

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

Factores locales y su influencia en la abundancia, diversidad y estructura de la comunidad de invertebrados que habitan en bromelias de dosel en un bosque nublado ecuatoriano

Luis Esteban Vasco Estrella

Carlos A. Valle, Ph.D., Director de Tesis

Tesis de grado presentada como requisito

para la obtención del título de Licenciado en Ecología Aplicada y Manejo de Recursos Naturales

Quito, enero 2015

Universidad San Francisco de Quito

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE APROBACIÓN DE TESIS

Factores locales y su influencia en la abundancia, diversidad y estructura de la comunidad de invertebrados que habitan en bromelias de dosel en un bosque nublado ecuatoriano

Luis Esteban Vasco Estrella

Carlos A. Valle, Ph.D.
Director de Tesis y
Miembro del Comité de Tesis

Sonia Zapata, Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis

Esteban Suárez, Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis

Stella de la Torre, Ph.D.
Decana del Colegio de Ciencias
Biológicas y Ambientales

Quito, enero del 2015

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído la Política de Propiedad Intelectual de la Universidad San Francisco de Quito y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo de investigación quedan sujetos a lo dispuesto en la Política.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo de investigación en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma: _____

Nombre: Luis Esteban Vasco Estrella

C. I.: 1722570106

Lugar: Cumbayá

Fecha: 14 de enero de 2015

DEDICATORIA

A la memoria de mi abuela, María Irene López, quien fue y continúa siendo una fuente inagotable de amor, sabiduría y cuidados. Su recuerdo vivirá en mi memoria por siempre.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi familia, en especial a mis padres Wilma S. Estrella y Luis G. Vasco, por brindarme su apoyo incondicional y motivarme constantemente en todos los aspectos de mi vida. A mi padre, particularmente, que sin decir muchas palabras con su ejemplo fue suficiente para incentivar en mi sentimientos de responsabilidad y dedicación.

A la Universidad San Francisco de Quito que gracias a su modelo de educación basado en Artes Liberales me mostró diferentes perspectivas para adquirir conocimiento.

A todos los profesores del Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales, en especial a Carlos Valle, Sonia Zapata, Renato León, Diego Cisneros, Andrea Encalada, VlastimilZak y Esteban Suárez.

A mis amigos Juan, Paúl y Nelson, por su apoyo incondicional como asistentes de campo.

A la Fundación Proyecto Ecológico Chiriboga y sus directoras Carmen y Virginia Mueces, por haber brindado el apoyo logístico para la realización de este proyecto.

RESUMEN

En esta investigación se examinó la influencia de la estratificación vertical, ubicación específica y posición de la bromelia, cobertura vegetal del bosque, especie de bromelia, y volumen de la planta sobre las comunidades de invertebrados que habitan en bromelias tipo tanque en un bosque nublado ecuatoriano. De cada una de las 60 bromelias muestreadas, toda la fauna macroscópica y hojarasca fue recolectada en frascos de 250-ml con etanol al 70%. Todos los invertebrados fueron identificados hasta el nivel taxonómico más específico. Se definió el grupo funcional alimenticio y la preferencia de hábitat para cada organismo. En la muestra se incluyeron invertebrados juveniles y adultos. Se realizaron análisis de varianza ANOVA de una vía y se emplearon Modelos Lineales Generalizados (GLM) para evaluar el efecto de los factores testeados. Se identificó un total de 11728 individuos, pertenecientes a 115 morfoespecies. En forma general, la abundancia y diversidad de la comunidad de invertebrados estuvo asociada con el volumen de la planta y la cobertura vegetal del bosque. Sin embargo, los resultados de los GLMs demuestran que los invertebrados responden en forma diferente a los distintos factores analizados, de acuerdo con el grupo funcional alimenticio y taxonómico al que pertenecen, la preferencia de hábitat que tengan, y la etapa de vida en que se encuentren (ver Tabla 3). Los resultados muestran la importancia de considerar variables particulares para cada organismo al examinar la comunidad completa de invertebrados. Se discuten las implicaciones acerca de los factores ecológicos analizados, especialmente estratificación vertical, y la relativamente alta presencia de invertebrados terrestres en las bromelias.

ABSTRACT

This study examined the influence of vertical stratification, specific location and position of the bromeliad, forest canopy cover, bromeliad specie, and plant volume for the invertebrate communities inhabiting tank bromeliads in an ecuadorian cloud forest. From each one of the 60 bromeliads sampled, the entire macroscopic fauna and leaf litter, was collected into 250-ml bottles containing 70% etanol. Invertebrates were identified to the most specific taxonomic level. Functional feeding group, and habitat preference for each organism was defined. The sample included pre-adult and adult life stages. One-way ANOVA and GLMs were run to assess the effect of the tested factors. A total of 11728 individuals belonging to 115 morfoespcies were identified. In general, the abundance, and diversity of the invertebrate community were associated with plant volume and forest canopy cover. However, the results of the GLM demonstrate that invertebrates respond in different way to the distinct factors analyzed according to the functional feeding group, taxonomic group, habitat preference, and life stage in which they are (see Table 3). The results illustrate the importance of consider particular variables for each organism when the invertebrate community is examined. Implications of the ecological factors, especially vertical stratification of arthropods, and the relatively high presence of terrestrial invertebrates in bromeliads were discussed.

TABLA DE CONTENIDO

DEDICATORIA	5
AGRADECIMIENTOS.....	6
RESUMEN	7
ABSTRACT.....	8
INTRODUCCIÓN	10
METODOLOGÍA	18
ÁREA DE ESTUDIO.....	18
MUESTREO DE CAMPO	18
COLECTA DE BROMELIAS	19
PROCESAMIENTO DE MUESTRAS	20
DETERMINACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES Y PREFERENCIAS DE HÁBITAT	21
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	23
RESULTADOS.....	24
GRUPOS FUNCIONALES	25
GRUPOS TAXONÓMICOS	26
PREFERENCIA DE HÁBITAT	28
ETAPA DE VIDA	29
DISCUSIÓN	30
REFERENCIAS.....	38
TABLAS.....	43
FIGURAS	46
ANEXOS	49

INTRODUCCIÓN

En los bosques nublados tropicales, las bromelias epífitas son un importante componente de la biodiversidad y un elemento clave que determina la productividad del ecosistema, pues constituyen verdaderos microhábitats para una variada comunidad de artrópodos, i.e., dípteros, coleópteros, ácaros y arañas (Paoletti *et al.* 1991; Ospina-Bautista *et al.* 2004). El patrón arquitectónico que poseen las bromelias permite la construcción de un reservorio, o fitotelmata, formado en las axilas de las hojas centrales de la planta (Besset 2001; Armbruster *et al.* 2002). Este reservorio hace posible la acumulación de agua, hojarasca, materia orgánica y lixiviados provenientes del dosel, elementos esenciales para el crecimiento y desarrollo de invertebrados dulceacuícolas que habitan estas plantas durante al menos una etapa de su ciclo de vida (Richardson 1999; Armbruster *et al.* 2002). En los bosques nublados ecuatorianos los miembros de la familia *Bromeliaceae* son el grupo dominante entre las epífitas, especialmente las especies pertenecientes a los géneros *Tillandsia* y *Guzmania* son las más abundantes (Jaramillo y Grijalva 2010).

La naturaleza espacial y físicamente discreta del hábitat de la bromelia provee una definición natural de una comunidad completa y taxonómicamente diversa, esto representa una ventaja al estudiar la estructura y funcionamiento de una comunidad *in situ* (Armbruster *et al.* 2002). Para analizar la comunidad de invertebrados que habitan en bromelias, primero es necesario tener en cuenta los factores, que de forma general, afectan la diversidad de cualquier comunidad.

La dinámica de comunidades representa el cambio en la abundancia de diferentes especies debido a interacciones entre individuos y el ambiente en una

escala de espacio y tiempo específica (Fussmann *et al.* 2007). Estas interacciones están determinadas por factores ecológicos, pero también evolutivos que han marcado una dinámica a lo largo de la historia evolutiva de las especies (Fussmann *et al.* 2007).

Los factores evolutivos se enfocan en la distribución que las especies han tenido a lo largo del tiempo (Jonsson *et al.* 2009). Históricamente se ha observado que la diversidad es mayor, y está más concentrada, en las zonas tropicales, y que decrece a medida que se aleja de estas latitudes (Paoletti *et al.* 1991; Jonsson *et al.* 2009). Por ejemplo, en los bosques de las zonas tropicales los insectos dominan el número de especies descritas y estimadas (Stork y Grimbacher 2006).

Por otro lado, los factores ecológicos comprenden eventos de migración, colonización, depredación, competencia inter e intra-específica, extinción (Bassett-Maguire 1971). Entender los factores que influyen sobre la composición, abundancia y diversidad de especies de insectos es un aspecto importante en los estudios sobre la ecología de estas comunidades (Stork y Grimbacher 2006). Independientemente del hábitat que utilicen, las comunidades de invertebrados están afectadas por procesos de competencia, depredación, migración y tamaño del hábitat (Basset 2001; Jonsson *et al.* 2009).

La Teoría de Biogeografía de Islas propuesta por MacArthur y Wilson plantea que la diversidad de especies en una isla representa un equilibrio dinámico entre las tasas de inmigración y extinción, donde los eventos de extinción son afectados por el tamaño de la isla y las inmigraciones están determinadas por el aislamiento espacial (Brown y Lomolino 2000). Este enfoque

permite considerar al fitotelmata de cadabromelia como una isla, debido a que posee límites discretos y se encuentran distribuidas en el bosque en forma análoga a islas en un archipiélago, pero en una matriz tridimensional (Balkeet *al.* 2008).

En teoría, múltiples factores determinan la estructura y distribución de la comunidad de invertebrados que usan bromelias como hábitats (Southwood 1988). Se ha observado que la estratificación vertical, el tamaño (volumen) de la bromelia, cobertura vegetal del bosque, lugar y posición de la planta, y la especie de bromelia, tienen un efecto sobre la diversidad y abundancia de invertebrados (Richardson 1999; Basset 2001; Armbruster 2002; Srivastava 2006; Ulyshen y Hanula 2007; Dézeraldet *al.* 2014).

La estratificación vertical representa la distribución de los organismos a lo largo de un plano vertical, ésta es más, o menos, marcada dependiendo del sistema que se estudie i.e., plancton en un lago, invertebrados en el suelo (Bassetet *al.* 2003). En general La distribución vertical de los artrópodos está determinada por factores abióticos (temperatura y humedad), disponibilidad de recursos (i.e., materia orgánica, hojarasca, presas), fisionomía y arquitectura del bosque, y el comportamiento de los artrópodos *per se* (Bassetet *al.* 2003). Los distintos grupos taxonómicos responden en forma diferente a la estratificación (Bassetet *al.* 2003). Aspectos como la etapa de desarrollo, preferencia de hábitat, y hábitos alimenticios y reproductivos, también influyen en la distribución vertical de los invertebrados (Bassetet *al.* 2003).

En forma general, se ha observado que la mayoría de dípteros en etapa adulta prefieren el estrato inferior del bosque, debido a que se alimentan

succionando sangre de vertebrados que habitan típicamente este estrato (Memmot y Sutton 1994). Sin embargo, los dípteros en estado larvario y de pupa son comúnmente encontrados en hábitats como el fitotelmata de bromelias que se encuentran a nivel del dosel, esto debido a que las condiciones de humedad y temperatura son adecuadas para su desarrollo (Memmot y Sutton 1994). Un claro ejemplo son los flebótomos (Diptera: Psychodidae), que presentan un marcado patrón de estratificación vertical de acuerdo a sus hábitos de comportamiento, por la noche ocupan el estrato bajo para alimentarse, y durante el día descansan en agujeros de árboles o fitotelmatas que también son utilizados como criaderos (Memmot y Sutton 1994).

Así mismo, en el caso de los lepidópteros y hemípteros se ha encontrado que la distribución en el plano vertical depende de los hábitos de vuelo y descanso, así como también de los periodos de actividad diurna y nocturna (Memmot y Sutton 1994). Al parecer, usan el estrato inferior para descanso durante el día, en tanto que, durante la noche es común verlos volando cerca de las coronas de los árboles, esto también está relacionado con hábitos de cortejo y reproducción (Memmot y Sutton 1994).

Por otro lado, también hay evidencia de que existe una superposición en la diversidad y abundancia de especies a lo largo del eje vertical (Nadkarni y Longino 1990; Basset 2001; Basset *et al.* 2003; Ulyshen y Hanula 2007). El estudio realizado por Rodgers y Kitching (1998) no encontró una diferenciación clara en la composición de la comunidad de colémbolos colectados en la hojarasca a nivel de suelo contra la comunidad del dosel. Así mismo, Stork y Grimbacher (2006), encontraron que tanto el dosel, así como el estrato cercano al

nivel del suelo, contribuyen en forma igual a la diversidad de la comunidad de escarabajos.

El tamaño del hábitat, particularmente el área y volumen de las bromelias, resulta ser un importante factor en estudios relacionados a estas comunidades. Ecosistemas con mayor tamaño tienden a ser más diversos, debido procesos de especialización y migración (MacArthur y Wilson 1967). Del mismo modo, se conoce que hábitats más heterogéneos y con mayor tamaño tienen más espacios para colonizar y pueden almacenar una mayor cantidad de recursos (Jonsson *et al.* 2009). Dentro del hábitat de las bromelias, se ha observado la existencia de una relación positiva entre la complejidad (número de hojas) y el tamaño de la bromelia (Srivastava 2006). En los bosques tropicales, las bromelias de mayor tamaño tienen un mayor número de hojas, lo que representa más espacios libres que pueden albergar a más individuos y especies (Armbruster *et al.* 2002; Srivastava 2006). Se ha observado que una abundante diversidad de especies, generalmente, representa un mejor funcionamiento del ecosistema, y que comunidades con alta diversidad poseen nichos funcionales complementarios, resultando en mayores y más complejas redes de interacción entre los individuos (Srivastava 2006).

Srivastava (2006) evaluó el efecto del volumen y la complejidad de bromelias epífitas, encontró una clara diferenciación en cuanto a la densidad de individuos predadores y detritívoros que habitaban bromelias de diferentes tamaños. La principal explicación para el incremento de detritívoros y el decrecimiento del número de depredadores fue que el volumen, como medida del tamaño, y la complejidad, número de hojas, del fitotelmata aumentaba la cantidad

de espacios disponibles en los que podían ocultarse los artrópodos detritívoros, y por tanto disminuía la tasa de efectividad de los predadores, sin embargo, se observó que la densidad de predadores y presas tendía a equilibrarse con el paso del tiempo (Srivastava 2006).

Efectos del tamaño de las bromelias sobre la abundancia y riqueza de especies también han sido reportados en estudios relacionados a grupos de invertebrados como arañas y hormigas, en los que se ha encontrado que mientras mayor sea el área, o volumen, la complejidad de la comunidad (interacciones entre organismos de diferentes taxonómicos y funcionales) y especialización de los individuos también aumenta (Gonçalves-Souza *et al.* 2010; Romero *etal.* 2006; Yanoviak y Kaspari 2000).

La cobertura vegetal es otro factor relacionado con la variación en la estructura de las comunidades de invertebrados asociados a bromelias, la cobertura depende de la arquitectura del bosque (Basset *et al.* 2003). Investigaciones relacionadas con la dinámica de estos grupos, han encontrado que bromelias expuestas a mayores cantidades de luz, contienen una mayor densidad de individuos herbívoros, que se alimentan principalmente de microalgas cuya proliferación depende de la cantidad de luz que las zonas abiertas del dosel brinda (Dézerald *et al.* 2013). Por otro lado, bromelias expuestas a condiciones menos favorables de luz, ubicadas en bosques más cubiertos y donde el aporte de hojarasca proveniente del dosel es significativo, demuestran una mayor densidad de macroinvertebrados con hábitos detritívoros (Dézerald *et al.* 2013).

La edad de un bosque es otro factor que determina la distribución de los organismos que cohabitan el mismo (Lowman y Wittman 1996; Bongers 2001). Árboles más antiguos poseen ramas más grandes, esto significa una mayor área disponible para que plantas mecánicamente dependientes ocupen este espacio, i.e., bromelias (Bongers 2001; Rodgers y Kitching 1998). Se ha observado que las bromelias que se encuentran en las ramas de los árboles, en bosques prístinos, tienden a poseer un mayor tamaño, lo que teóricamente permite soportar una comunidad más abundante de especies (Nagel 1979; Graham y Andrade 2004).

Así mismo, se ha encontrado una relación, aunque no muy clara, entre la posición de la bromelia y las zonas con mayor o menor influencia de luz solar, dependiendo de la capacidad de la planta para tolerar la desecación (Graham y Andrade 2004). Las bromelias que reciben mayor cantidad de luz poseen hojas más gruesas (como repuesta a la desecación), aspecto que tiene implicaciones sobre la arquitectura de la planta y en consecuencia sobre la capacidad para almacenar materia orgánica que se convierte en el recurso primario para la comunidad de invertebrados (Graham y Andrade 2004)

Las características que presenta una determinada especie de bromelia, definen aspectos como el volumen y la complejidad del hábitat (Srivastava 2006). Ospina-Bautista (2004), encontró un efecto de la especie de la bromelia sobre la abundancia y riqueza de invertebrados acuáticos. Las bromelias del género *Vriesea* (con mayor tamaño) presentaron un mayor número y diversidad de invertebrados, en comparación con las del género *Guzmania* (Ospina-Bautista 2004).

Las investigaciones sobre la ecología del dosel y estratos inferiores en bosques nublados andinos son escasas y por este motivo resulta muy necesario el estudio de la composición de las comunidades de macro-invertebrados en estos hábitats. Varios grupos de invertebrados encuentran en el hábitat que proporcionan las bromelias un ambiente singular al cual han adaptado sus ciclos de vida (Nadkarni 1994; Nadkarni y Longino 1990), aspecto que requiere ser analizado desde una perspectiva de comunidad.

En este estudio se investigó cual es el rol que tienen los diferentes factores ecológicos locales y las características físicas de la bromelia en la abundancia, diversidad de especies y la composición de la comunidad de macroinvertebrados que habitan las bromelias. Los factores ecológicos locales incluyeron (1) la estratificación vertical del bosque (estrato inferior vs. estrato superior), (2) la ubicación específica de cada bromelia en el árbol (tronco vs. rama), (3) la posición (de acuerdo a los puntos cardinales), (4) la cobertura de dosel donde se encuentra la bromelia y (5) la especie de bromelia; las características físicas comprendieron las medidas morfométricas que se tomaron para determinar el volumen de la bromelia. Además, se testeó la hipótesis de que diferentes grupos taxonómicos y grupos funcionales difieren en su respuesta (i.e. abundancia, diversidad y composición de especies) a las diferentes condiciones ecológicas locales.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en reserva privada de La Fundación Proyecto Ecológico Chiriboga ($0^{\circ}13'28.56''S$, $78^{\circ}46'43.40''O$), cuya extensión es de 450 hectáreas y se encuentra ubicada en la zona centro occidental de las estribaciones del volcán Pichincha en el kilómetro 50 de la antigua vía Quito - Santo Domingo de los Tsáchilas al suroeste de la ciudad de Quito, Ecuador. El tipo de vegetación original corresponde a un Bosque de Neblina Montano, ecosistema de gran importancia en cuanto a la provisión de fuentes de agua. Se encuentra en una gradiente altitudinal que va desde los 1800 hasta 2300 m.s.n.m. Cerca del 10% del área de la reserva Sin embargo, el resto

El 90% de la reserva comprende un bosque nublado relativamente prístino, con parches ocasionales de bosque en regeneración, el área restante ha sido intervenida y transformada en cultivos agrícolas y pastizales para ganado (Observación personal).

Muestreo de campo

Para el estudio se seleccionó un área de bosque nublado de aproximadamente 50ha, dentro de esta área se establecieron 30 puntos georeferenciados cuyas coordenadas fueron generadas aleatoriamente en Microsoft Excel. Se tomó como unidad de muestreo al árbol más cercano a cada punto correspondiente cuyo diámetro a la altura del pecho fue igual o mayor a 40 cm. Se estableció una distancia mínima de separación de 100m entre puntos.

Para determinar la estratificación del bosque se establecieron dos niveles de altura de muestreo de la siguiente manera: estrato bajo, de 0 m a 7 m y estrato alto, de 8 m a 15 m. En cada árbol se colectaron dos bromelias. Para acceder al dosel se empleó la técnica de cuerda simple, esta consiste en pasar una cuerda dinámica sobre una rama del árbol mediante un señuelo de hilo nylon (Perry 1978). Una vez pasada la cuerda se montó un anclaje fijo en la base del árbol y la ascensión se hizo empleando la técnica de auto-rescate (Perry 1978).

Colecta de bromelias

Se colectó un total de 60 bromelias epífitas pertenecientes a dos especies, *Tillandsia complanata* y *Tillandsia sp.* Para la colección se juntó las hojas de la planta y se colocó una banda elástica alrededor de éstas, inmediatamente se cubrió la bromelia con una bolsa plástica industrial y se usó un cuchillo aserrado para cortar las ramificaciones de la raíz y remover la planta. Cada bolsa fue sellada enrollando la porción sobrante y haciendo un nudo, y se colocó una etiqueta adhesiva con la identificación de la bromelia, número y estrato, y número del árbol.

Antes de remover la bromelia se registraron los siguientes datos para cada árbol: altura desde el suelo hasta la base de la raíz de la bromelia; y de cada bromelia se registró su altura, medida como la distancia entre la base de la planta y la parte superior de la corona; circunferencia a la base; diámetro de la corona, medido como la distancia entre las puntas de las hojas más extremas (Figura 1); cobertura vegetal local; estructura del árbol a la que está sostenida, tronco o rama; ubicación según los puntos cardinales; y estrato, alto o bajo.

Las medidas morfométricas registradas se emplearon para determinar el volumen de cada bromelia. Para el cálculo del volumen se usó la fórmula del volumen de un cono trunco $V = \frac{1}{3} \cdot \pi \cdot h \cdot [(R^2 + r^2) + R \cdot r]$, donde h es la altura, R el radio mayor, y r el radio menor (Day 1979).

Procesamiento de muestras

Las muestras se procesaron en las instalaciones de la reserva, donde después de cada día de colección, las plantas se colocaron en un congelador por un periodo de dos horas con el fin de adormecer y reducir la movilidad de los invertebrados durante la revisión de las bromelias. Cada bromeliase colocó en una bandeja de plástico grande donde fue deshojada cuidadosamente, los invertebrados con un tamaño distinguible a simple vista fueron atrapados con pinzas y colocados directamente en un frasco de 250ml con alcohol al 70%. Cada hoja se lavó con agua destilada y la materia orgánica de la superficie fue raspada con una paleta plástica y colocada en el frasco con alcohol. El contenido líquido de la bandeja fue filtrado en un cedazo de malla fina y los restos de materia recolectados fueron colocados en el correspondiente frasco de la muestra junto con la hojarasca encontrada en la bromelia. Finalmente, se examinó el contenido de la funda y los residuos encontrados fueron depositados en el frasco. En el interior de cada frasco se colocó una etiqueta con el número de bromelia, número de árbol y estrato.

El contenido de los frascos (restos de materia orgánica e invertebrados) se analizó en los laboratorios de la Universidad San Francisco de Quito utilizando un estereoscopio Leica EZ4 con un aumento de 25X para la búsqueda de invertebrados y de hasta 50X para su identificación taxonómica. El tiempo que se

invertió en el procesamiento de cada frasco fue proporcional al volumen de su contenido, variando entre 5 horas para los frascos con la mitad de volumen hasta 10 horas para aquellos que estaban llenos. La hojarasca, briófitas y restos vegetales fueron despedazados y examinados minuciosamente en busca de invertebrados. Los organismos encontrados fueron colocados en tubos plásticos para su posterior identificación taxonómica.

Los individuos fueron identificados al nivel taxonómico más específico posible (en la mayoría de los casos familias y géneros) usando las claves disponibles de Fernández y Domínguez (2009), Roldán (1996), Prat y Rieradevall (2011), Almada y Medrano (2006), Buddle (2010), y Vidlicka (2013). Dentro de cada familia los taxa fueron separados según el criterio de morfoespecie, o unidades biológicas reconocibles (Wilches-Álvarez *et al.* 2013). Además, para cada morfoespecie se registró la fase de desarrollo, adulto y juvenil (esta categoría incluyó pupas, larvas y ninfas).

Se tomaron fotografías de varios ejemplares de cada morfoespecie con el fin de tener un catálogo de la fauna asociada a bromelias, se utilizó un estereoscopio de 11.5X con cámara (Olympus Microscopio Estereoscópico SZX16 Zoom).

Determinación de grupos funcionales y preferencias de hábitat

Se determinaron grupos funcionales según lo propuesto por Armbruster *et al.* (2002) y Dézerald *et al.* (2013). Los grupos funcionales se definieron tomando en cuenta la especialización trófica y el mecanismo para adquirir alimento de cada organismo o taxón (Rivera *et al.* 2013). Las siguientes categorías, son una

adaptación de lo propuesto por Tomanova *et al.* (2007), Cumminset *et al.* (2005), y Armbruster *et al.* (2002): Estas categorías no son excluyentes, un organismo puede tener uno o más hábitos alimenticios. Sin embargo, se tomó como referencia la preferencia trófica dominante, según lo descrito en la literatura especializada (Tomanova *et al.* 2006) y guías de identificación para cada taxón (Roldan 1988; Domínguez y Fernández 2009). Se establecieron las siguientes categorías, depredador, detritívoro-carroñero, triturador, raspador, filtrador, y turista (Tabla 1).

El grupo funcional, en la fase de pupa, no se encuentra definido con claridad, y en el caso de los adultos, éstos son considerados transeúntes pues su ocurrencia no es común en tanques de bromelias (Dézerald 2013; Tomanova *et al.* 2007; Cumminset *et al.* 2005). Los individuos en las fases pupa y adulto de las familias *Chironomidae*, *Ceratopogonidae* y *Culicidae*, del orden Díptera, fueron excluidos de la lista de morfo-especies y de los análisis cuantitativos y estadísticos. Debido a que las pupas y adultos fueron encontrados en las mismas bromelias que las larvas, se consideró la posibilidad de que no son una morfo-especie diferente, sino que pertenecen a alguna de las morfo-especies identificadas para cada familia. Por éstas razones, la exclusión de éstos grupos se presume no afectará los análisis de la estructura de la comunidad.

La preferencia de hábitat se estableció según lo encontrado en los estudios de ecología de macro-invertebrados, terrestres y acuáticos, y basándose en las descripciones para cada orden y familia reportadas en la guía de identificación de Domínguez y Fernández (2009). Se definieron tres categorías de hábitat, acuático (A), terrestre (T), y acuático-terrestre (A/T).

Análisis estadísticos

Se utilizó el programa estadístico Past(PALEontologicalSTatistics) para estimar índices de diversidad en cada bromelia y análisis de varianza (ANOVA) para establecer si existe un efecto de los factores, i.e., estrato, especie de bromelia, lugar y posición, sobre el índice de Simpson. Además, se realizaron regresiones simples entre las variables físicas de la bromelia, i.e., volumen, cobertura(transformada en la raíz cuadrada del arco-seno) y altura, y el índice de Simpson. Se escogió este índice porque evalúa de forma equitativa la abundancia de las especies raras así como las más comunes, se consideró como el más adecuado tomando en cuenta la organización de la comunidad estudiada.

Para evaluar el efecto conjunto de los factores (i.e., estrato, especie de bromelia, lugar, posición y cobertura) y el volumen (variable física) sobre la abundancia de individuos y riqueza de especies dentro de cada grupo taxonómico (orden y familia) y funcional, se emplearon modelos lineales generalizados (GLM) para una distribución de probabilidad binomial negativa con máxima estimación de verosimilitud y función de enlace logaritmo. Estos análisis fueron llevados a cabo usando el programa estadístico SPSS 22.0. El mismo análisis se realizó para testear el efecto de los factores sobre la abundancia y riqueza por hábitat y fase de vida. Para el análisis por grupos taxonómicos se escogieron los órdenes y familias que tuvieron suficiente abundancia y diversidad.

RESULTADOS

En las 60 bromelias que se colectaron para esta investigación se encontró un total de 11728 individuos incluyendo 115 especies, 70 familias, 25 órdenes, 11 clases, y 4 phyla (Anexo 1). Se encontró un promedio de 26 ($S = 8.$) especies y 195 ($S = 115$) individuos por bromelia. Entre las bromelias del estrato bajo el promedio de especies fue de 25.4 ($S = 7.4$), y de individuos, 164.2 ($S = 80$). En el estrato alto el promedio de especies encontradas fue de 27.1 ($S = 8.1$), y 226.5 ($S = 136.7$) individuos (Tabla 2).

El análisis global de la comunidad (todos los grupos taxonómicos y funcionales encontrados en cada bromelia), no se encontraron diferencias significativas entre los factores, estrato ($F_{1,58} = 0.101$, $P = 0.7521$), especie de bromelia ($F_{1,58} = 0.195$, $P = 0.6606$), lugar ($F_{1,58} = 0.280$, $P = 0.5989$), posición ($F_{7,52} = 0.730$, $P = 0.6473$), con respecto al índice de Simpson. Tampoco se encontró una correlación significativa entre las variables físicas de la bromelia, volumen ($r = 0.178$, $F_{1,58} = 1.899$, $P = 0.1735$), cobertura ($r = 0.011$, $F_{1,58} = 0.007$, $P = 0.9345$), y el índice de Simpson.

En forma general, no se encontraron diferencias significativas al considerar el efecto de los factores lugar y posición con respecto de la abundancia y riqueza totales, ni al considerar la abundancia y riqueza según los grupos funcionales, taxonómicos, preferencia de hábitat y etapa de vida. Sin embargo, la variable volumen mostró un efecto significativo sobre la abundancia ($X^2 = 18.305$, $P = 0.000$) y riqueza ($X^2 = 4.710$, $P = 0.030$) de la comunidad. Así mismo, las diferencias en abundancia ($X^2 = 4.136$, $P = 0.042$) y riqueza ($X^2 = 3.692$, $P = 0.050$) totales, fueron significativas por efecto de la cobertura. A continuación, se

muestra el efecto que los factores, estrato y especies de bromelia, y las variables, volumen y cobertura, tuvieron sobre la abundancia y riqueza según el grupo funcional, taxonómico, preferencia de hábitat y fase de vida.

Grupos funcionales

En forma general, se encontró que el grupo funcional detritívoro-carroñero fue el más abundante agrupando al 56% de los individuos, el grupo de los filtradores comprendió el 18%, depredadores 14%, trituradores 10%, y raspadores 2% (Figura 4a). Con respecto a la composición según especies, los grupos funcionales detritívoro-carroñero y depredador alcanzaron el mismo porcentaje, 29%; los trituradores el 19%, raspadores 10%, filtradores 8%, y turistas 5% (Figura 4b).

De los cuatro factores analizados, el volumen y la cobertura tuvieron un efecto dentro del grupo funcional depredador. Las diferencias encontradas con respecto a la abundancia de invertebrados depredadores fueron significativas por efecto de los factores, volumen ($X^2 = 3.7$, $P = 0.050$) y cobertura ($X^2 = 5.3$, $P = 0.021$). Del mismo modo, la cobertura tuvo un efecto sobre la diversidad de especies pertenecientes al grupo funcional depredador ($X^2 = 5.5$, $P = 0.019$).

Dentro del grupo funcional detritívoro-carroñero, el único factor que tuvo un efecto fue el volumen, tanto sobre la abundancia ($X^2 = 15.8$, $P < 0.001$), así como sobre diversidad ($X^2 = 9.8$, $P = 0.002$).

La abundancia dentro del grupo funcional raspador estuvo relacionada con la cobertura ($X^2 = 5.3$, $P = 0.021$) y la especie de bromelia ($X^2 = 4.7$, $P = 0.030$; *Tillandsiasp.*: $\bar{X} = 5.6$ $S = 6.4$ cf. *Tillandsiacomplanata*: $\bar{X} = 1.8$, $S = 2.8$). No se

halló efecto alguno de ninguno de los cuatro factores con respecto a la diversidad de especies pertenecientes a este grupo.

Así mismo, no se encontraron efectos significativos de ninguno de los factores analizados sobre los grupos funcionales triturador y filtrador.

Grupos taxonómicos

El phylum Artrópoda fue el más abundante y diverso, comprendió el 92% de los individuos y el 96% de las especies identificadas (Figura 2). Dentro de este phylum, la clase Insecta agrupó al 45% de individuos y 60% de especies, y la clase Arachnida al 34% de individuos y 24% de especies (Figura 3). El orden Díptera, de la clase Insecta, reunió 21 especies distribuidas en 10 familias, y el orden Coleóptera 20 especies pertenecientes a 11 familias. En la clase Arachnida, el orden Acari comprendió 12 especies agrupadas en 4 familias, y el orden Araneae a 10 especies pertenecientes a 5 familias.

En los análisis dentro de cada orden, no hubo diferencias significativas con respecto al factor estrato, excepto por la abundancia en el orden Coleóptera ($X^2 = 3.14$, $P = 0.05$; estrato bajo: $\bar{X} = 14.5$, $S = 13.7$ cf. estrato alto: $\bar{X} = 12.3$, $S = 15.3$). Entre las familias de este orden, casualmente, el único efecto que se encontró fue el del factor estrato sobre la familia Staphylinidae ($X^2 = 4.2$, $P = 0.041$; estrato bajo: $\bar{X} = 2.7$, $S = 1.6$ cf. estrato alto: $\bar{X} = 1.2$, $S = 1.1$).

Con respecto al orden Acari, el único factor que tuvo efecto fue el volumen, sobre la abundancia ($X^2 = 4.3$, $P = 0.038$) y diversidad ($X^2 = 6.7$, $P = 0.010$). Dentro de este orden solamente la familia Oribatida fue lo suficientemente abundante y diversa para ser evaluada por efecto de algún factor. La única

asociación que se encontró fue entre el volumen y la abundancia ($X^2 = 4.2$, $P = 0.041$) y diversidad ($X^2 = 7.8$, $P = 0.005$) de esta familia.

Al analizar el orden Díptera, de los cuatro factores estudiados, la única asociación significativa que se encontró fue con el volumen, la abundancia ($X^2 = 18.9$, $P < 0.001$) al igual que la riqueza ($X^2 = 4.6$, $P = 0.033$) de especies respondieron a su efecto. Entre las familias de este orden, la variación en la abundancia de la familia Chironomidae se debió, solamente, al efecto del volumen ($X^2 = 13.7$, $P < 0.001$). El volumen también explicó las diferencias en la diversidad de especies de la familia Culicidae ($X^2 = 5.1$, $P = 0.025$). Aunque la abundancia de la familia Culicidae fue muy similar entre los dos estratos (estrato bajo: $\bar{X} = 3$, $S = 3.1$ cf. estrato alto: $\bar{X} = 3.1$, $S = 2.7$), el efecto del estrato fue significativo ($X^2 = 4.2$, $P = 0.040$). Por otro lado, el volumen también influyó sobre la abundancia de la familia Culicidae ($X^2 = 11.5$, $P = 0.001$).

En cuanto al orden Collembola, se halló un efecto de la cobertura ($X^2 = 6.2$, $P = 0.013$) y la especie de bromelia ($X^2 = 3.6$, $P = 0.050$; *Tillandsia* sp.: $\bar{X} = 3$, $S = 2.3$ cf. *Tillandsia complanata*: $\bar{X} = 2$, $S = 3.1$) sobre la abundancia de invertebrados de este orden. El resto de los factores no tuvieron efectos significativos dentro de este orden.

Dentro del orden Isopoda, la única asociación que se encontró fue entre el volumen y la diversidad ($X^2 = 3.9$, $P = 0.048$). El resto de factores no tuvieron ningún efecto.

El último grupo taxonómico sobre el cual se encontró un efecto, de uno de los cuatro factores analizados, fue la familia Cypridae del orden Ostrácoda. La

variación en la abundancia de esta familia se debió al estrato ($X^2 = 5.2$, $P = 0.023$; estrato alto: $\bar{X} = 22.1$, $S = 24.9$ cf. estrato bajo: $\bar{X} = 7.1$, $S = 8.4$).

El resto de órdenes y familias no registraron ninguna asociación con los factores estudiados.

Preferencia de hábitat

En cuanto a la preferencia de hábitat, el 57% de los individuos fueron acuáticos, 23% terrestres, y 20% acuático-terrestres (Figura 5a). Sin embargo, al examinar la preferencia por especies, se encontró que el 48% fueron terrestres, 36% acuáticas, y 16% acuático-terrestres (Figura 5b).

Al realizar el análisis de acuerdo a la preferencia de hábitat, se evidenció un efecto significativo del volumen con respecto a la abundancia de invertebrados acuáticos ($X^2 = 16.6$, $P < 0.001$). Con excepción del volumen, el resto de los factores analizados no tuvieron efecto alguno sobre los organismos acuáticos.

Así mismo, los individuos con una preferencia de hábitat acuático-terrestre, respondieron al efecto del volumen ($X^2 = 3.8$, $P = 0.021$). Sin embargo, la variación en la riqueza de especies acuático-terrestres se debió al efecto del estrato ($X^2 = 5.3$, $P = 0.021$; estrato bajo: $\bar{X} = 3$, $S = 1.5$ cf. estrato alto: $\bar{X} = 1.8$, $S = 1.1$). No se encontraron asociaciones importantes con respecto a la cobertura y especie de bromelia.

Por otro lado, la abundancia de organismos terrestres estuvo influenciada por el efecto de los siguientes factores, estrato ($X^2 = 4.5$, $P = 0.026$; estrato alto: $\bar{X} = 51.6$, $S = 46.6$ cf. estrato bajo: $\bar{X} = 40.2$, $S = 30.3$), volumen ($X^2 = 11.2$, $P <$

0.001), y cobertura ($X^2 = 4.5$, $P = 0.027$). En cambio, la diversidad de especies terrestres respondió, únicamente, al efecto del volumen ($X^2 = 6.2$, $P = 0.013$) y cobertura ($X^2 = 7.780$, $P = 0.005$).

Etapa de vida

El 64% del total de individuos muestreados fueron adultos, y el 36% juveniles. En la categoría juvenil se reunió a los individuos en etapas de desarrollo de pupa, larva y ninfa (Figura 6).

Entre los cuatro factores evaluados, el estrato ($X^2 = 4.14$, $P = 0.042$; estrato alto: $\bar{X} = 71.9$, $S = 38.6$ cf. estrato bajo: $\bar{X} = 67.8$, $S = 33.5$) y el volumen ($X^2 = 16.02$, $P < 0.001$), tuvieron un efecto significativo sobre la abundancia de invertebrados en etapa juvenil.

Del mismo modo, se encontró un efecto del volumen sobre la abundancia ($X^2 = 7.91$, $P = 0.005$) y riqueza ($X^2 = 6.6$, $P = 0.010$) de invertebrados en etapa de vida adulta. Excepto por el volumen, los demás factores no tuvieron efecto alguno sobre los organismos adultos.

DISCUSIÓN

El número de organismos y especies encontradas en esta investigación es superior al reportado en trabajos similares realizados en Ecuador (Anexo 1). Armbruster *et al.* (2002), colectó 11 219 individuos pertenecientes a 354 especies encontradas en 209 bromelias. Por otro lado, en el estudio realizado por Richardson (1999) en Puerto Rico, se reportó un total de 85 especies y más de 200 individuos encontrados en 20 bromelias. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que las características ecológicas y físicas varían de acuerdo al tipo de bosque y especie de bromelia, y que la diversidad y abundancia de invertebrados depende de la acción de estos factores (Paoletti *et al.* 1991).

El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto que los factores (i.e., estrato, lugar, posición y especie de bromelia), y las variables físicas de la planta (i.e., volumen y cobertura) puedan tener sobre la composición de la comunidad de invertebrados. Al usar el índice de Simpson, como una estimación de la abundancia y diversidad, no se halló ninguna asociación con los factores antes mencionados. Los índices de diversidad comprimen en un solo valor la abundancia y diversidad de una muestra, de esta forma los efectos que pudieran encontrarse sobre los datos crudos quedan ocultos. Por esta razón, se decidió usar los datos desglosados de abundancia y diversidad, y así hacer un análisis más adecuado de la comunidad y los factores que afectan su composición.

De acuerdo a los resultados obtenidos (Tabla 3), parece ser que la abundancia y diversidad global, así como, la abundancia y diversidad analizada por grupos funcionales, taxonómicos, preferencia de hábitat y etapa de vida, responde en primer lugar al efecto del volumen, pues se encontró un mayor

número de interacciones con respecto de este factor. Sin embargo, también se hallaron varias asociaciones, sobre todo, entre los grupos taxonómicos y preferencia de hábitat, con el estrato (Tabla 3). La cobertura ocupa el tercer lugar, de acuerdo al número de asociaciones encontradas, entre los factores que tuvieron un efecto sobre la comunidad de invertebrados (Tabla 3). La especie de bromelia, solamente, tuvo efecto sobre la abundancia del grupo funcional raspador y del orden Collembola, mientras que, en estudios similares (Gasca e Higuera 2008; Ospina-Bautista 2008) se ha encontrado que la especie de bromelia fue el factor que mejor explicó las diferencias en la comunidad.

El volumen, junto con la cobertura, determina la abundancia y riqueza de especies dentro de los grupos funcionales (Srivastava 2006; Dézerald *et al.* 2013; Dézerald *et al.* 2014). Dézerald *et al.* (2014), observó que las bromelias colectadas en áreas abiertas, que se beneficiaban del aporte de hojarasca y una alta incidencia de luz, tuvieron una mayor abundancia de organismos detritívoros y raspadores. Los resultados del presente estudio muestran una asociación positiva entre la cobertura y la abundancia de invertebrados raspadores. La incidencia de luz favorece la proliferación de bacterias, hongos y algas (perifiton), éstos constituyen un importante recurso para los organismos raspadores que se alimentan del perifiton que se acumula sobre la superficie de las hojas de las bromelias (Dézerald *et al.* 2013; Dézerald *et al.* 2014).

Del mismo modo, se ha observado que la interacción entre los factores, cobertura, volumen y especie de bromelia, explica la variación en la abundancia y diversidad de especies detritívoro-carroñeras (Laessle 1961; Dézerald *et al.* 2014). Laessle (1961), explica que especies de bromelias con una roseta más abierta (de

mayor volumen), y con hojas más viejas, tienden a acumular mayor cantidad de hojarasca, lo que reduce la infiltración de luz en el tanque (fitotelmata), esto, a su vez, provoca un aumento en la concentración de CO₂ y una disminución en la producción de algas. Esto favorece la descomposición de materia orgánica y en consecuencia la proliferación de organismos detritívoro-carroñeros. Aunque los resultados no muestran una interacción entre este grupo funcional y la estratificación, es importante mencionar que generalmente la abundancia y diversidad de organismos detritívoro-carroñeros es mayor en el nivel inferior del bosque, debido principalmente a la mayor disponibilidad de materia orgánica en descomposición que ofrece este estrato (Basset *et al.* 2003).

Por otro lado, se ha observado que el grupo de los depredadores se ve afectado por el volumen y la complejidad del hábitat (Srivastava 2006). Bromelias con un volumen mayor son más complejas y tienen mayor número de hojas, esto aumenta el número de espacios disponibles para que las presas se escondan, lo que provoca una reducción en la eficiencia de los depredadores y por tanto un decaimiento en su abundancia (Sivastava 2006). Así mismo, es necesario considerar el grado de especialización de los depredadores, comúnmente los generalistas son más abundantes y tienen un rango de distribución más amplio; aquellos que tienen preferencias por una presa en particular están restringidos al hábitat que esa presa ocupe (Basset *et al.* 2003). Este aspecto es importante al examinar la distribución vertical de los depredadores, en este estudio no se hallaron diferencias en cuanto al estrato y este grupo funcional. La densidad de depredadores tienen un efecto cascada favoreciendo el incremento de los niveles

tróficos inferiores, i.e., detritívoros, trituradores y filtradores, y la composición de la comunidad (Srivastava 2006).

Aunque, la composición taxonómica de las bromelias colectadas para esta investigaciónes muy similar a la encontrada en otros estudios relacionados con la fauna asociada a bromelias (Leassle 1961; Richardson 1999; Armbruster *et al.* 2002), muchas de las especies registradas son comúnmente encontradas en hábitats terrestres y se ha visto que responden en forma diferente al efecto de los factores analizados.

De los invertebrados colectados en las 60 bromelias, más del 50% son acuáticos. Sin embargo, la mayoría de las especies son terrestres, muchas de estas especies no han sido reportadas como habitantes habituales de bromelias. Armbruster *et al.* (2002), también encontró que el 74% de las especies identificadas en su estudio fueron terrestres. Aunque, para muchas especies terrestres encontradas en bromelias no se tiene claro si son habitantes permanentes, o poseen una relación obligada con estas plantas, es sorprendente la frecuencia con la que son reportados ácaros, pseudoescorpiones, arañas, colémbolos, ciempiés, milpiés, cochinillas, cucarachas y varias especies de coleópteros, en estudios relacionados a invertebrados que habitan bromelias (Richardson 1999; Greeney 2001; Frank *et al.* 2004; Frank y Lounibos 2009).

La mejor explicación para la dominancia de especies terrestres se encuentra en la arquitectura de las bromelias. Las axilas formadas por la base de las hojas exteriores crean espacios que permiten la acumulación de materia orgánica que después de descomponerse forma una capa de suelo, estas secciones forman un terrario (Frank y Lounibos 2009). Las axilas interiores forman

el fitotelmata (Frank y Lounibos 2009). Los terrarios de bromelias proveen hábitat para muchos organismos temporales y unos pocos especialistas, su capacidad para almacenar materia orgánica depende del volumen de la planta (Frank y Lounibos 2009).

En forma general, los invertebrados terrestres y acuático-terrestres respondieron al efecto de la estratificación. El único grupo taxonómico, con una preferencia de hábitat terrestre, sobre el cual el estrato tuvo un efecto fue el de los coleópteros, y dentro de este orden, la abundancia de escarabajos de la familia Staphylinidae estuvo asociada con la estratificación. La mayoría de órdenes analizados, respondieron mejor al efecto del volumen o la cobertura (Tabla 3).

El resto de los órdenes y familias que tienen una preferencia por hábitats terrestres no respondieron al efecto del estrato, sino que, las diferencias en cuanto a su abundancia y diversidad encontraron una mejor explicación en el efecto del volumen. Sin embargo, es importante notar la presencia de organismos que han sido descritos como especialistas en hábitats de bromelias, entre estos, se registraron pseudoescorpiones de la familia Chernetidae, escarabajos de la familia Carabidae y Scarabaeidae, y hormigas de la familia Formicidae. Estos grupos coinciden con lo descrito por Frank y Lounibos (2009), sobre organismos terrestres que habitan bromelias.

Entre los invertebrados terrestres cuya presencia ha sido frecuentemente registrada en bromelias, como visitantes temporales (Greeney 2001; Frank y Lounibos 2009), se destaca la presencia de hemípteros-heterópteros de las familias Gelastocoridae, y Cicadellidae; colémbolos de las familias Entomobryidae, Sminthuridae e Hypogastruridae; ácaros, de la familia Oribatida;

lepidópteros, familia Pyralidae; thysanoptera; blattaria; y psocóptera (Anexo 1). El reporte más raro que se encontró fue el de un peripato (Onychophora: Peripatidae).

Por otro lado, los invertebrados acuáticos mostraron una interacción predominante con el volumen (Tabla 3). Varias especies de las familias Veliidae (Hemíptera), Salticidae (Araneae), Scirtidae (Coleoptera), y Tabanidae, Chironomidae, Culicidae, Psychodidae, Muscidae y Ceratopogonidae (Diptera), han sido descritas como habitantes obligatorios de bromelias (Greeney 2001; Frank *et al.* 2004; Frank y Lounibos 2009). Las especies de los géneros, Cyphon (Coleoptera: Scirtidae) y Wyeomyia (Diptera: Culicidae), y de la familia Syrphidae (Diptera), parecen estar restringidas a bromelias del género *Tillandsia* (Ospina-Bautista *et al.* 2004; Frank y Lounibos 2009). El único grupo, entre los organismos acuáticos, que mostró un efecto del estrato fue la familia Cypridae (Ostrácoda), estos invertebrados también han sido catalogados como habitantes permanentes de bromelias y su dispersión depende de anfibios y reptiles que los transportan en sus cuerpos (Laessle 1961).

Aunque el volumen ha sido el factor que más asociación ha tenido con la abundancia y diversidad de especies adultas, esta investigación encontró un efecto de la estratificación sobre el número de individuos que se encontraban en etapa de vida juvenil. Basset *et al.* (2003) observó que la estratificación está relacionada, entre otras variables, con la etapa de vida y que ciertos grupos mostraban un efecto más notorio de este factor, i.e., mosquitos. Se ha encontrado que los sitios de cría de mosquitos son más abundantes en estratos superiores (Basset *et al.* 2003). En este estudio se contabilizó un mayor número de

invertebrados juveniles en el estrato alto; todas las especies de dípteros y lepidópteros se encontraban en etapa de vida juvenil, varias especies de coleópteros y hemípteros también fueron juveniles (Anexo 1).

Estudios realizados en bosques tropicales de tierras bajas han encontrado evidencia de que al inundarse el suelo del bosque durante la estación lluviosa, varios grupos de artrópodos tienden a desplazarse hacia estratos superiores en el bosque (Basset *et al.* 2003). El presente estudio fue realizado durante la estación lluviosa, sin embargo, es posible que el patrón de distribución vertical de los invertebrados cambie según las condiciones ambientales que la estación seca presenta. Se ha observado, en bosques templados, que durante la estación seca la estratificación es mucho más marcada que en la estación lluviosa, se ha observado un aumento en la abundancia de larvas de coleópteros y dípteros, principalmente, en el estrato alto (Ulyshen y Hanula 2007; Frank *et al.* 2004). Por esta razón, es necesario hacer un muestreo durante la época seca para examinar el patrón de distribución vertical.

Por otro lado, es necesario tener en cuenta que la estratificación también está relacionada con la ecología y comportamiento de los invertebrados, i.e., hábitos de reproducción, forrajeo, descanso, y también con los ritmos diarios de actividad, i.e., hábitos diurnos y nocturnos (Memmott y Sutton 1994; Basset *et al.* 2003). Hay evidencia de que varias especies de cucarachas, en estado adulto, usan el estrato alto para forrajeo durante la noche, mientras que las ninfas descansan en sitios cercanos al suelo del bosque (Gorton 1981).

El presente estudio aporta al conocimiento de las comunidades de invertebrados asociados a bromelias y contribuye al entendimiento de la

estructura y funcionamiento de estas comunidades en los bosques nublados andinos. El enfoque de este trabajo fue principalmente ecológico antes que taxonómico, por esta razón los invertebrados se clasificaron de acuerdo al concepto de morfoespecie. Los especímenes deben ser revisados por especialistas en cada grupo para determinar con exactitud la especie a la cual pertenecen o si constituyen nuevos registros para la ciencia. Existen muy pocos estudios taxonómicos sobre la fauna del dosel, los resultados encontrados por Paoletti *et al.* (1991), sugieren que la diversidad en los estratos superiores del bosque puede ser superior a la del suelo.

REFERENCIAS

- Acosta-Mercado, D., N. Cancel-Morales, J., China, C. Santos-Flores, e I. Sastre De Jesús 2012. Could the canopy structure of bryophytes serve as an indicator of microbial biodiversity? A test for testate amoebae and microcrustaceans from a subtropical cloud forest in Dominican Republic. *Microbial Ecology* **64**: 200-213.
- Almada, M., y C. Medrano 2006. Guía didáctica de arañas. Museo provincial de Ciencias Naturales Florentino Ameghino, Santa Fe, Argentina.
- Armbruster, P., R. Hutchinson, y P. Cotgreave 2002. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos* **96**: 225-234.
- Arroyo, D 2009. Evaluación de la calidad de agua a través de macroinvertebrados bentónicos e índices biológicos en ríos tropicales en Bosque de Neblina Montano. *Avances en ciencias e ingenierías* **1**: 11-16.
- Balke, M., J. Gómez-Zurita, I. Ribera, A. Vilorio, A. Zillikens, J. Steiner, M. García, L. Hendrich y A. Vogler 2008. Ancient associations of aquatic beetles and tank bromeliads in the neotropical forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**: 6356-6361.
- Basset, Y., P. Hammond, H. Barrios, J. Holloway, y S. Miller 2003. Vertical stratification of arthropod assemblages. In *Arthropods of tropical forest: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy* (ed. Y. Basset, V. Novotny, S. Miller, y R. Kitching), pp. 17-27. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Basset, Y 2001. Invertebrates in the canopy of tropical rainforest: How much do we really know?. *Plant Ecology* **153**: 87-107.
- Bassett-Maguire, J 1971. Phytotelmata: Biota and community structure determination in plan-held waters. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**: 439-464.
- Bongers, F 2001. Methods to assess tropical rainforest canopy structure: An overview. *Plant Ecology* **153**: 263-277.
- Brown, J., y M. Lomolino 2000. Concluding remarks: Historical perspective and the future of Island Biogeography Theory. *Global Ecology and Biogeography* **9**: 87-92.
- Buddle, C 2010. Photographic key to the pseudoscorpions of Canada and the adjacent USA. *Canadian Journal of Arthropod Identification* **10**: 1-77.
- Cornell, H., y J. Lawton 1992. Species Interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* **61**: 1-12.

- Cummins, K., R. Merritt, y P. Andrade 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment***40**: 69-89.
- Day, F 1979. Litter accumulation in four plant communities in the Dismal Swamp, Virginia. *American Midland Naturalist***102**: 281-289.
- Dézerald, O., S. Talaga, C. Leroy, J. Carrias, B. Corbara, A. Dejean, y R. Céréghino 2014. Environmental determinants of macroinvertebrate diversity in small water bodies: insights from tank-bromeliads. *Hydrobiologia***723**: 77-86.
- Dézerald, O., C. Leroy, B. Corbara, J. Carrias, L. Pélozuelo, A. Dejean, y R. Céréghino 2013. Food-web structure in relation to environmental gradients and predatory-prey ratios in tank-bromeliad ecosystems. *PloS ONE***8**: 1-8.
- Dial, R., M. Ellwood, E. Turner, y W. Foster 2006. Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a bornean lowland tropical rainforest. *Biotropica***38**: 643-652.
- Domínguez, E., y H. Fernández 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- Economo, E 2011. Biodiversity conservation in metacommunity networks: Linking pattern and persistence. *The American Naturalist***177**: 167-180.
- Foggo, A., C. Ozanne, M. Speight, y C. Hamblen 2001. Edge effects and tropical forest canopy invertebrates. *Plant Ecology***153**: 347-359.
- Fragoso, C., y P. Rojas-Fernández 1996. Earthworms inhabiting bromeliads in Mexican tropical rainforests: ecological and historical determinants. *Journal of Tropical Ecology***12**: 729-734.
- Frank, J., y L. Lounibos 2009. Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terr Arthropod Rev***1**: 125-153.
- Frank, J., S. Sreenivasan, P. Benschoff, M. Deyrup, G. Edwards, S. Halbert, A. Hamon, M. Lowman, E. Mockford, R. Scheffrahn, G. Steck, M. Thomas, T. Walker, y W. Welbourn 2004. Invertebrate animals extracted from native *Tillandsia* (Bromeliales: Bromeliaceae) in Sarasota County, Florida. *The Florida Entomologist* **87**: 176-185.
- Fussmann, G., M. Loreau, y P. Abrams 2007. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology***21**: 465-477.
- Gasca, H., y D. Higuera 2008. Artrópodos asociados al dosel de un robleal *Quercus Humboldtii* Bonpl. (Fagaceae) de la Reserva Bosque Macanal (Boyacá, Colombia). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa***43**: 173-185.
- Gonçalves-Souza, T., A. Brescovit, D. Rossa-Feres, y G. Romero 2010. Bromeliads as biodiversity amplifiers and habitat segregation of spiders communities in a neotropical rainforest. *Journal of Arachnology***38**: 270-279.

- Gorton, R 1981. Behavioral and ecological correlations within a cockroach community. *Journal of the Kansas Entomological Society* **54**: 278-284.
- Graham, E., y J. Andrade 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* **91**: 699-706.
- Greeney, H 2001. The insects on plant-held waters: a review and bibliography. *Journal of Tropical Ecology* **17**: 241-260.
- Hengeveld, R 1989. Caught in an ecological web. *Oikos* **54**: 15-22.
- Hladyz, S., K. Abjörnsson, P. Giller, y G. Woodward 2011. Impacts of an aggressive riparian invader on community structure and ecosystem functioning in stream food webs. *Journal of Applied Ecology* **48**: 443-452.
- Jaramillo, J., y E. Grijalva 2010. Flora del bosque nublado de río Guajalito. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Jonsson, M., G. Yeates, y D. Wardle 2009. Patterns of invertebrate density and taxonomic richness across gradients of areas, isolation, and vegetation density in a lake-island system. *Ecography* **32**: 963-972.
- Krömer, T., M. Kessler, y S. Gradstein 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the bolivian Andes: The importance of the understory. *Plant ecology* **189**: 261-278.
- Leassle, A 1961. A micro-limnological study of jamaican bromeliads. *Ecology* **42**: 499-517.
- Lockwood, J., R. Powell, P. Nott, y S. Pimm 1997. Assembling ecological communities in time and space. *Oikos* **80**: 549-553.
- Lounibos, L., J. Frank, C. Machado-Allison, P. Ocanto, y J. Navarro 1987. Survival, development and predatory effects of mosquito larvae in venezuelan phytotelmata. *Journal of Tropical Ecology* **3**: 221-242.
- Lowman, M., y P. Wittman 1996. Forest canopies: Methods, hypotheses and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 55-81.
- Memmot, J., y S. Sutton 1994. Sandfly stratification on tree buttresses in a costarican tropical rainforest. *Journal of Tropical Ecology* **10**: 87-101.
- Morrison, L 2002. Island biogeography and metapopulation dynamics of bahamian ants. *Journal of Biogeography* **29**: 387-394.
- Mutke, J 2001. Forest structure and tree species composition of the submontane rainforest at Río Guajalito. The flora of the Río Guajalito mountain rainforest (Ecuador), Botanisches Institut der Universität Bonn, Bonn, Germany.
- Nadkarni, N 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist* **34**: 70-78.

- Nadkarni, N., y J. Longino 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica***22**: 286-289.
- Nagel, H 1979. Analysis of invertebrate diversity in a mixed prairie ecosystem. *Journal of the Kansas Entomological Society***52**: 777-786.
- Ospina-Bautista, F., J. Estévez-Varón, E. Realpe-Rebolledo, y F. Gast 2008. Diversidad de invertebrados acuáticos asociados a Bromeliaceae en un bosque de montaña. *Revista Colombiana de Entomología***34**: 224-229.
- Ospina-Bautista, F., J. Estévez-Varón, J. Betancur, y E. Realpe-Rebolledo 2004. Estructura y composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri* Baker (Bromeliaceae) en un bosque altoandino colombiano. *Acta Zoológica Mexicana***20**: 153-166.
- Paoletti, M., R. Taylor, B. Stinner, D. Stinner, y D. Benzing 1991. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a venezuelan cloud forest. *Journal of Tropical Ecology* **7**: 373-383.
- Paruelo, J., R. Golluscio, J. Guerschman, A. Cesa, V. Jouve, y M. Garbulsky 2004. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: The case of the Patagonian steppes. *Global Ecology and Biogeography***13**: 385-395.
- Perry, D 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica***10**: 155-157.
- Pulliam, H 1983. Ecological community theory and the coexistence of sparrows. *Ecology***64**: 45-52.
- Prat, N., y M. Rieradevall 2011. Guía para el reconocimiento de larvas de *Chironomidae* (Diptera) de los ríos altoandinos de Ecuador y Perú. Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona.
- Richardson, B 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. *Biotropica***31**: 321-336.
- Rodgers, D., y R. Kitching 1998. Vertical stratification of rainforest collembolan (*Collembola: Insecta*) assemblages: Description of ecological patterns and hypotheses concerning their generation. *Ecography***21**: 392-400.
- Roisin, Y., A. Dejean, B. Corbara, J. Orivel, M. Samaniego y M. Leponce 2006. Vertical stratification of the termite assemblage in a neotropical rainforest. *Oecologia***149**: 301-311.
- Roldán, G 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Fondo FEN Colombia, Bogotá, Colombia.
- Romero, G., P. Mazzafera, J. Vasconcellos-Neto, y P. Trivelin 2006. Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. *Ecology* **87**: 803-808.
- Southwood, T 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos***52**: 3-18.

- Srivastava, D 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: Interactive effects in a bromeliad-insect community. *Oecologia***149**: 493-504.
- Sterelny, K 2006. Local ecological communities. *Philosophy of Science***73**: 215-231.
- Stork, N., y P. Grimbacher 2006. Beetle assemblages from an australian tropical rainforest show that the canopy and ground strata contribute equally to biodiversity. *Proceedings: Biological Sciences* **273**: 1969-1975.
- Stuntz, S., C. Ziegler, U. Simon, y G. Zotz 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in Central Panama. *Journal of Tropical Ecology***18**: 161-176.
- Tomanova, S., P. Tedesco, M. Campero, P. Van Damme, N. Moya, y T. Oberdorff 2007. Longitudinal and altitudinal changes of macro-invertebrate functional feeding groups in neotropical streams: a test of the River Continuum Concept. *Fundamental and Applied Limnology***3**: 233-241.
- Tomanova, S., E. Goitia, y J. Helesic 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia***556**: 251-264.
- Ulyshen, M., V. Soon, y J. Hanula 2011. Vertical distribution and seasonality of predatory wasps (Hymenoptera: Vespidae) in a temperate deciduous forest. *The Florida Entomologist* **94**: 1068-1070.
- Ulyshen, M., y J. Hanula 2007. A comparison of the beetle (Coleoptera) fauna captured at two heights above the ground in a north american temperate deciduous forest. *American Midland Naturalist***158**: 260-278.
- Vidlicka, L 2013. Cockroaches (Blattaria) of Ecuador – checklist and history of research. *Zootaxa***5**: 401-445.
- Wilches-Álvarez, W., M. Botero, y F. Cortés 2013. Macroinvertebrates associated with *Guzmaniamitis* L.B. Sm. (*Bromeliaceae*) in two fragments of oak grove. *Colombia Forestal***16**: 5-20.
- Yanoviak, S., y M. Kaspari 2000. Community structure and the habitat template: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos***89**: 259-266.

Dp (n)			3.650	0.050	5.304	0.021		
Dp (sp)					5.479	0.019		
Dt-Ca (n)			15.876	0.001*			4.722	0.030
Dt-Ca (sp)			9.842	0.002	5.312	0.021		
Rs (n)								
<hr/>								
Grupo taxonómico								
Orden								
Acari (n)			4.283	0.038				
Acari (sp)	3.140	0.050	6.712	0.010				
Coleóptera (n)					6.174	0.013	3.613	0.050
Collembola (n)			18.898	0.001*				
Diptera (n)			4.560	0.033				
Diptera (sp)			3.908	0.048				
Isopoda (n)								
Familia								
Chironomidae (n)	4.219	0.040	13.700	0.001*				
Culicidae (n)			11.504	0.001*				
Culicidae (sp)	5.196	0.023	5.058	0.025				
Cypridae (n)			4.192	0.041				
Oribatida (n)	4.189	0.041	7.796	0.005				
Oribatida (sp)								
Staphylinidae (n)								
<hr/>								
Hábitat								
A (n)			16.596	0.001*				
A-T (n)	5.316	0.021	3.795	0.021				
A-T (sp)	4.522	0.026			4.491	0.027		
T (n)			11.154	0.001*	7.780	0.005		
T (sp)			6.167	0.013				
<hr/>								

Etapa de vida

Adulto (n)			7.913	0.005
Adulto (sp)	4.449	0.035	6.586	0.010
Juvenil (n)			16.016	0.001*

Abreviaciones de Grupo funcional: Dp = Depredador, Tr = Triturador, Dt-Ca = Detritívoro-Carroñero, Rs = Raspador, F = Filtrador, Tu = Turista. Abreviaciones de Hábitat: A = Acuático, T = Terrestre, A-T = Acuático-Terrestre. * $P < 0.001$

FIGURAS

Figura 1. Representación gráfica de las medidas tomadas para cada bromelia.

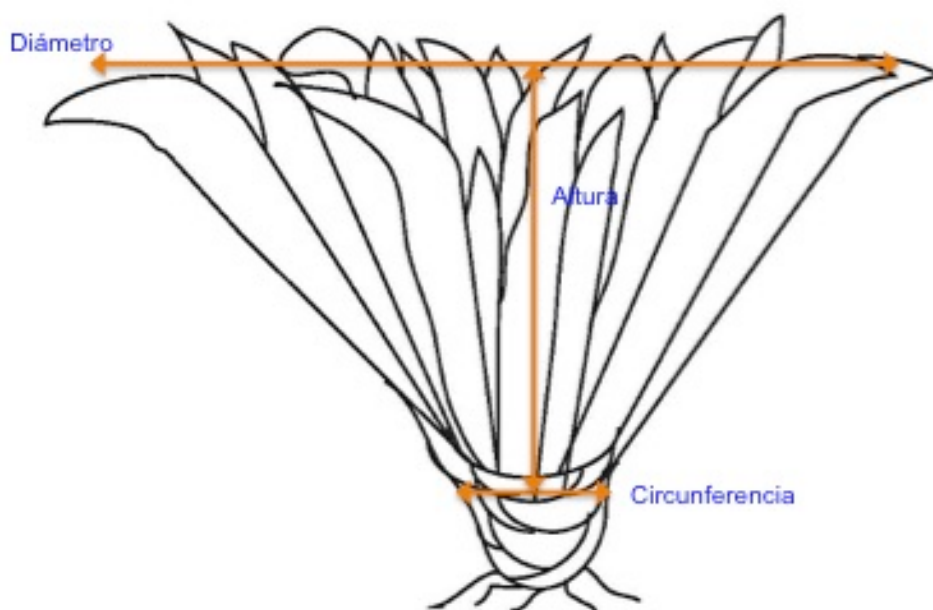


Figura 2. Composición por phylums. Los porcentajes representan el total de individuos (a) y morfoespecies (b) encontradas en las 60 bromelias.

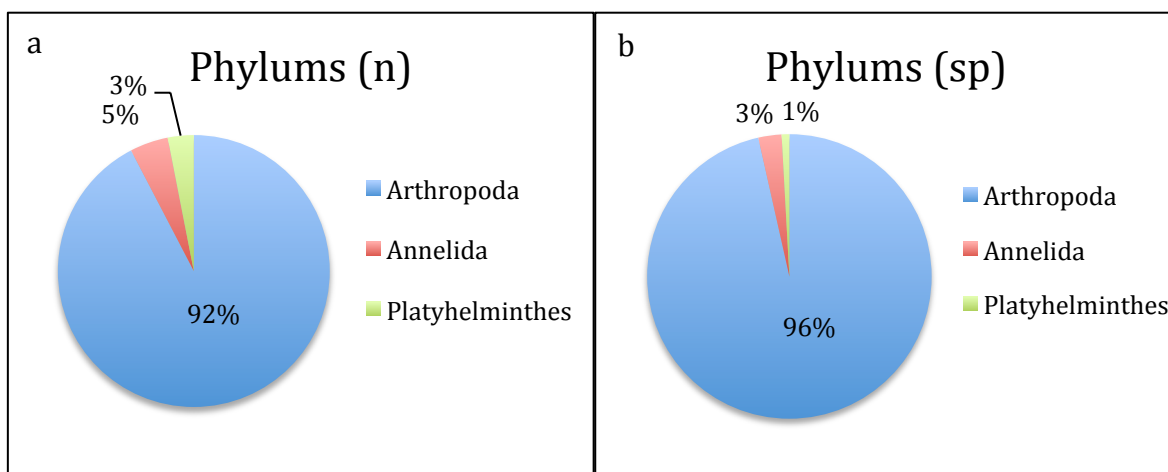


Figura 3. Composición del Phylum Artrópoda. Los porcentajes representan la abundancia total de individuos pertenecientes a cada clase (a), y la riqueza total de especies (b).

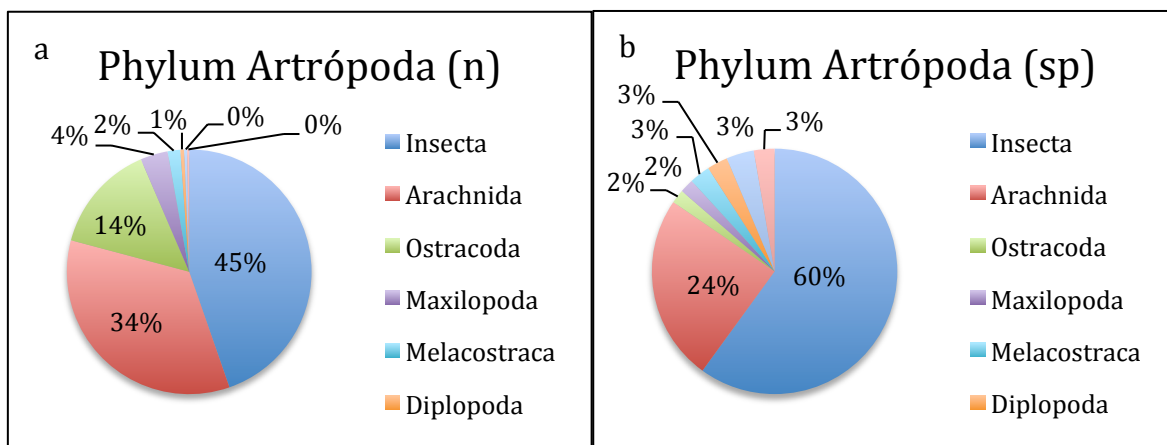


Figura 4. Composición por grupos funcionales. Los porcentajes representan la abundancia (a), y diversidad (b) dentro de cada grupo funcional.

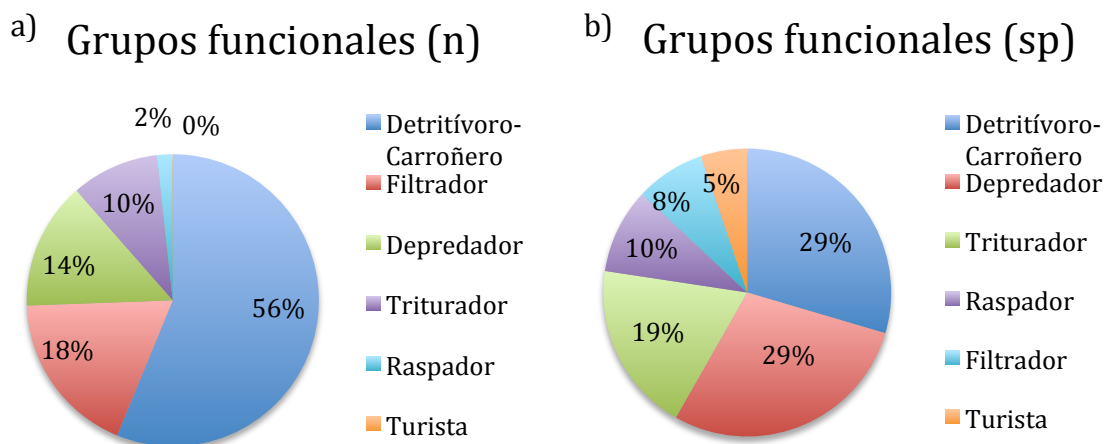


Figura 5. Composición por hábitat. Los porcentajes representan el numero total de individuos (a), y especies (b) encontrados en cada hábitat.

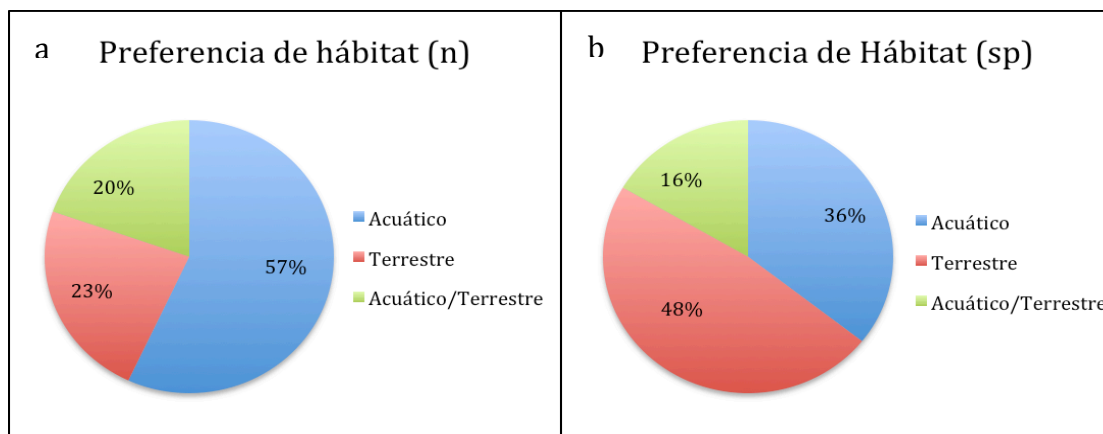
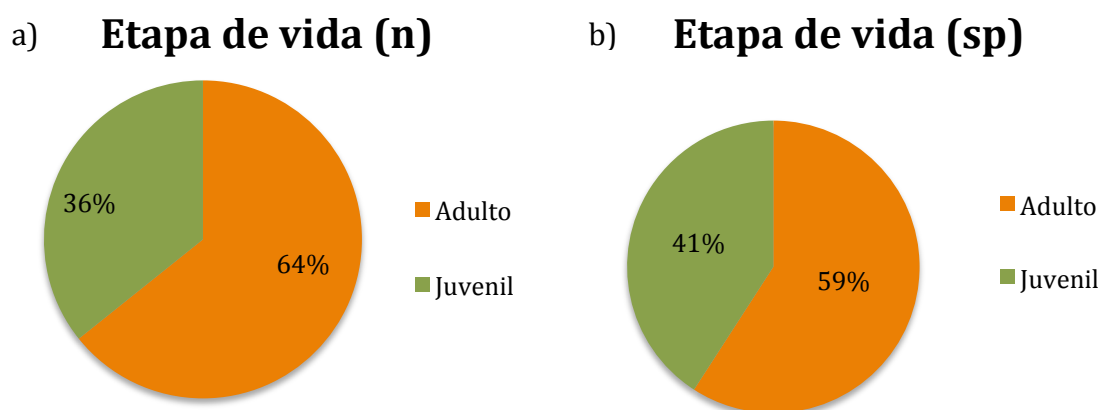


Figura 6. Composición por etapa de vida. Los porcentajes representan el numero total de individuos (a), y especies (b) encontrados en cada etapa.



ANEXOS

Anexo 1. La tabla presenta la abundancia total y por estrato de la fauna encontrada en las 60 bromelias colectadas en el bosque nublado de la Fundación Proyecto ecológico Chiriboga.

Morfoespecie	Fase de vida*	Grupo funcional	Hábitat	Estrato		Total
				Bajo	Alto	
Arthropoda						
Arachnida						
Acari						
<i>Hydrachnidasp.</i>	Adulto	Dp	A	2	7	9
<i>Mesostigmatasp.</i>	Adulto	Dp	T	7	10	17
<i>Halacaroideasp.</i>	Adulto	Dt-Ca	A	1	3	4
<i>Oribatida sp.1</i>	Adulto	Dt-Ca	T	37	39	76
<i>Oribatida sp.2</i>	Adulto	Dt-Ca	T	58	48	106
<i>Oribatida sp.3</i>	Adulto	Dt-Ca	T	250	211	461
<i>Oribatida sp.4</i>	Adulto	Dt-Ca	T	24	16	40
<i>Oribatida sp.5</i>	Adulto	Dt-Ca	T	245	375	620
<i>Oribatida sp.6</i>	Adulto	Dt-Ca	T	11	12	23
<i>Oribatida sp.7</i>	Adulto	Dt-Ca	T	10	15	25
<i>Oribatida sp.8</i>	Adulto	Dt-Ca	T	4	24	28
<i>Oribatida sp.9</i>	Adulto	Dt-Ca	A-T	789	1349	2138
Araneae						
<i>Araneidae sp.1</i>	Adulto	Dp	T	1	9	10
<i>Araneidae sp.2</i>	Adulto	Dp	T	13	10	23
<i>Araneidae sp.3</i>	Adulto	Dp	T	26	35	61
<i>Araneidae sp.4</i>	Adulto	Dp	T	2	10	12
<i>Araneidae sp.5</i>	Adulto	Dp	T	1	11	12
<i>Salticidaesp.</i>	Adulto	Dp	A	1	8	9
<i>Linyphiidaesp.</i>	Adulto	Dp	T	2	1	3

<i>Sparassidae sp.1</i>	Adulto	Dp	T	4	2	6
<i>Sparassidae sp.2</i>	Adulto	Dp	T	6	2	8
<i>Ctenidaesp.</i>	Adulto	Dp	T	4	1	5
Pseudoescorpiones						
<i>Chthoniidae sp.1</i>	Adulto	Dp	T	9	8	17
<i>Chthoniidae sp.2</i>	Adulto	Dp	T	3	4	7
<i>Chernetidaesp.</i>	Adulto	Dp	T	3	3	6
Opiliones						
<i>Cranidae sp.1</i>	Adulto	Dp	T	0	7	7
<i>Cranidae sp.2</i>	Adulto	Dp	T	0	2	2
Maxilopoda						
Harpacticoida						
<i>Bryocamptussp.</i>	Adulto	F	A	183	166	349
Cyclopoida						
<i>Metacyclopsp.</i>	Adulto	F	A	32	11	43
Melacostraca						
Isopoda						
<i>Philosciidae sp.1</i>	Adulto	Tr	T	64	89	153
<i>Philosciidae sp.2</i>	Adulto	Tr	T	11	6	17
<i>Armadillidiidae sp.</i>	Adulto	Tr	T	4	8	12
Insecta						
Blattaria						
<i>Ischnopterasp.</i>	Juvenil	Dt-Ca	T	63	63	126
<i>Blaberasp.</i>	Juvenil	Dt-Ca	T	3	0	3
Coleoptera						
<i>Cantharidae sp.1</i>	Juvenil	Dp	T	1	2	3
<i>Cantharidae sp.2</i>	Adulto	Dp	T	1	1	2
<i>Carabidaesp.</i>	Adulto	Dp	T	1	0	1
<i>Curculionidae sp.1</i>	Adulto	Tr	A-T	14	6	20

<i>Curculionidae sp.2</i>	Juvenil	Tr	A-T	4	1	5
<i>Curculionidae sp.3</i>	Adulto	Tr	A-T	2	1	3
<i>Elmidaesp.</i>	Juvenil	Rs	A	1	0	1
<i>Haliplidaesp.</i>	Juvenil	Tr	A	2	1	3
<i>Hydraenidaesp.</i>	Juvenil	Dt-Ca	A	5	6	11
<i>Ptiliidaesp.</i>	Adulto	Dt-Ca	T	0	5	5
<i>Helodessp.</i>	Juvenil	Tr	A	17	16	33
<i>Cyphonsp.</i>	Juvenil	Tr	A	305	294	599
<i>Scarabaeidaesp.</i>	Juvenil	Tr	T	0	3	3
<i>Silvanidaesp.</i>	Juvenil	Rs	A	32	12	44
<i>Staphylinidae sp.1</i>	Juvenil	Dt-Ca	A-T	11	3	14
<i>Staphylinidae sp.2</i>	Adulto	Dt-Ca	A-T	5	4	9
<i>Staphylinidae sp.3</i>	Adulto	Dt-Ca	A-T	23	11	34
<i>Staphylinidae sp.4</i>	Adulto	Dt-Ca	A-T	6	1	7
<i>Staphylinidae sp.5</i>	Adulto	Dt-Ca	A-T	4	2	6
<i>Staphylinidae sp.6</i>	Adulto	Dt-Ca	A-T	2	1	3
Collembola						
<i>Hypogastruridaesp.</i>	Adulto	Tr	T	7	4	11
<i>Entomobryidaesp.</i>	Adulto	Tr	T	27	52	79
<i>Sminthuridaesp.</i>	Adulto	Tr	T	6	3	9
<i>Isotomidaesp.</i>	Adulto	Tr	T	22	24	46
Diptera						
Ceratopogonidae						
<i>Alluaudomyiasp.</i>	Juvenil	Dt-Ca	A	28	36	64
<i>Forcipomyiasp.</i>	Juvenil	Dp	A	21	35	56
<i>Atrichopogonsp.</i>	Juvenil	Dt-Ca	A	8	17	25
<i>Dasyheleinaesp.</i>	Juvenil	Dt-Ca	A	8	8	16
Chironomidae						
<i>Corynoneurasp.</i>	Juvenil	Dt-Ca	A	44	46	90

<i>Cricotopus sp.1</i>	Juvenil	Dt-Ca	A	457	460	917
<i>Cricotopus sp.2</i>	Juvenil	Dt-Ca	A	429	513	942
<i>Pentaneurasp.</i>	Juvenil	Dp	A	193	227	420
Culicidae						
<i>Hoemagogus sp.1</i>	Juvenil	F	A	8	32	40
<i>Hoemagogus sp.2</i>	Juvenil	F	A	18	3	21
<i>Anophelessp.</i>	Juvenil	F	A	8	9	17
<i>Culexsp.</i>	Juvenil	F	A	27	22	49
<i>Wyeomyiasp.</i>	Juvenil	F	A	30	26	56
Dolichopodidae						
<i>Dolichopodidaesp.</i>	Juvenil	Dp	A	17	32	49
Ephydriidae						
<i>Ephydridaesp.</i>	Juvenil	Tr	A	15	17	32
Muscidae						
<i>Muscidaesp.</i>	Juvenil	Dt-Ca	A	65	98	163
Psychodidae						
<i>Clogniasp.</i>	Juvenil	Rs	A	23	41	64
Syrphidae						
<i>Eristalissp.</i>	Juvenil	Dt-Ca	A	27	9	36
<i>Chrysogastersp.</i>	Juvenil	Dt-Ca	A	25	34	59
Tabanidae						
<i>Tabanussp.</i>	Juvenil	Rs	A	17	12	29
Tipulidae						
<i>Limoniasp.</i>	Juvenil	Tr	A-T	16	5	21
Hemiptera						
<i>Mesoveliidaesp.</i>	Juvenil	Dp	A-T	9	6	15
<i>Miridaesp.</i>	Juvenil	Dp	T	22	15	37
<i>Cicadellidae sp.1</i>	Juvenil	Rs	A-T	4	1	5
<i>Cicadellidae sp.2</i>	Adulto	Tu	T	1	1	2

<i>Hebridae sp.1</i>	Juvenil	Dp	A	2	0	2
<i>Hebridae sp.2</i>	Adulto	Tu	A-T	0	2	2
<i>Gelastocoridaesp.</i>	Juvenil	Dp	A-T	2	0	2
<i>Veliidaesp.</i>	Juvenil	Dp	A	9	3	12
<i>Pseudococcidaesp.</i>	Juvenil	Dp	A-T	9	6	15
Hymenoptera						
<i>Formicidae sp.1</i>	Adulto	Dp	T	104	201	305
<i>Formicidae sp.2</i>	Adulto	Dp	T	21	73	94
<i>Formicidae sp.3</i>	Juvenil	Dt-Ca	T	34	17	51
Lepidoptera						
<i>Cosmopterigidaesp.</i>	Juvenil	Tr	T	2	2	4
<i>Pyralidaesp.</i>	Juvenil	Rs	A	1	1	2
<i>Heylidaesp.</i>	Juvenil	Tr	A	1	2	3
<i>Crambidaesp.</i>	Juvenil	Tr	A	1	4	5
Psocoptera						
<i>Psocidaesp.</i>	Juvenil	Rs	T	4	8	12
Thysanoptera						
<i>Phlaeothripidaesp.</i>	Juvenil	Tr	T	7	8	15
<i>Thripidaesp.</i>	Adulto	Tr	T	3	6	9
Chilopoda						
Scolopendromorpha						
<i>Scolopendridae sp.1</i>	Adulto	Dp	T	5	8	13
<i>Scolopendridae sp.2</i>	Adulto	Dp	T	1	4	5
Geophilomorpha						
<i>Geophilidaesp.</i>	Adulto	Dp	T	3	7	10
Diplopoda						
Polydesmida						
<i>Polydesmus sp.1</i>	Adulto	Dt-Ca	T	6	11	17
<i>Polydesmus sp.2</i>	Adulto	Dt-Ca	T	7	10	17

Julida							
<i>Julidaesp.</i>	Adulto	Dt-Ca	T	5	15	20	
Gasteropoda							
Basommatophora							
<i>Planorbidae sp.1</i>	Adulto	Rs	T	1	4	5	
<i>Planorbidae sp.2</i>	Adulto	Rs	T	8	13	21	
<i>Planorbidae sp.3</i>	Adulto	Rs	T	3	11	14	
<i>Planorbidae sp.4</i>	Adulto	Rs	T	2	1	3	
Ostracoda							
Myodocopida							
<i>Ciclocypridaesp.</i>	Adulto	F	A	162	522	684	
<i>Cypridaesp.</i>	Adulto	F	A	214	662	876	
Annelida							
Oligochaeta							
Haplotaxida							
<i>Haplotaxidasp.</i>	Adulto	Tr	T	38	18	56	
<i>Tubificidaesp.</i>	Adulto	Dt-Ca	A	209	229	438	
Hirudinea							
Arhynchobdellida							
<i>Macrobdellidaesp.</i>	Adulto	Dp	A	14	25	39	
Onychophora							
Peripatidae							
<i>Oroperipatuscorradoi</i>	Adulto	Tu	A-T	1	0	1	
Platyhelminthes							
Turbellaria							
Tricladida							
<i>Planariidaesp.</i>	Adulto	Dp	A	159	203	362	

Abreviaciones de Grupo funcional: Dp = Depredador, Tr = Triturador, Dt-Ca = Detritívoro-Carroñero, Rs = Raspador, F = Filtrador, Tu = Turista. Abreviaciones de Hábitat: A = Acuático, T = Terrestre, A-T = Acuático-Terrestre. * La categoría Juvenil incluye pupas, larvas y ninfas.

