepto a dos (basándose en el valor de Ji cuadrado de bondad de ajuste). Se obtuvieron los estadísticos necesarios que demuestran el ajuste del modelo para cada muestra (Tabla 4). Los histogramas resultantes se encuentran resumidos en la Figura 6.

Índices de diversidad beta como distancia de agrupamiento

Se construyeron dos dendrogramas diferentes utilizando dos índices de comunidad como medida de agrupamiento. La Figura 7 muestra el dendrograma basado en el índice de Jaccard, el cual solo considera la similitud a nivel taxonómico de las especies, y no su abundancia (Figura 7). Se observa que las comunidades de por sí son tan diferentes, que tienen menos del 40% de similitud entre ellas. Las comunidades más similares entre sí son también las más cercanas en valores altitudinales; por ejemplo, BG-18 y BG-23 son las que se encuentran a mayor altitud; BG-15 y BG-36 se encuentran a altitudes bajas y BG-29 es la más baja de todas. Se observa también que BG-24, BG-23 y BG-33, son las que menor similitud tienen con todo el resto de las muestras. Estas muestras se encuentran

en altitudes medias (1836 m, 2258 m y 2122m respectivamente) en el rango total del estudio (1400 m a 2600 m).

La Figura 8 muestra las relaciones que agrupan a las bromelias del estudio basándose en el índice de disimilitud de Bray-Curtis. Al incluir tanto el número de organismos como las morfoespecies, permite una mejor representación de las similitudes entre dos muestras. El patrón general que se observa en la Figura 8 muestra una ligera tendencia a disminuir las similitudes a medida que se aumenta la altitud; sin embargo, las comunidades asociadas a rangos de altitud media muestran también bajas medidas de similitud, y por lo tanto se diferencian del resto de comunidades más emparentadas entre sí, como lo son las de menor altitud (BG-29 y BG-36), y las de mayor altitud (BG-24 y BG-23). Los dendrogramas obtenidos tienen que ser interpretados bajo la luz de la función de sus índices; el dendrograma generado a partir del índice de Bray-Curtis indica que las comunidades más diferentes entre las siete muestras son BG-18, BG-15 y BG-33 (Figura 8, Tabla 3). Esto posiblemente se debe a que BG-15 y BG-18 presentan números bajos en la abundancia de las morfoespecies que son bastante comunes en otras comunidades, como representantes del filo Nematoda y de la familia Scirtidae y Chironomidae (Tabla 2). En otra comunidad (BG-23) se observó también un bajo número de morfoespecies de la familia Scirtidae, una de las más abundantes y representantes del grupo trófico 'detrívoro' (Montero *et al.*, 2010); sin embargo, se compensó por grupos de similitud ecológica, como Crustacea Isopoda.

Limitación de los Resultados

La mayor restricción de este estudio es la no replicación que se tiene en cada punto de altitud. Los valores de diversidad de cada una de las bromelias analizadas pudo haber sido afectado por otros factores no considerados como el volumen de lluvia que recibieron las muestras cada día antes de ser colectadas. Así mismo, los resultados obtenidos utilizando las curvas de rarefacción y los análisis de agrupamiento, que muestran picos de diversidad a media altitud, pueden ser el resultado de efectos diferentes a los considerados en este estudio.

Se necesita considerar también la escala temporal a la que se realizó este estudio. Los resultados pueden variar en la estación seca y en la estación húmeda, al variar procesos climáticos como el volumen de lluvia recibida, la humedad relativa y la temperatura a diferentes alturas en el bosque, entre otros.

Es importante reconocer la limitación de la escala del análisis y de los métodos utilizados para medir la diversidad. Los índices de diversidad alfa y beta no son concluyentes ni comparables entre sí si es que no se adopta y define la escala a la que son utilizados. Para este estudio, los índices utilizados responden a una escala local y puntual. El índice de Shannon toma en consideración el peso de cada una de las morfoespecies a la diversidad de la comunidad, por lo que le da bastante importancia a las especies turistas o fugitivas. En esta primicia se basan

los estudios que prefieren el uso de otro tipo de indicadores de diversidad alfa en términos de riqueza y abundancia de especies. Por ejemplo, el índice de Simpson es preferido porque da una mayor consideración a las especies más comunes, y por lo tanto se lo considera como el número mínimo de especies necesitadas para generar la variabilidad en las muestras (Richardson, 1999).

Discusión

Variación en la Estructura de la comunidad de invertebrados asociados a bromelias

La cantidad de individuos encontrados con tan solo siete plantas supera enormemente a la que se encontró en otros estudios. La diferencia puede radicar en que este estudio considera toda la fauna de la bromelia, analizada con un estereoscopio que permite aumentar la imagen x 45 veces y por lo tanto, incluye grupos de alta diversidad (ácaros) y abundancia (nemátodos) en consideración. Esto también tuvo una implicación en los grupos tróficos que se utilizaron para comparar la comunidad en términos cualitativos con otros estudios. Reportes de tierras bajas del lado Este de los Andes realizados por Armbruster *et al.* (2002) determinaron que la proporción de larvas filtradoras (representadas por Diptera, principalmente familia Chironomidae) fue mucho menor que la encontrada en este estudio.

El índice de Bray-Curtis toma en consideración la abundancia de las especies, y esto puede representar un problema si es que la muestra es demasiado pequeña, ya que cambios ambientales como la cantidad de lluvia que recibieron la noche anterior los pudo haber influenciado; de todas maneras el mismo nivel de lluvia se observó en todas las muestras, ya que la época lluviosa había empezado previo al comienzo de este estudio.

Otra de las razones por la cual se puede explicar esta baja abundancia en la muestra de mayor altitud (BG-18, a 2460msnm) es la abundancia de plantas epífitas vasculares y no vasculares a mayor altitud en este ecosistema debido a la estabilidad del ambiente y al contacto directo que tienen con el agua de la nubes (Bubb *et al.*, 2004). Se han encontrado similitudes entre las comunidades de fauna asociadas a epífitas vasculares y no vasculares en un solo ambiente, indicando una posible repartición de la carga ecosistémica en dos distintos sustratos (Heitz y Heitz – Seifert, 1995).

Las curvas de rarefacción (Figura 5), que sí consideran tanto la abundancia como la riqueza de especies de las muestras, también denotan que la mayor cantidad de especies se estima que ocurra en estos rangos (1800 m – 2100 m). Armbruster *et al.*(2002)tambien realizó un estimado de especies de un área utilizando curvas rarefacción y otros métodos; uno de sus resultados permite evaluar el método de curvas de rarefacción, ya que su uso dio uno de los valores estimados más conservadores de diversidad de especies, lo que indica que los valores obtenidos pueden ser subestimaciones de la verdadera diversidad del área (Moreno, 2001).

Los resultados de este estudio permiten ver hacia dónde se pueden dirigir nuevas investigaciones, sobre todo con el potencial de las bromelias como modelos ambientales que responden bien a procesos ecológicos; sin embargo, deben ser interpretados con precaución debido al pequeño tamaño de la muestra utilizada.

Implicaciones ecológicas del estudio

El estudio de los patrones que influyen sobre las comunidades animales y sobre la diversidad que las compone es un constante objetivo de los estudios ecológicos, sobre todo ante la presente tasa de deforestación y de efectos negativos debidos al cambio climático (Armbruster *et al.*, 2002; Bubb *et al.*, 2004). Srivastava *et al.* (2004) resalta todas las ventajas como modelos de estudio que presenta el uso de los microcosmos dentro de un ecosistema, como las bromelias: son ecosistemas naturales y con interacciones reales, dentro de límites mejor definidos que otros sistemas mayores y en hábitats mas continuos. Este estudio ha demostrado un rol significativo de una variable abiótica (altitud sobre el nivel del mar) sobre la diversidad encontrada en siete comunidades diferentes.

Uno de los principales problemas en la investigación de comunidades ha sido el definir los límites de una comunidad (Srivastava *et al.*, 2004). Esto es particularmente cierto cuando se analiza a una comunidad como un conjunto de especies que co-ocurren en un espacio delimitado, en lugar de formar una verdadera red alimenticia (Cotgreave *et al.*, 1993). El problema de determinar la representitividad de una comunidad como un conjunto de especies que co-evolucionaron juntas, y que son altamente interactivas entre ellas, es un tema controversial en ecología (Armbruster *et al.*, 2002).

La estructura de las comunidades de este estudio es similar a la de otras investigaciones (Richardson, 1999; Armbruster *et al.*, 2002; Nadkarni y Wheelwright, 2000) cuando se las analiza mediante modelos de abundancia de especies (series logarítmicas). Este modelo es el que mejor se ajusta a comunidades pequeñas, bajo estrés, en los que se observan interacciones relativamente débiles, y en los que hay altos niveles de inmigración (Moreno, 2001). Las comunidades aquí analizadas responden a un modelo en el que reciben muchas especies fugitivas, ya sea por presencia incidental (como en el caso de individuos de Diptera adultos), o por procesos de colonización de especies nuevas, que posiblemente son lavadas del dosel por la lluvia y por sus residuos como larvas de Diptera (Paoletti *et al.*, 1991). Estas especies conforman parte del conjunto de animales que utilizan a las bromelias en algún punto de su ciclo vital.

El resto de variables analizadas son relativamente diferentes a las encontradas en estudios similares. En primer lugar se observa una correlación positiva entre altitud y diversidad; en la mayoría de estudios se observa una disminución de la diversidad mientras se gana elevación. Esta tendencia ha sido explicada por la disminución progresiva de la Productividad Primaria Neta (PPN) a mayores altitudes, debido a cambios en la temperatura y en el volumen de lluvia (Richardson, 1999). En un rango altitudinal (500-1800m) (Olson, 1994; Cardelús *et al.*, 2006) se observa un pico en los valores de PPN; que después empieza a decrecer a medida que aumenta la elevación. Los bosques montaños tropicales se caracterizan por los cambios negativos en relación a la PPN y al incremento de

la altitud (Girardin *et al.*, 2010). Los resultados observados en este estudio responden a este patrón de diversidad, en el que las muestras con mayor diversidad estimada responden a los rangos reportados en la literatura (Olson, 1994; Cardelús *et al.*, 2006), observado también en otros grupos de animales (Scott, 1976).

Por otro lado, los resultados de la correlación entre altitud e índice de diversidad (H') indican que el pico de diversidad puede verse más extendido en estos bosques, donde su característica inclinación del terreno influye directamente en la formación de nubes. El rango altitudinal al que corresponden las muestras más diferentes en comparaciones utilizando índices de similitud y curvas de rarefacción (Ver resultados), se extiende hasta aproximadamente los 2100msnm, lo que eleva en 300m los rangos reportados para picos de diversidad. Este patrón se observa también en grupos de anfibios terrestres y semi arbóreos del género *Pristimantis* (Strabomantidae). Giaretta *et al.* (1999), reportó un incremento en la abundancia de individuos en un ecosistema tropical montano a medida que se incrementaba la elevación, posiblemente como resultado de una mayor humedad relativa y una menor fluctuación entre las estaciones seca y húmeda. El área de estudio recibe niveles estables de lluvia a lo largo del año, con excepción de Mayo, Junio y Julio, meses relativamente 'menos lluviosos' (Peck, in litt. 2009).

Los ecosistemas montanos sufren de una alta tasa de deforestación, y por lo tanto están en peligro (Bubb *et al.*, 2004). Alteraciones evidenciadas en comunidades de microcosmos (Srivastava *et al.*, 2004) debido a cambio climático y a pérdida de hábitat puede interferir con los procesos evolutivos que han devenido en la

incrementada diversidad de los trópicos (Jablonski *et al.*,2006), afectando así la ecología de todo el entorno, lo que significa que las personas también se pueden ver afectadas. Las variaciones observadas en las población de vectores que transmiten *Leishmania* en el noreste de Colombia fueron atribuídas a cambios climáticos ocasionados por el Niño y la Niña (Cardenaset *al.*, 2006). Estos cambios se pueden perpetuar y asentuar por efectos de cambios en la temperatura del planeta, lo que afecta inevitablemente a ecosistemas que reciben su ingreso de agua a partir de las nubes que se calientan al nivel del mar y que ascienden chocando contra las montañas, generando así la característica nube del bosque nublado (Bubb *et al.*, 2004).

Conclusiones

Basándose en la evidencia presentada en la sección de Resultados, y en las consideraciones tomadas a propósito de los problemas presentados en la Discusión, se puede llegar a las siguientes conclusiones:

- La diversidad y la composición de las comunidades de invertebrados que están asociados a bromelias del género *Guzmania* tiene una correlación positiva con el incremento de la altitud en un bosque nublado del noroccidente de Pichincha, Ecuador.
- La riqueza y abundancia de especies de las comunidades asociadas a *Guzmania* probablemente no son afectadas por la complejidad estructural de las plantas al no encontrarse relaciones significativas entre el número de hojas vivas y el índice de Shannon (H').
- Se encuentran picos de diversidad a altitudes medias en un ecosistema de montaña, que aquí se reportan alrededor de los 2100msnm, después de los cuales se observa y se espera una disminución en la abundancia y riqueza de especies de grupos de animales y de plantas.
- La estructura de las comunidades de invertebrados asociados a bromelias es bastante dinámica, con un gran número de especies incidentiales o turistas que no interactúan fuertemente entre sí, y que se reparten los microhábitats disponibles en las comisuras de la planta.

Por lo tanto, este trabajo ha cumplido con su objetivo general de investigar si es que la altitud, la estructura de la planta y el porcentaje de cobertura tienen un impacto sobre la riqueza y abundancia de especies de la fauna de invertebrados que están asociadas en algún punto de su ciclo vital a las bromelias. Además, se ha cumplido el segundo objetivo de investigar las posibles agrupaciones en términos de similitud entre comunidades de invertebrados asociados a bromelias del bosque nublado del noroccidente de Pichincha, Ecuador.

Estos resultados presentan información base para poder entender los patrones de diversidad de especies y de abundancia de individuos dentro de bromelias del género *Guzmania* spp. en un bosque nublado del noroccidente de la provincia de Pichincha. También demuestra el potencial de estudio que presentan las bromelias como modelos para muestrear diversidad y estructura de comunidades en una escala reducida, manejable, y mucho más controlable que otros ecosistemas más continuos. Además, deja sentado el camino para futuras investigaciones en el área, donde se han realizado muy pocas investigaciones en términos de diversidad. Estos estudios que consideran la diversidad y su variación a lo largo de una escala, son importantes en ecosistemas peculiares y reducidos como lo son los bosques nublados, que están enfrentando altas tasas de destrucción de hábitat y de efectos de impacto climático.

Recomendaciones

El potencial de este estudio para desarrollarse en un documento informativo, concluyente y sobre todo, que proporcione armas para poder abogar por la conservación y la investigación del área, es enorme. Si bien en este trabajo se expusieron solamente las muestras que fueron analizadas, el trabajo macro en la Reserva Santa Lucía fue más extenso. Se encuentran disponibles 42 muestras de bromelias de distintas altitudes para ser procesadas, y poder darle más peso a esta investigación. 12 de estas muestras fueron colectadas del dosel de los árboles, por lo que permitirían investigar la variación de la diversidad considerando otros factores determinantes en la riqueza de especies y abundancia de individuos de una bromelia. Además, las 30 bromelias restantes fueron colectadas considerando una replicación de 5 muestras por cada punto de altitud, lo que cancelaría el efecto del azar y de variables no consideradas, posiblemente influyente sobre los resultados de este estudio.

Se recomienda utilizar la misma metodología aquí propuesta, en la que se investiga la comunidad entera de la bromelia utilizando un aumento de 45 veces, y no se realiza un submuestreo ni de volumen, ni de tiempo de investigación en cada muestra. La diversidad resultante de este trabajo fue mucho mayor y los individuos fueron mucho más abundantes que en otros estudios. Grupos como colémbolos, ácaros y nemátodos, no son considerados en la mayoría de estudios de esta índole. En el Ecuador, no se tiene conocimientos sobre la biología y la ecología de grupos como ácaros, por lo que este estudio tiene el potencial de empezar con esta ardua labor.

La extensión de este estudio a diferentes épocas del año, y a lo largo de varios años, es necesaria para completar la investigación de este ecosistema. Con estos datos, se podría llegar a dejar sentada una línea base de la diversidad del área, en especial de comunidades que son importantes componentes de redes tróficas. Además, se puede tener una referencia fácil de investigar sobre los efectos de cambio climático sobre la diversidad del área a lo largo del tiempo. Por otra parte, se recomienda realizar este tipo de investigaciones en áreas colindantes con la reserva, para poder tener una idea de lo que ocurre en el ecosistema a una mayor escala geográfica. Esto permitiría conocer la diversidad y sus cambios a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales. Eventualmente, el conocer la ecología del paisaje permite presentar argumentos por la conservación de áreas más extensas y significativas para otros grupos animales, como corredores biológicos que protejan áreas clave en el país.

Por último, se recomienda llevar a cabo estudios similares a lo largo de las estribaciones occidentales de los Andes en el país. Esta área, considerada un 'Hot-spot' de diversidad para el planeta, ha sido muchas veces relegada en las investigaciones. Esto presenta un problema mayor si es que se considera la tasa de degradación de hábitat que experimenta.

Referencias

- Araújo, V.A., S.K. Melo, A.P.A. Araújo, M.L.M. Gomes, M.A.A. Carneiro. (2007). Relationship between invertebrate fauna and bromeliad size. *Brazilian Journal of Biology* 67(4): 611-617
- Armbruster, P., R. A. Hutchinson, P. Cotgreave. (2002). Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *OIKOS* 96: 225–234
- Asquith, N., M. T. Vargas, S. Vunder. (2008). Selling two environmental services: In-kind payments for bird habitat and watershed protection in Los Negros, Bolivia. *Ecological Economics*, 65: 675 – 684.
- Benzing, D. (2000). *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bubb, P., I. May, L. Miles, J. Sayer. (2004). *Cloud Forest Agenda*. UNEP-WCMC, Cambridge, UK.
- Brown, J., H., y M.V. Lomolino. (2000) Concluding Remarks: Historical Perspective and the Future of Island Biogeography Theory, *Global Ecology and Biogeography*, 9: 87-92.
- Cardelús, C. L., R. K., Colwell, J.E. Watkins. (2006) Vascular Epiphyte Distribution Patterns: Explaining the Mid-Elevation Richness Peak, *Journal of Ecology*, 94: 144-156.
- Cardenas, R., C.M. Sandoval, A. J. Rodríguez-Morales, C. Franco-Paredes. (2006). Impact Of Climate Variability In The Occurrence Of Leishmaniasis In Northeastern Colombia. *American Journal of Tropical Medicine*, 75 (2): 273 – 277
- Castellanos, A., M. Altamirano, G. Tapia. (2005). Ecología y comportamiento de los deosos andinos reintroducidos en la Reserva Biológica Maquipucuna, Ecuador: Implicaciones en la Conservación. *Politécnica*, 26 (1)

Cotgreave P., M.J. Hill, D.A.J. Middleton.(1993).The relationship between body size and population size in bromeliad tank faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 49(4): 367–380

Cox, B. C., Moore, P. D. (2005) *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, Blackwell Publishing, USA.

Dillon, M.E., M.R. Frazier, R. Dudley. (2005). Into thin air: Physiology and evolution of alpine insects. *Integrative and Comparative Biology*, 46 (1): 49–61

Domínguez, E., H.R. Fernández (eds.) (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Foster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55 (1-2): 73-106

Fragoso, C., P. Rojas-Fernández. (1996) Earthworms Inhabiting Bromeliads in Mexican Tropical Rainforests: Ecological and Historical Determinants, *Journal of Tropical Ecology*, 12: 729-734.

Frank, J. H., Lounibos, L. P. (1987) Phytotelmata: Swamps or Islands?, *Florida Entomologist*, 70(1): 14-20.

Gentry, A. H. (1993) *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Columbia, Ecuador, Peru)*, University of Chicago Press, USA.

Gentry A.H., y C.H. Dodson.(1987). Diversity and Biogeography of Neotropical Vascular Epiphytes.*Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 205 – 233.

Ghalambor, C.K., R.B. Huey, P.R. Martin, J.J. Tewksbury, G. Wang. (2005). Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 46 (1): 5–17

Giaretta, A.A, K. G. Facure, R. J. Sawaya, J. H. De M. Meyer, N. Chemin. (1999). Diversity and Abundance of Litter Frogs in a Montane Forest of Southeastern Brazil: Seasonal and Altitudinal Changes. *Biotropica* 31 (4): 669–674

Girardin, C. A. J., Y. Malhi, L. E. O. C. Aragã O.W, M. Mamaniz, W. Huaraca Huascoz, L. Durandz, K. J. Feeley, J. Rapp, J. E. Silva-Espejoz, M. Silman, N. Salinas, Zandr. J. Whittaker. (2010). Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology* 16 (12): 3176–3192

Gilmartin, A.J. (1973). Transeadean Distributions of Bromeliaceae in Ecuador. *Ecology*, 54 (6)

Greeney, H.F. (2001). The insects of plant-held waters: a review and bibliography. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 241–260

Grubb, P. J., y T. C. Whitmore. (1966). A comparison of Montane and Lowland Rainforest in Ecuador II. The climate and its Effects on the Distribution and Physiognomy of the Forests. *Journal of Ecology* 54 (2): 303 - 333

Grytnes, J.A., y O.R. Vetaas. (2002). Species Richness and Altitude: A Comparison between Null Models and Interpolated Plant Species Richness along the Himalayan Altitudinal Gradient, Nepal. *The American Naturalist* 159 (3)

Hietz, P., y O. Briones. (1998). Correlation between Water Relations and Within-Canopy Distribution of Epiphytic Ferns in a Mexican Cloud Forest. *Oecologia*, 114 (3): 305-316

Heitz, P., y U. Heitz-Seifert. (1995). Structure and Ecology of Epiphyte Communities of a Cloud Forest in Central Veracruz, Mexico, *Journal of Vegetation Science*, 6: 719-728.

Hillebrand, H. (2004). On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist*, 163 (2): 192 – 211

Holt, R. D., Lawton, J. H., Polis, G. A., Martinez, N. D. (1999). Trophic Rank and the Species-Area Relationship. *Ecology*, 80: 1495-1504.

Humboldt, von A. (1805). Geographie der Pflanzen in den Tropenländern : ein Naturgemälde der Anden. Paris, Francia

Hulbert, S.H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* (52):577-586

Ingram, S. W. (2000). Epiphytes. En: Nadkarni, N. M., Wheelwright, N. T. (eds.) Monteverde. Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest, Oxford University Press, New York, USA, 72-73.

Ingram, S. W. y N.M. Nadkarni. (1993). Composition and Distribution of Epiphytic Organic Matter in a Neotropical Cloud Forest, Costa Rica. *Biotropica* 25 (4): 370 - 383

Jabiol, J., Corbara, B., Céréghino, R. (2009). Structure of Aquatic Insect Communities in Tank-Bromeliads in a East-Amazonian Rainforest in French Guiana, *Forest Ecology and Management*, 257: 351-360.

Jablonski, D., R. Kaustuv, J.W. Valentine. (2006). Out of the Tropics: Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient. *Science* 314 (102)

Kitching, R. L. (1971). An ecological study of water-filled tree-holes and their position in the woodland ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, 40 (2).

-----, (2000). Food Webs and Container Habitats The Natural History and Ecology of Phytotelmata. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 18-20.

Lieberman, D., M.Lieberman, R. Peralta, G.S. Hartshorn. (1996). Tropical Forest Structure and Composition on a Large-Scale Altitudinal Gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84 (2): 137-152

Loreau, M. y N. Mouquet. (1999). Immigration and the Maintenance of Local Species Diversity. *The American Naturalist*, 154 (4): 427 – 440

Magurran, A.E. (1988). Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton University Press

Marshall, S.A.(2006). Insects – their natural history and diversity: with a photographic guide to insects of western North America. Firefly Books, Buffalo, Nueva York, Estados Unidos

Mestre, L. A. M., J. M. R. Aranha, M. L. P. Esper. (2001) Macroinvertebrate Fauna Associated to the Bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Paraná State, Southern Brazil). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 44(1)

Montero G., C. Feruglio, I.M. Barberis. (2010). The phytotelmata and foliage macrofauna assemblages of a bromeliad species in different habitats and seasons. *Insect Conservation and Diversity*, 3: 92–102

Moreno, C.E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa, vol 1. Zaragoza, 84 pp.

Nadkarni, N., N. T. Wheelwright. (2002). Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest. Oxford University Press, USA

Nadkarni, N. M., Longino, J. T. (1990). Invertebrates in Canopy and Ground Organic Matter in a Neotropical Montane Forest, Costa Rica, *Biotropica*, 22: 286-289

Navarro, J.C., J. Liria, H. Piñango, R. Barrera. (2007). Biogeographic area relationships in Venezuela: A Parsimony analysis of Culicidae—Phytotelmata distribution in National Parks. *Zootaxa*, 1547: 1–19

Ngai, J. T., Srivastava, D. S. (2006). Predators Accelerate Nutrient Cycling in a Bromeliad Ecosystem, *Science*, 314: 963

O’Dea, N., R.J. Whittaker, K.I. Ugland. (2006). Using spatial heterogeneity to extrapolate species richness: a new method tested on Ecuadorian cloud forest birds. *Journal of Applied Ecology*(43), 189–198

Olson, D. M. (1994) The Distribution of Leaf Litter Invertebrates Along a Neotropical Altitudinal Gradient, *Journal of Tropical Ecology*, 10: 129-150

Paoletti M.G., R. A. J. Taylor, B.R. Stinner, D.H. Stinner, D.H. Benzing. (1991). Diversity of Soil Fauna in the Canopy and Forest Floor of a Venezuelan Cloud Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 7 (3): 373-383

Richardson, B. A. (1999). The Bromeliad Microcosm and the Assessment of Faunal Diversity in a Neotropical Forest. *Biotropica* 31(2): 321-336

Rosenzweig, M. L. (1995). *Species in Space and Time*, Cambridge University Press, Cambridge, England.

Sanders, H. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist* 102 (925)

Schauff, M.E. *Collecting and Preserving Insects and Mites*. Systematic Entomology Laboratory, USDA National Museum of Natural History. Washington, D.C. Estados Unidos

Scott Jr., N. J. (1976) The Abundance and Diversity of the Herpetofaunas of Tropical Forest Litter, *Biotropica*, 8(1): 41-58.

Sierra, R. (1999). Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador Continental: proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia, Quito, 194

Spellerberg, I. F., P.J. Fedor.(2003). A tribute to Claude Shannon (1916–2001) and a plea formore rigorous use of species richness, species Diversity and the ‘Shannon–Wiener’ Index. *Global Ecology & Biogeography*, 12:177–179

Srivastava, D.S., J. Kolasa, J. Bengtsson, A. Gonzalez, S. P. Lawler, T.E. Miller, P. Munguia, T. Romanuk, D. C. Schneider, M. Kurtis Trzcinski. (2004). Are natural microcosms useful model systems for ecology? *TRENDS in Ecology and Evolution*, 19 (7)

Srivastava, D.S., M.C. Melnychuk, J.T. Ngai. (2005). Landscape variation in the larval density of a bromeliad-dwelling zygopteran, *Mecistogaster modesta* (Odonata: Pseudostigmatidae). *International Journal of Odonatology*, 8 (1): 67-79

Stork, N.E. (1987). Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology* 12: 69 - 80

Stracey, C. M., Pimm, S. L. (2006) Testing Island Biogeography Theory with Visitation Rates of Birds to British Islands, *Journal of Biogeography*, 36: 1532-1539.

Svenning, J.C., y H. Balsev.(1998). The Palm Flora of the Maqui Pucuna Montane Forest Reserve Ecuador. *Priicipes*, 42(4): 218-226

Wallace, A. R. (1878). *Tropical nature, and other essays*. Macmillan and Co., Londres, Reino Unido

Whittaker R.J., K. J. Willis. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* (28), 453 – 470

Wittman, P. K. (2000). The Animal Community Associated with Canopy Bromeliads of the Lowland Peruvian Amazon Rain Forest, *Selbyana*, 21(1.2): 48-51.

Anexos

Figuras

Figura 1. Composición de los filos encontrados en 7 bromelias de la Reserva Santa Lucía.

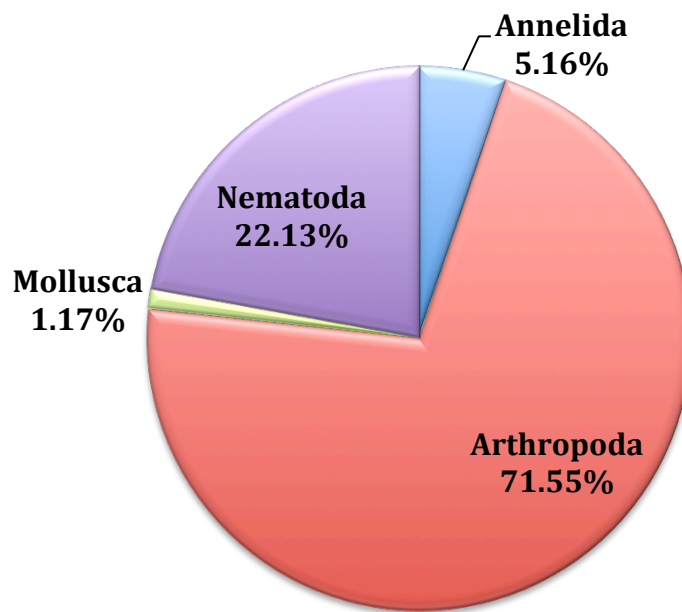


Figura 2. Composición del filo Arthropoda. La clase Insecta fue el taxón más abundante dentro del filo y en general en todas las muestras.

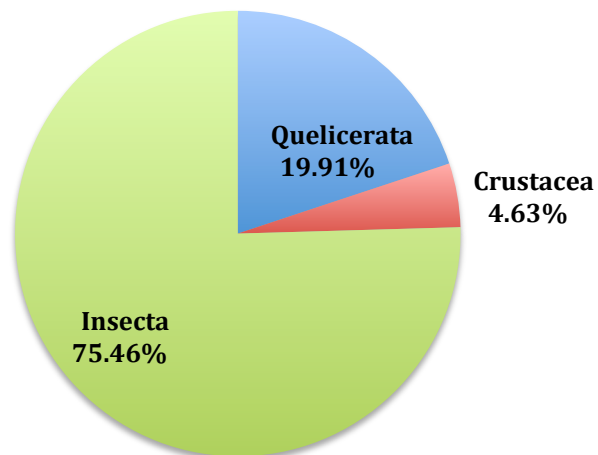


Figura 3. Proporciones de los Grupos Tróficos de 197 morfoespecies de 7 bromelias en la Reserva Santa Lucía, Pichincha, Ecuador. Los acrónimos son semejantes a los de la Tabla 2 adaptados de Armbruster *et al.* (2002); ver Metodología.

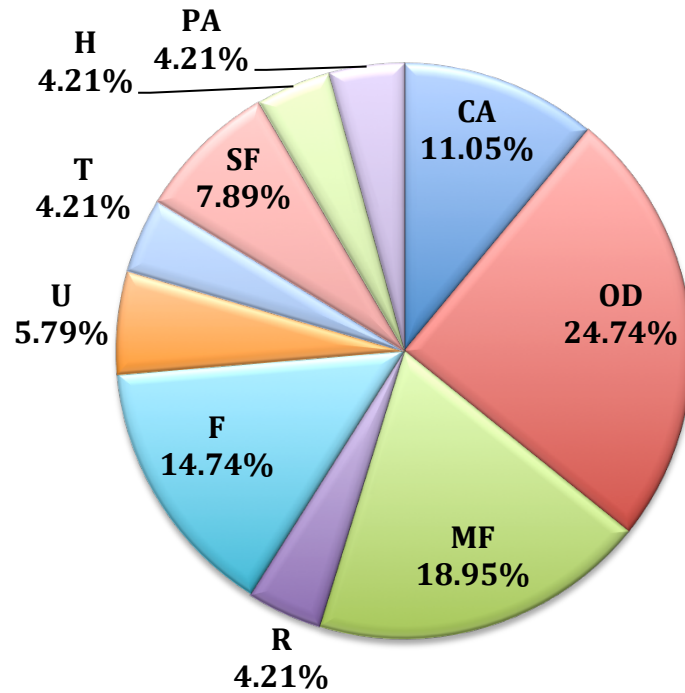


Figura 4. Relación positiva significativa entre la altitud de cada muestra y el índice de diversidad de Shannon (H'). Se muestran los valores del índice para cada muestra, líneas de error de muestreo para cada bromelia, y el valor de r^2 para la línea de ajuste.

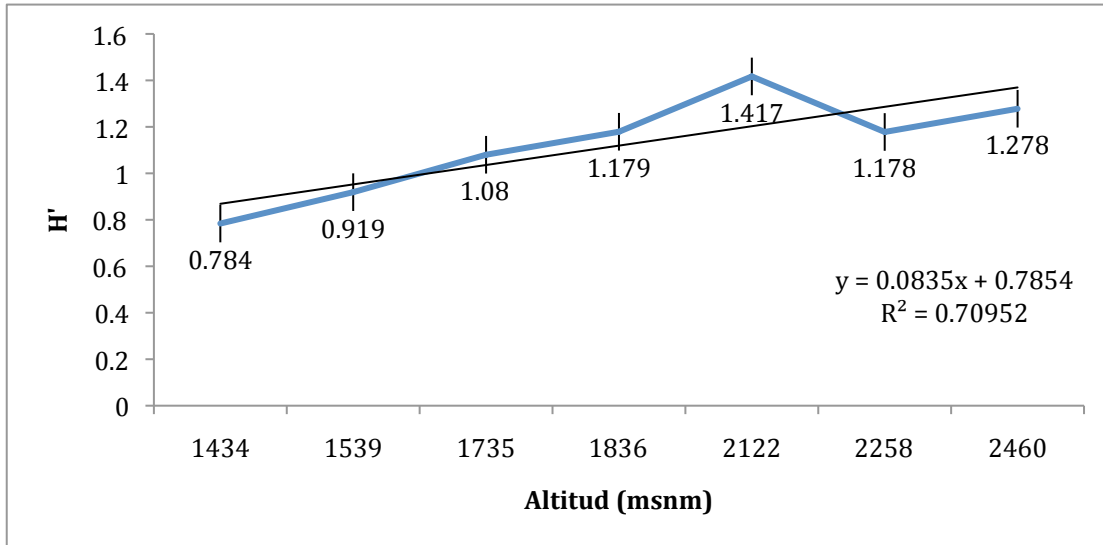


Figura 5. Curvas de rarefacción para cada bromelia, estandarizadas al número menor de individuos encontrados. Las curvas muestran el número esperado de morfoespecies por muestra

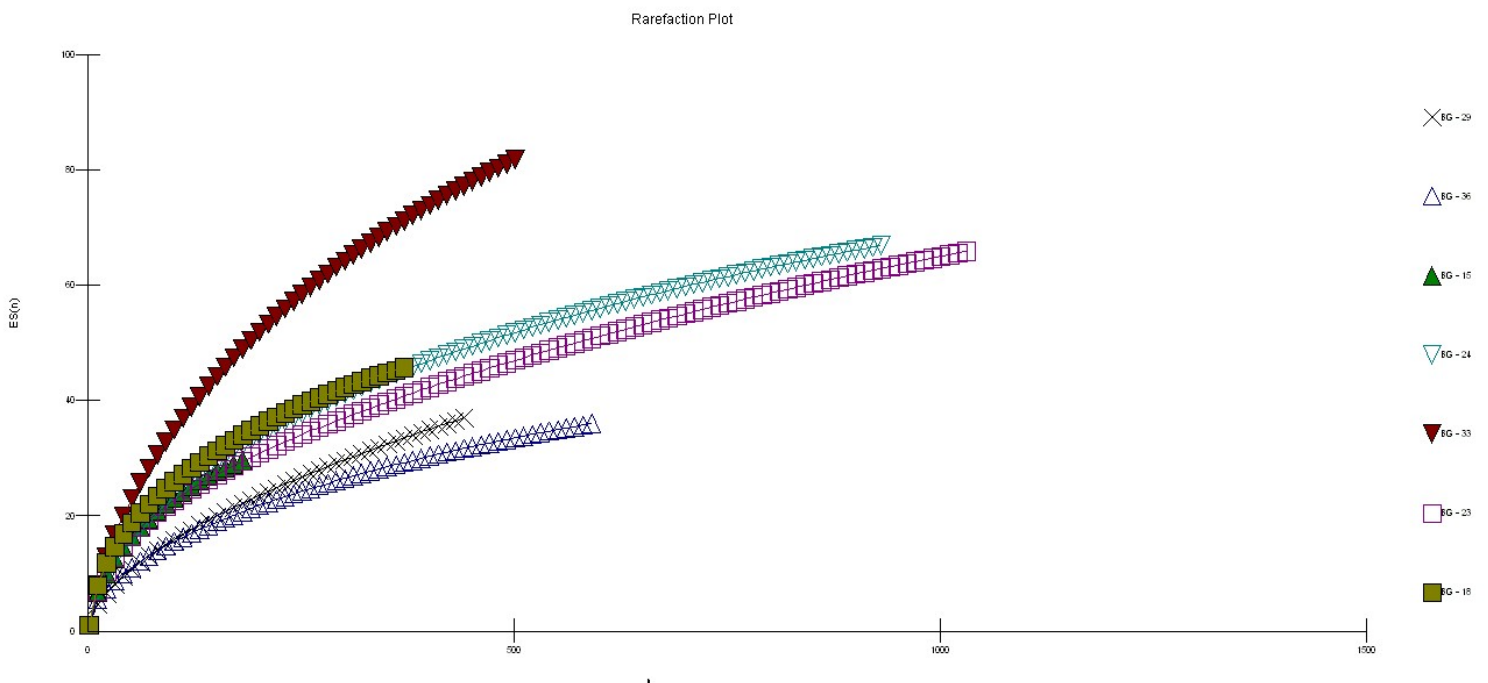
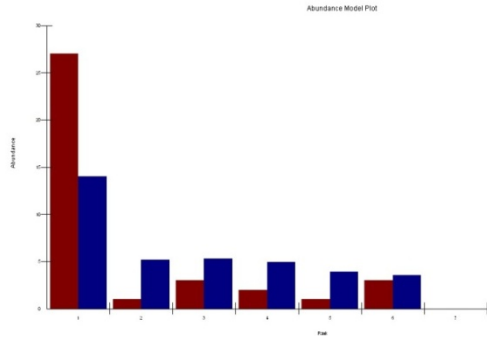


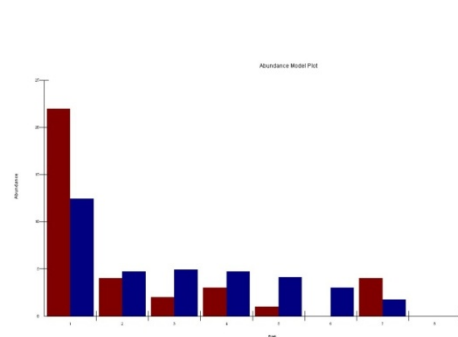
Figura 6. Histogramas del modelo de abundancia de Series Logarítmicas. De las 7 muestras, dos (BG-18 y BG-15) no se ajustan significativamente al modelo. El

eje de las x contiene los rangos de frecuencia de morfoespecies, mientras que el eje de las y muestra la abundancia de las morfoespecies.

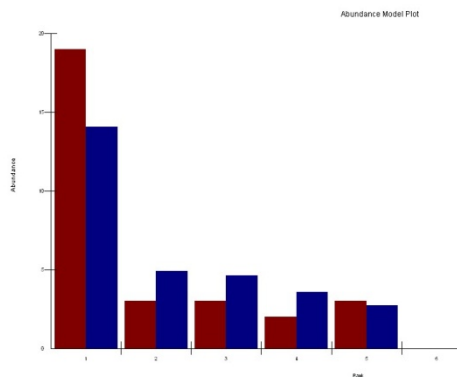
a) BG-29



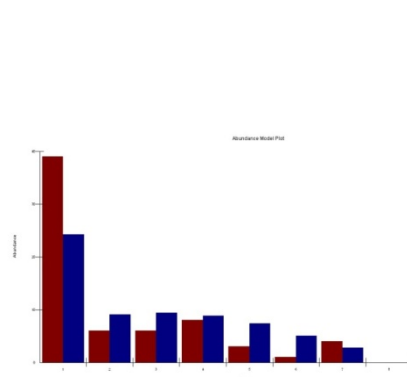
b) BG-36



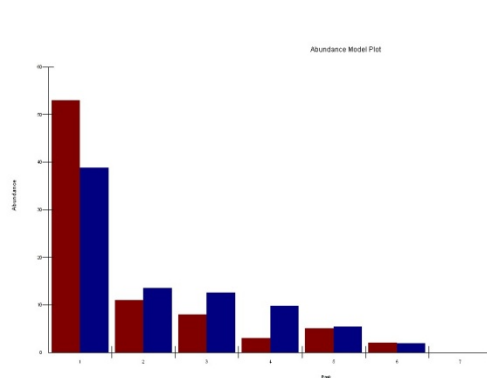
c) BG-15



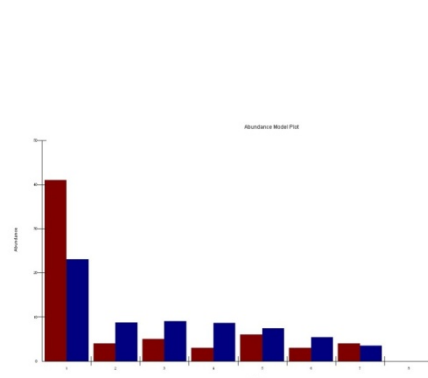
d) BG-24



e) BG-33



f) BG-23



g) BG-18

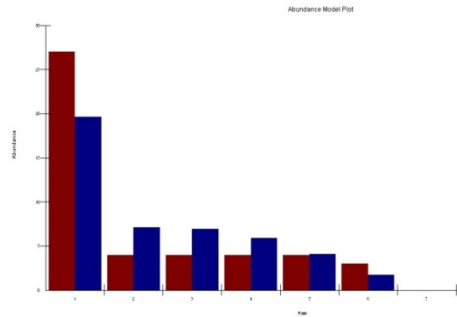


Figura 7. Dendrograma que muestra el agrupamiento de 7 bromelias de la Reserva Santa Lucia, basándose en el índice de similitud de Jaccard.

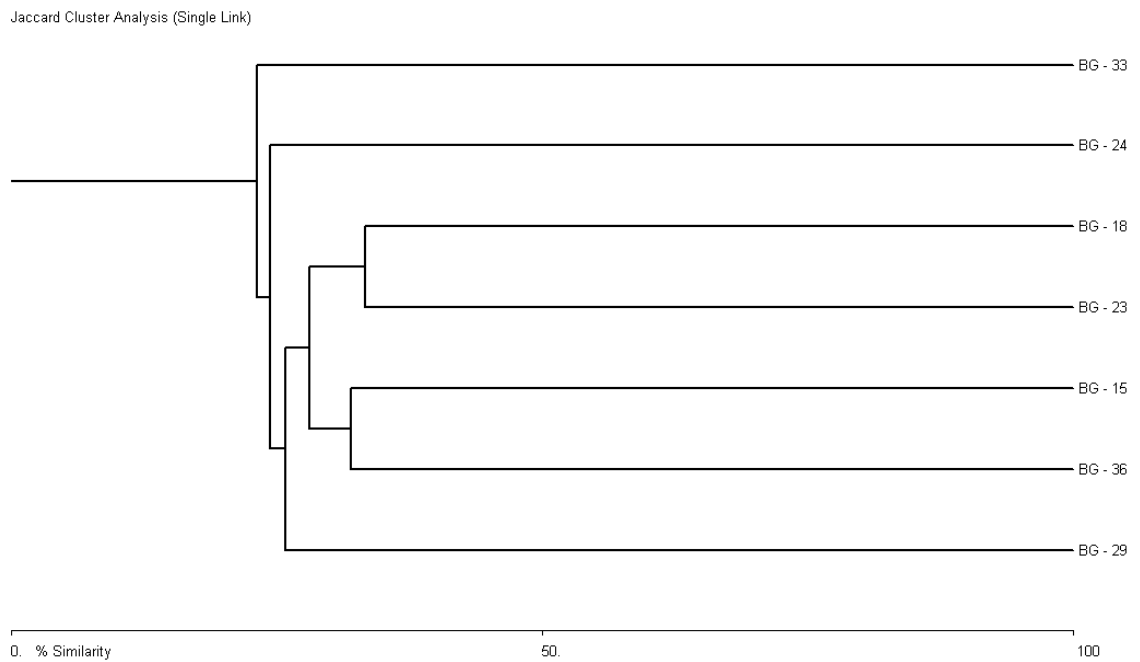
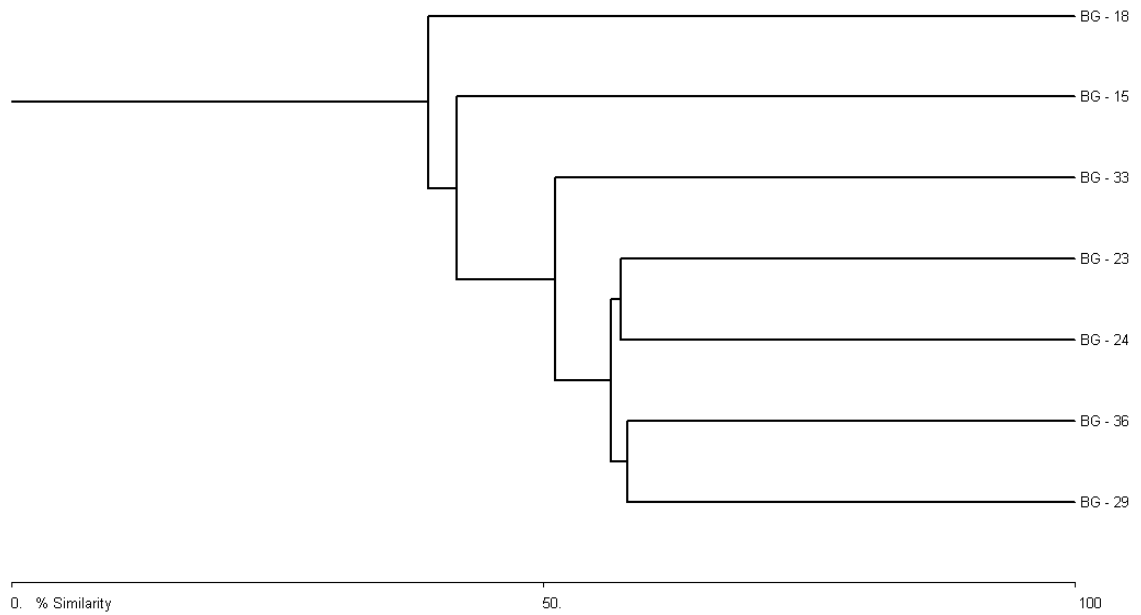


Figura 8. Dendrograma del agrupamiento de 7 bromelias de la Reserva Santa Lucia, basándose en el índice de disimilitud de Bray-Curtis.

Bray-Curtis Cluster Analysis (Single Link)



Tablas

Tabla 1. Altitud (metros sobre el nivel del mar) y coordenadas GPS de las muestras colectadas.

ID Bromelia	Coordenadas GPS		Altitud (m.s.n.m.)
BG-15	78°36,712'	0°6,776'	1735
BG-18	78°34,915'	0°7,717'	2460
BG-19	78°35,182'	0°7,818'	2318
BG-20	78°35,212'	0°7,850'	2283
BG-21	78°35,450'	0°7,869'	2285
BG-23	78°35,320'	0°7,874'	2258
BG-24	78,59542°	0°6,885'	1836
BG-29	78°37,168'	0°6,412'	1434
BG-33	78°35,768'	0°7,568'	2122
BG-36	78°36,182'	0°6,438'	1593

Tabla 2. Clasificación taxonómica y clasificación en grupos tróficos de la fauna colectada de 7 bromelias de la Reserva Santa Lucia.

Grupo Taxonómico	No. morfoespecies	No. individuos	Grupos Tróficos
Annelida	3	177	CA
Arthropoda			
Arachnida			
Acari	19	490	OD
Araneae	18	66	OD
Opiliones	6	17	OD
Pseudoscorpiones	1	8	OD
Crustacea			
Isopoda	1	142	CA
Insecta			
Blattaria	6	19	CA
Coleoptera (Larva)	7	579	MF, U
Coleoptera (Adulto)	22	41	MF, D, CA, U
Collembola	5	19	R
Dermaptera	1	1	CA
Diptera (Larva)	28	1506	F, U
Diptera (Pupa)	4	27	U
Diptera (Adulto)	8	16	T
Hemiptera	15	23	SF
Hymenoptera (Hormiga)	8	48	H
Hymenoptera (Avispa)	8	18	PA
Lepidoptera	4	4	MF
Orthoptera	3	4	MF
Thysanoptera	3	7	CA
Myriapoda	10	29	OD, CA
Mollusca	3	40	R
Nematoda	3	759	U
Unknown	4	14	U

Abreviaciones de Grupo Trófico: CA= Carroñero, H = Hormiga, R = Ramoneador, F = Filtrador, OD = Otro Depredador, D = Depredador, PA = Parasitoideo, MF = Mastigador Fitófago, SF = Succionador Fitófago, T = Turista. Adaptado de Richardson (1999).

Tabla 3. Factores ambientales (variables independientes), y valores de los índices de diversidad de Shannon (H') y riqueza de morfoespecies $E(S)$ en cada muestra ($n = 7$).

ID Bromelia	Altitud (msnm)	Cobertura de dosel (%)	No. Hojas vivas	Índice de Shannon (H')	Riqueza de morfoespecies $E(S)$	No. Individuos
BG-29	1434	85	26	0.784	37	441
BG-36	1539	65	29	0.919	36	591
BG-15	1735	85	36	1.08	30	189
BG-24	1836	97	28	1.179	67	935

BG-33	2122	75	32	1.417	82	501
BG-23	2258	80	80	1.178	66	1033
BG-18	2460	45	25	1.278	46	374

Tabla 4. Estadísticos resultantes del modelo de abundancia de series logarítmicas, ajustados mediante chi cuadrado, junto con los grados de libertad y el valor de p.

ID Bromelia	χ^2	g.l.	p
BG-29	20.44	5	0.01
BG-36	15.08	5	0.01
BG-15	3.76	4	0.40
BG-24	17.78	6	0.01
BG-33	12.00	5	0.04
BG-23	23.36	6	0.001
BG-18	6.88	5	0.30

Tabla 5. Comparación entre variables físicas de la bromelia versus el índice de diversidad de Shannon (H')

VARIABLE	r	F	p
Características de la Bromelia			
Talla Bromelia	0.602	2.839	0.153
Diámetro Basal	0.528	1.931	0.223
Número de Hojas Vivas	0.157	0.126	0.737
Cobertura (%)	0.226	0.270	0.625
Elevación (msnm)	0.833	11.350	0.020