



Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)

ISSN: 0065-1737

azm@ecologia.edu.mx

Instituto de Ecología, A.C.

México

Ospina Bautista, Fabiola; Estévez Varón, Jaime V.; Betancur, Julio; Realpe, Emilio
Estructura y composición de la comunidad de macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia*
turneri Baker (Bromeliaceae) en un bosque alto andino colombiano
Acta Zoológica Mexicana (nueva serie), vol. 20, núm. 1, 2004, pp. 153-166
Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57520113>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE MACRO INVERTEBRADOS ACUÁTICOS ASOCIADOS A *TILLANDSIA TURNERI* BAKER (BROMELIACEAE) EN UN BOSQUE ALTO ANDINO COLOMBIANO

Fabiola OSPINA-BAUTISTA^{1,2}, Jaime V. ESTÉVEZ-VARÓN^{1,2},
JULIO BETANCUR³ & Emilio REALPE-REBOLLEDO²

¹ Instituto de Investigación de Recursos Biológicos
Alexander von Humboldt, Bogotá, COLOMBIA

mfospina@humboldt.org.co; jvestevez@humboldt.org.co

² Laboratorio de Zoología y Ecología Animal, Universidad de Los Andes,
Apartado 4976, Bogotá, COLOMBIA. erealpe@uniandes.edu.co

³ Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia,
Apartado 7495, Bogotá, COLOMBIA. jbetanc@ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

Se estudió la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados a los depósitos de agua de *Tillandsia turneri* (Bromeliaceae) en un bosque alto andino de Cundinamarca, Colombia. Se recolectaron 37 plantas y se les determinó algunas variables morfológicas y fisicoquímicas. Se encontraron 28 morfoespecies de macro invertebrados, 20 de las cuales eran Diptera. El orden más abundante fue Coleoptera, con el 40.5% de los individuos, seguido por Diptera y Cladocera, cada uno con cerca del 25% de los individuos totales. El índice de diversidad de Shannon para cada planta varió entre 0.74 y 2.13, mientras que el de riqueza de Margalef estuvo entre 1.25 y 3.25. Por medio de un análisis de similitud se encontró un grupo de 20 individuos de *T. turneri* con una composición de macro invertebrados similar. Los grupos funcionales más abundantes fueron los trituradores - depredadores, representados por el género *Scirtes*, y los colectores filtradores, representados por las familias Culicidae y Daphnidae. Ninguna de las variables morfológicas y fisicoquímicas estudiadas se correlacionó con la riqueza y la diversidad de la comunidad de macro invertebrados. Sin embargo, el modelo de regresión múltiple para la abundancia de macro invertebrados fue significativo, siendo el área de la planta y el contenido de agua las variables que mejor explican el modelo. Para las morfoespecies *Haemagogus* y *Tanyponinae* sp. 1 el modelo de regresión múltiple fue significativo, siendo la variable contenido de agua la que explica mejor la abundancia de estas morfoespecies.

Palabras Clave: Bosques de montaña, Bromeliaceae, Fitotelmata, Macro invertebrados acuáticos, *Tillandsia turneri*.

ABSTRACT

We studied the aquatic macro invertebrates community associated with the water tank of *Tillandsia turneri* (Bromeliaceae) in a montane cloud forest (at 3000 m altitude) of Cundinamarca, Colombia. Thirty seven plants were sampled for which the amount of water and some morphological and physicochemical variables were also determined. Twenty eight of macro invertebrates morphospecies were found, 20 of which were Diptera. The order Coleoptera was the most abundant, with 40.5% of the total number of individuals, followed by Diptera and Cladocera, each with approximately 25% of the total individuals. Shannon's diversity index for each plant was between 0.735 and 2.133, and Margalef's richness index was between 1.249 and 3.246. Using a similitud analysis a group of 20 individuals of *T. turneri* with a similar composition of macro invertebrates was identified. The most abundant functional groups were shredders-piercers represented by the genus *Scirtes* and collectors-filterers

Ospina-Bautista et al.: Macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri*

represented by the families Culicidae and Daphnidae. The physicochemical and morphological variables were not related with species richness and diversity of the macro invertebrates community. However, multiple regression for macro invertebrate abundance was significitive, showing that the plant area and the amount of water were the variables that better explained it. Too, the multiple regression indicates that the abundance of *Haemagogus* and *Tanyponinae* sp. 1 was explained for the amount water in the plant tank.

Key Words: Acuatic macro invertebrates, Bromeliaceae, Fitotelmata, Montane forests, *Tillandsia turneri*.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de montaña poseen gran riqueza, abundancia y biomasa de epífitas vasculares, lo que se puede explicar, en parte, porque la neblina cubre las montañas durante buena parte del tiempo y proporciona a las epífitas la humedad requerida para su crecimiento (Grubb & Whitmore 1966). Las epífitas vasculares dentro de los ecosistemas son importantes porque capturan agua y minerales del ambiente, participando activamente en el ciclo de nutrientes y la productividad de los bosques. Uno de los grupos de plantas de epífitas vasculares más importantes es la familia Bromeliaceae (Madison 1977, Nadkarni 1984, Gentry & Dodson 1987, Benzing 1990, Bogh 1992), cuyas especies poseen hojas con vainas que se sobrelapan entre sí, permitiendo la creación de un tanque (fitotelmata) donde se retienen fluidos y hojarasca que se convierten en el principal recurso hídrico y de nutrientes para los organismos asociados a ellas (Benzing 1980, Lugo & Scatena 1992, Thorne *et al.* 1996).

Las bromelias tipo tanque mantienen reservas de agua durante todo el año, por lo que pueden sostener cadenas tróficas complejas que involucran varios tipos de organismos, como bacterias, algas, musgos, otras plantas vasculares, protozoos, hongos, invertebrados y algunos vertebrados (Laessle 1961, Reitz 1983). De esta asociación biótica las bromelias se benefician porque pueden asimilar nutrientes provenientes de la descomposición de la hojarasca acumulada o de la muerte de los organismos asociados (Benzing & Burt 1970, Benzing 1973, 1980, Burt & Utley 1975), mientras que los animales asociados usan la planta como refugio y el detritus acumulado les sirve como fuente de nutrientes (Laessle 1961, Benzing 1990).

Algunos factores tales como la cantidad y la calidad del recurso alimenticio y las condiciones fisicoquímicas presentes dentro de la bromelia pueden afectar a la comunidad asociada al tanque. La cantidad de hojarasca que entra a la bromelia proveniente del dosel determina la disponibilidad de nutrientes para la comunidad de invertebrados, por lo que afecta su riqueza y abundancia y la longitud de la cadena trófica (Frank 1983, Richardson 1999, Kitching 2001). Las condiciones físico químicas del líquido retenido por la planta no se mantienen constantes a lo largo del tiempo y, así, los organismos asociados pueden variar estacionalmente (Laessle 1961, Benzing 1990). Por otra parte, hay otros factores que pueden modificar las variables fisicoquímicas del agua acumulada, como la perdida por evaporación que modifica la conductividad y el pH, los procesos fisiológicos que se llevan a cabo dentro de la planta durante el día y la noche, la entrada y la descomposición de materia orgánica, los procesos fisiológicos de los organismos asociados a la bromelia y los desechos y la descomposición de estos organismos (Laessle 1961, Benzing 1990).

Las bromelias fitotelmatas pueden ser de nutrición dendrófila o anemófila, según sea el origen de los nutrientes que absorben. Las bromelias dendrófilas toman los nutrientes caídos o lixiviados de los árboles y como no pueden obtener directamente los nutrientes, necesitan de organismos descomponedores, como oligoquetos (Annelida) y escírtidos o helódidos (Coleoptera). Las bromelias anemófilas absorben los nutrientes transportados por el viento y compiten con las algas por la toma de los mismos, por lo que contienen organismos consumidores de algas, como ostrácodos (Crustacea) y quironómidos (Diptera) (Frank 1983).

Este trabajo busca determinar la estructura y la composición de la comunidad de macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri*, una especie de bromeliácea típica del bosque alto andino. Por otra parte, se relacionan la riqueza y la abundancia de los macro invertebrados con algunas variables morfométricas de las plantas y fisicoquímicas del tanque de agua que albergan.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se desarrolló en la hacienda El Santuario, municipio de Chocontá, departamento de Cundinamarca (Colombia), en las inmediaciones de la represa El Sisga ($5^{\circ} 01' N$, $73^{\circ} 42' W$). La precipitación media anual es de 924.7 mm, con un régimen unimodal y una época seca entre los meses de septiembre y abril. La temperatura media anual es de $11.9^{\circ} C$ (Estévez & Viña 1999).

El muestreo se realizó en un bosque maduro entresacado de aproximadamente 70 años de edad, localizado a 3000 m de altitud, que corresponde a un bosque húmedo montano (bh-M) (Holdridge 1987, IGAC 1977). Este bosque tiene una altura promedio de 18 m y algunos individuos emergentes de hasta 25 m de altura. Entre las especies leñosas dominantes están *Drymis granadensis*, *Myrsine cf. ferruginea* y *Weinmannia tomentosa* (Estévez & Viña 1999). En este bosque las bromelias son particularmente abundantes y además de *Tillandsia turneri* Baker otras bromelias presentes allí son *Guzmania gloriosa* (André) André ex Mez, *G. squarrosa* (Mez & Sodiro) L. B. Sm. & Pittendr., *Racinaea riocreuxii* (André) M. A. Spencer & L. B. Sm., *R. subalata* (André) M. A. Spencer & L. B. Sm., *R. tetrantha* (Ruiz & Pav.) M. A. Spencer & L. B. Sm., *Tillandsia biflora* Ruiz & Pav., *T. compacta* Griseb., *T. complanata* Benth., *T. fendleri* Griseb. y *T. restrepoana* André.

Muestreo

El muestreo se realizó entre marzo y mayo del año 2000, época de transición entre los períodos de sequía y de lluvias. Se recolectaron 37 individuos de *T. turneri*, encontrados desde el piso del bosque hasta los 6 m de altura, para cada uno de los cuales se recolectaron los macro invertebrados acuáticos presentes en el estanque formado por las hojas.

Mediciones morfológicas de *T. turneri*

Para establecer el tamaño y la capacidad de retención de agua de cada individuo se registraron algunas características morfométricas de las plantas, como 1) el número de hojas; 2) el diámetro de la roseta, medido como la distancia entre las hojas más externas; 3) el área de la planta, calculada a partir del área de un cono: $A = (\% (h^2 + R^2)) \pi R + \pi R^2$ donde A es el área, π 3.1416, R el radio, h la altura de la planta; 4) el volumen de la roseta, calculado a partir del volumen de un cono, $V = (\pi R^2 \times h)/3$, donde V es el volumen de la planta; y 5) a las cinco hojas más grandes se les registró las medias aritméticas de la longitud total y el ancho de la lámina y de la vaina. Adicionalmente, se registró el estado reproductivo de cada planta (estéril o fértil).

Parámetros fisicoquímicos

Se determinó la cantidad de agua retenida por cada planta, así como el pH con un medidor Shott, la conductividad con un medidor Extech y la temperatura y la concentración de oxígeno con un medidor de oxígeno Hach.

Fauna asociada

Los macro invertebrados acuáticos asociados se recolectaron deshojando la planta, lavando las hojas con agua destilada y filtrando el resultante con papel filtro de 80 g. Posteriormente, se identificaron utilizando las claves de Ward y Whipple (1959), Pennak (1978), McCafferty (1982) y Merritt y Cummins (1984). Se determinaron los grupos funcionales utilizando la clasificación de Cummins (Merritt & Cummins 1984). Se eliminaron las pupas por presentar una baja abundancia y por la dificultad para su determinación taxonómica.

Análisis de datos

Se utilizó la abundancia de las especies de macro invertebrados presentes en cada planta para calcular los índices de diversidad de Shannon ($H_N = -\sum N_i / N \log N_i / N$, donde H_N es el índice de diversidad de Shannon, N_i es el número de individuos de la especie i y N el número total de individuos) y la riqueza de Margalef ($D = (S-1) / \ln N$, donde D es la riqueza de Margalef, S es el número de especies, N es el número total de individuos y \ln es el logaritmo natural) (Krebs 1989, Ramírez 1999).

Para determinar la similitud entre los individuos de *T. turneri*, respecto a la composición y abundancia de los macro invertebrados asociados, se calculó el índice de Sorenson para datos cuantitativos, mediante la ecuación $CN = 2jN/(aN+bN)$, donde aN es el número de individuos en el sitio A, bN es el número de individuos en el sitio B y jN es la suma de las abundancias más bajas que ocurren en los dos sitios (Magurran 1988). Este mismo análisis se realizó para determinar la similitud entre los individuos de *T. turneri* respecto a los grupos funcionales presentes, utilizando las abundancias relativas de los grupos funcionales.

Por otra parte, se realizó una regresión múltiple para establecer el efecto que tuvieron las diferentes variables registradas para los individuos de *T. turneri* sobre la comunidad de macro invertebrados acuáticos. Para ello se tomaron como variables independientes

las medidas morfométricas, el contenido de agua y los parámetros fisicoquímicos, mientras que las variables respuesta fueron los índices de riqueza de Margalef, de diversidad de Shannon y la abundancia total de macro invertebrados, esta última transformada como la raíz cuadrada del dato más 0.5 (Zar 1999). Las variables que presentaron alta colinealidad no se tuvieron en cuenta para el análisis de regresión múltiple (Philippi 1993). Además, para establecer si había relación entre la abundancia de las morfoespecies más abundantes y las variables registradas para las plantas se realizaron regresiones múltiples. Igualmente los datos de abundancia de las morfoespecies fueron transformados como la raíz cuadrada de la abundancia más 0.5 (Zar 1999) y las variables que presentaron alta colinealidad no fueron tenidas en cuenta (Philippi 1993).

Para determinar si hubo diferencias entre la diversidad, la riqueza y la abundancia de los macro invertebrados asociados con las plantas encontradas con y sin inflorescencia, se realizó una prueba de t-student para datos independientes.

RESULTADOS

Macro invertebrados asociados

Se encontraron 29 morfoespecies de macro invertebrados asociados a los depósitos de agua de *T. turneri*, de las cuales 26 pertenecen al phylum Arthropoda, dos a Annelida y una a Nematoda (Cuadro 1).

Dentro de los artrópodos, el orden Diptera fue el que aportó el mayor número de morfoespecies (20). Por otra parte, el orden Coleoptera presentó la mayor abundancia, con 1913 individuos (40.54%), seguido por Diptera y Cladocera, con 1205 y 1200 individuos, respectivamente (25.54 y 25.43%). Las morfoespecies más abundantes fueron los quironómidos *Metricnemus* sp. y *Tanyponinae* sp. 1, el culícido *Haemagogus* sp., el helódido *Scirtes* sp., el copépodo *Bryocamptus* sp. y el cladócero *Ceriodaphnia* sp. (Cuadro 1).

Los individuos de *T. turneri* presentaron valores de los índices de diversidad de Shannon entre 0.735 y 2.133 y de riqueza de Margalef entre 1.249 y 3.246 (Cuadro 2). El análisis de similitud basado en la abundancia de las morfoespecies mostró un primer grupo de 20 plantas (correspondientes al 54.05% de las 37 plantas muestreadas) con composición de macro invertebrados similar, donde se presenta una alta abundancia de la morfoespecie *Scirtes*. Un segundo grupo reúne 6 bromelias donde la morfoespecie dominante es *Ceriodaphnia*. Por último, se presenta un grupo de 4 bromelias donde *Celina* es la morfoespecie con alta abundancia (Fig. 1).

Grupos funcionales

Los grupos funcionales encontrados fueron raspadores, colectores-filtradores, depredadores, trituradores, colectores y detritívoros. Los más abundantes fueron los depredadores-trituradores, representados por el género *Scirtes*, y los colectores-filtradores, representados por las familias Culicidae y Daphnidae (Cuadro 1). El grupo

Ospina-Bautista et al.: Macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri*

funcional de los colectores fue el que estuvo representado con más géneros (*Eristalis*, *Metriocnemus*, *Ormosia*, *Pericoma*, *Pipiza* y *Xilota*).

Cuadro 1

Macro invertebrados asociados a los depósitos de agua de *Tillandsia turneri*. (1) Frecuencia: número de plantas en que se encontró el organismo. (2) Grupos funcionales: Cf, colector-filtrador; Cl, colector; Tr, triturador; Dt, detritívoro; N.E., no establecido; Pr, depredador; Rs, raspador.

Phylum	Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	No. individuos	Frecuencia ¹	Grupo Funcional	
Arthropoda	Insecta	Diptera	Syrphidae	cf. <i>Pipiza</i> sp.	13	9	Cl	
				<i>Eristalis</i> sp.	68	13	Cl	
				cf. <i>Xilota</i> sp.	4	1	Cl	
			Chironomidae	<i>Metriocnemus</i> sp.	400	36	Cl	
				<i>Rheocricotopus</i> sp.	3	3	Cl,Tr	
				<i>Tanyponinae</i> sp. 1	176	26	Pr	
				<i>Tanyponinae</i> sp. 2	50	18	Pr	
			Psychodidae	<i>Pericoma</i> sp.	57	20	Cl	
			Tipulidae	cf. <i>Rhabdomastix</i> sp.	56	33	N.E.	
				<i>Brachyptremna</i> sp.	3	2	N.E.	
				<i>Ormosia</i> sp.	11	6	Cl	
				Subfam. Limoniinae (indeterm.)	10	6	N.E.	
			Culicidae	<i>Haemagogus</i> sp.	261	34	Cf	
				<i>Culex</i> sp.	15	8	Cf	
			Tabanidae	<i>Leucotabanus</i> sp.	6	4	Pr	
			Ceratopogonidae	Morfotipo 1	34	14	N.E.	
				Morfotipo 2	8	3	N.E.	
			Thaumaleidae	Indeterminado	16	8	Rs	
			Empididae	Indeterminado	4	2	Pr	
			Suborden					
			Cyclorrhapha	Indeterminado	10	8	N.E.	
		Coleoptera	Helodidae	<i>Scirtes</i> sp.	1906	37	Pr, Tr	
			Dytiscidae	<i>Celina</i> sp.	7	6	Pr	
			Lepidoptera	Pyralidae	<i>Crambus</i> sp.	11	6	Tr
	Copepoda	Harpacticoida	Canthocamptidae	<i>Bryocamptus</i> sp.	335	30	Tr	
		Cyclopoida	Cyclopidae	cf. <i>Apocylops</i> sp.	22	6	Dt	
	Annelida	Branchiopoda	Cladocera	Daphnidae	<i>Ceriodaphnia</i> sp.	1200	19	Cf
		Hirudinea	Arhynchobdellida	Macrobdellidae	Indeterminado	12	5	N.E.
		Oligochaeta	Haplotaxida	Haplotaxidae	Indeterminado	13	5	N.E.
		Nematoda			Indeterminado	8	7	N.E.

El análisis de similitud basado en la abundancia de los grupos funcionales mostró cuatro grupos. El primer grupo reunió 19 plantas donde el grupo funcional dominante fue el depredador-triturador, el segundo grupo estuvo conformado por cuatro plantas con una alta dominancia de colectores, el tercer grupo reunió tres plantas donde dominaron los colectores-filtradores y el cuarto grupo estuvo conformado por seis bromelias en donde dominaban los colectores-filtradores (Fig. 2).

Cuadro 2
Variables morfométricas y fisicoquímicas medidas para los individuos de *Tillandsia turneri* (N=37).

Variable	$\bar{x} \pm e.e.$	Valor mínimo	Valor máximo
Número de hojas	57.0 ± 2.0	32	93
Altura de la planta (cm)	61.2 ± 12.4	31.2	504
Diámetro de la roseta (dm ²)	36.0 ± 2.5	14.7	83.8
Largo de la hoja (cm)	46.7 ± 1.3	31.4	70.1
Ancho de la hoja (cm)	4.3 ± 0.1	3.3	5.8
Ancho de la vaina (cm)	7.8 ± 0.2	5.5	9.9
Área de la planta (dm ²)	83.0 ± 5.4	38.3	183.1
Volumen de la planta (dm ³)	48.4 ± 5	14.7	14.8
Contenido de agua (ml)	348.5 ± 42.5	6	1123
Temperatura °C	12.9 ± 0.2	10.8	17.5
pH	5.6 ± 0.08	4.5	6.6
Conductividad ($\mu\text{s}/\text{cm} \times 10^{-2}$)	6.4 ± 0.6	1	17
Concentración de oxígeno (mg/lt)	7.3 ± 0.3	2.6	10.5
Indice Riqueza de Margalef	2.1 ± 0.08	1.3	3.3
Indice Diversidad de Shannon	1.4 ± 0.06	0.7	2.1
Abundancia de macro invertebrados	129.2 ± 13.9	16	499

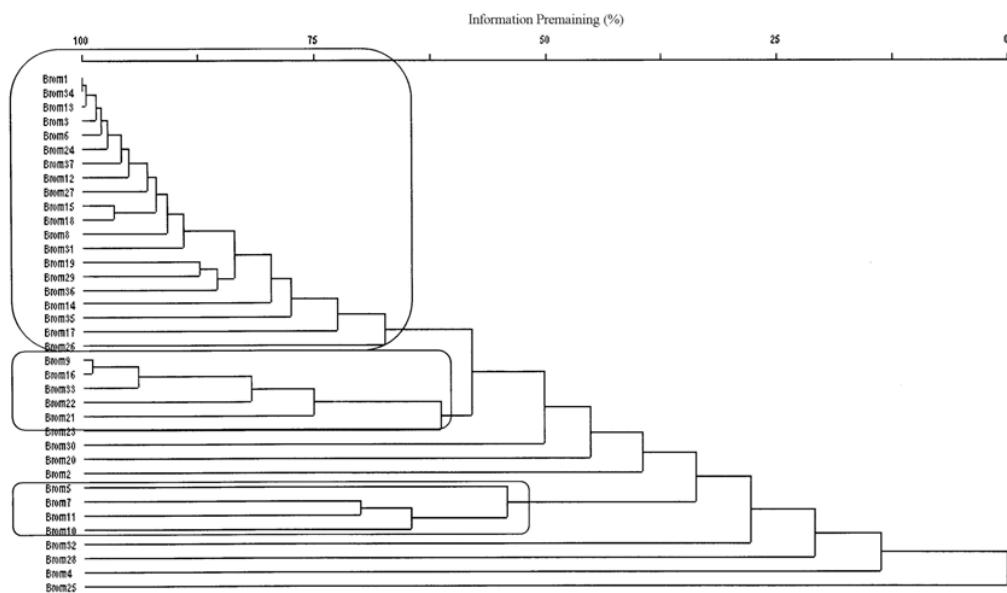


Figura 1
Dendrograma de similitud de los individuos de *Tillandsia turneri* respecto a la abundancia relativa de los macro invertebrados acuáticos asociados a la planta.

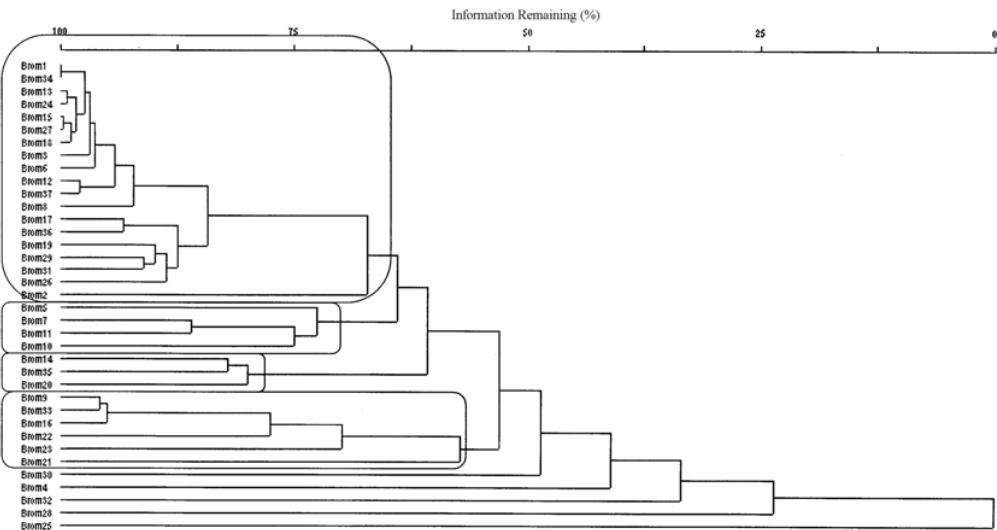


Figura 2

Dendrograma de similitud de los individuos de *Tillandsia turneri* respecto a la abundancia relativa de los grupos funcionales de los macro invertebrados acuáticos asociados a la planta.

Variables fisicoquímicas y morfométricas vs. comunidad de macro invertebrados

Los promedios y errores estándar para las variables fisicoquímicas y morfométricas medidas se presentan en el Cuadro 2. En el análisis de regresión múltiple, la riqueza y la diversidad de la comunidad de macro invertebrados no se relacionaron con ninguna de estas variables ($P > 0.1$).

Para calcular la regresión múltiple entre las variables medidas y la riqueza, diversidad y abundancia de la comunidad de macro invertebrados de cada planta no se tuvieron en cuenta las variables cobertura, volumen de la planta, temperatura y largo y ancho de hoja por presentar alta colinealidad. El modelo final explicó el 67.5% de la variación de la abundancia de las morfoespecies de macro invertebrados y fue altamente significativa ($F_{9,27} = 6.21$, $P < 0.001$). Las variables contenido de agua y área de la planta fueron significativas sobre la abundancia de las morfoespecies de macro invertebrados (Cuadro 3).

Para calcular la regresión múltiple entre las variables medidas a cada planta y la abundancia relativa de las morfoespecies de macro invertebrados más abundantes no se tuvieron en cuenta las variables cobertura, volumen de la planta, largo de la hoja y ancho de la lámina por presentar alta colinealidad. El modelo de regresión múltiple no fue significativo para las morfoespecies *Scirtes* ($F_{9,26} = 1.358$, $P = 0.257$), *Bryocamptus* ($F_{9,26} = 1.477$, $P = 0.208$), *Ceriodaphnia* ($F_{9,26} = 1.981$, $P = 0.084$) y *Metrionemus* ($F_{9,26} = 1.218$, $P = 0.327$). Sin embargo, para *Haemagogus* el modelo final explicó el 57.2% de la variación de su abundancia, fue altamente significativa ($F_{9,26} = 3.861$, $P = 0.003$) y la

variable contenido de agua tiene un efecto significativo sobre la abundancia de esta morfoespecie (Cuadro 4). Para *Tanyponinae* sp. 1 el modelo final explicó el 46.8% de la variación de su abundancia, fue significativo ($F_{9,26} = 2.54$, $P = 0.031$) y la variable contenido de agua tiene un efecto significativo sobre la abundancia de esta morfoespecie (Cuadro 5).

Cuadro 3

Resultados de la regresión múltiple entre la abundancia de las morfoespecies de macro invertebrados y las variables morfométricas y fisicoquímicas medidas a las plantas de *Tillandsia turneri*.

Variable	$\beta \pm e.e.$	Valor de t	P(t)
Intercepto	1.85 ± 4.67	0.4	0.69
Contenido de agua (ml)	$6.39 \times 10^{-3} \pm 0.002$	3.09	0.005
Altura de la planta (cm)	$2.01 \times 10^{-3} \pm 0.005$	0.38	0.71
Ancho vaina (cm)	$-6.19 \times 10^{-2} \pm 0.5$	-0.12	0.9
Conductividad ($\mu\text{s}/\text{cm} \times 10^{-2}$)	283.2 ± 1303.8	0.22	0.83
Número de hojas	$6.7 \times 10^{-2} \pm 0.03$	1.94	0.06
Largo vaina (cm)	$2.96 \times 10^{-2} \pm 0.26$	0.11	0.91
Concentración de oxígeno (mg/lt)	0.33 ± 0.2	1.65	0.11
pH	-0.61 ± 0.44	-1.39	0.18
Área de la planta (dm^2)	$4.92 \times 10^{-2} \pm 0.1$	3.05	0.005
R^2 múltiple = 0.675, P < 0.001			

Cuadro 4

Resultados de la regresión múltiple entre la abundancia de *Haemagogus* sp. y las variables morfométricas y fisicoquímicas medidas a las plantas de *Tillandsia turneri*.

Variable	$\beta \pm e.e.$	Valor de t	P(t)
Intercepto	5.34 ± 3.37	1.58	0.12
Conductividad ($\mu\text{s}/\text{cm} \times 10^{-2}$)	-773.5 ± 6.64	-1.16	0.25
Contenido de agua (ml)	$3.26 \times 10^{-3} \pm 0.001$	3.27	0.003
Altura de la planta (cm)	$-3.12 \times 10^{-4} \pm 0.003$	-0.12	0.91
Ancho vaina (cm)	$3.22 \times 10^{-2} \pm 0.24$	0.13	0.89
Área de la planta (dm^2)	$1.28 \times 10^{-2} \pm 0.01$	1.64	0.11
Número de hojas	$-3.44 \times 10^{-3} \pm 0.02$	-0.2	0.84
Largo vaina (cm)	$3.6 \times 10^{-3} \pm 0.13$	0.03	0.98
Concentración de oxígeno (mg/lt)	$6.24 \times 10^{-2} \pm 0.11$	0.58	0.56
pH	-0.87 ± 0.44	-1.97	0.06
R^2 múltiple = 0.572, P < 0.003			

Edad de la planta vs comunidad de macro invertebrados

Sólo 14 de las plantas muestreadas tenían inflorescencia. No se encontraron diferencias significativas en la diversidad, riqueza y abundancia de los macro invertebrados entre plantas con y sin inflorescencia ($t = 1.204$, $gl = 34$, $P = 0.237$; $t = 1.673$, $gl = 34$, $P = 0.103$; $t = 0.241$, $gl = 34$, $= 0.811$, respectivamente).

Cuadro 5

Resultados de la regresión múltiple entre la abundancia de Tanyponinae sp. 1 y las variables morfométricas y fisicoquímicas medidas a las plantas de *Tillandsia turneri*.

Variable	$\beta \pm \text{e.e.}$	Valor de t	P(t)
Intercepto	5.93 ± 3.71	1.6	0.12
Conductividad($\mu\text{s}/\text{cm} \times 10^{-2}$)	-730.6 ± 731.4	-1.0	0.33
Contenido de agua (ml)	$3.66 \times 10^{-3} \pm 0.001$	3.33	0.003
Altura de la planta (cm)	$-2.44 \times 10^{-3} \pm 0.003$	-.86	0.4
Ancho vaina (cm)	$-4.77 \times 10^{-2} \pm 0.27$	-0.18	0.86
Área de la planta (dm^2)	$1.49 \times 10^{-2} \pm 0.001$	1.74	0.09
Número de hojas	$-7.31 \times 10^{-3} \pm 0.02$	-0.39	0.7
Largo vaina (cm)	-0.24 ± 0.14	-1.69	0.1
Concentración de oxígeno (mg/lt)	0.2 ± 0.12	1.67	0.11
pH	-0.36 ± 0.49	-0.74	0.46
R^2 múltiple = 0.468, P < 0.03			

DISCUSIÓN

Algunos grupos de macro invertebrados encontrados en este estudio no habían sido registrados antes en otros trabajos sobre fitotelmatas, como las familias Thaumaleidae y Empididae del orden Diptera y los géneros *Brachypremna*, *Ormosia* (ambos Diptera), *Celina* (Coleoptera), *Apocyclops* (Cyclopoida), *Bryocamptus* (Harpacticoida) y *Ceriodaphnia* (Cladocera) (Cuadro 1) (Scott 1914, Laessle 1961, Gómez 1977, Murillo et al. 1983, Machado-Allison et al. 1986, Benavides et al. 1989, García-Franco & Rico-Gray 1992, Fragoso & Rojas-Fernández 1996, Reid & Janetsky 1996, Richardson 1999). Lo anterior se constituye en nuevos aportes al conocimiento de la comunidad de invertebrados acuáticos asociados a las fitotelmata, en especial a las bromelias.

En este estudio los artrópodos presentaron la mayor abundancia y diversidad (Cuadro 1) tal como se ha encontrado en otros trabajos realizados con diferentes especies de bromeliáceas de los géneros *Aechmea*, *Guzmania*, *Hohenbergia*, *Tillandsia* y *Vriesea* (Laessle 1961, Benavides et al. 1989, Reid & Janetsky 1996, Richardson 1999). Sin embargo, mientras que en este estudio se encontró mayor abundancia de individuos del orden Coleoptera, seguido por Diptera, en estudios similares realizados en bosques de tierras bajas se ha registrado una mayor abundancia de Diptera. Así, en estimaciones de la entomofauna asociada a *Aechmea paniculigera*, a elevaciones entre 100 y 300 m de altitud, se encontró que el orden Diptera sobrepasó en abundancia a Coleoptera (37.62% vs. 3.27%) (Reid & Janetsky 1996). Otros estudios realizados en *Guzmania* y *Vriesea* muestran que los dípteros son más abundantes en bosques localizados a menos de 600 m y entre 900 y 1070 m de altitud (49.75% y 88.45%, respectivamente), mientras que los coleópteros fueron los más abundantes en bosques localizados entre 600 y 900 m de altitud (45.16%) (Richardson 1999).

Aunque se dispone de muy pocos estudios de este tipo para bosques de alta montaña, en un bosque colombiano situado a 2760 m de altitud hecho en *Guzmania candelabrum* y *Tillandsia complanata* también se encontró que Diptera era el orden más diverso

(Benavides *et al.* 1989). La alta abundancia y diversidad de dípteros se puede explicar por las adaptaciones morfológicas, alimentarias y reproductivas de sus estados larvales. Entre las adaptaciones morfológicas están tener sifones y espiráculos que les permite tomar el oxígeno del aire. Así mismo, la mayor parte de los dípteros son colectores y filtradores de materia orgánica fina, alimento que es bastante abundante dentro de las fitotelmatas como producto de la fragmentación de la hojarasca. Finalmente, entre las adaptaciones reproductivas está la ovoposición en el hábitat donde se desarrollará la larva, sumado a su alta capacidad de dispersión dada por el vuelo (Merritt & Cummins 1984, Richardson & Hull 2000).

El género *Scirtes*, el grupo más abundante en todas las plantas muestreadas en este trabajo, también ha sido registrado en la mayoría de los estudios relacionados con fitotelmata (Picado 1911, Laessle 1961, Benavides *et al.* 1989, Reid & Janetzky 1996, Richardson 1999). Los organismos del género *Scirtes* se han adaptado a condiciones de vida extremas como las presentes en las fitotelmatas, y por ser trituradores, se alimentan de la micro flora y la micro fauna asociada a la hojarasca que cae dentro de la bromelia.

La composición de la comunidad de invertebrados acuáticos asociados a *T. turneri* es similar para la mayoría de bromelias, siendo la especie dominante *Scirtes*, lo cual se puede explicar porque las condiciones microclimáticas y fisicoquímicas dentro de las bromelias son similares, la probabilidad de que un propágulo de una especie de invertebrados se disperse desde los lagos y quebrada aledaños es igual para los individuos de *T. turneri*. Además, los procesos de depredación y competencia de la comunidad de invertebrados entre bromelias se comportan de igual manera (Richardson & Hull 2000). El grupo de bromelias donde domina la especie *Ceriodaphnia* se caracteriza por presentar valores altos de las variables morfológicas mientras que las bromelias donde domina la especie *Celina* presentan valores bajos para estas mismas variables.

En bromelias se han realizado pocos estudios que tengan en cuenta los grupos funcionales de los invertebrados asociados (Richardson 1999). Sin embargo, el hecho de que en *T. turneri* se haya encontrado una gran diversidad de grupos funcionales puede indicar la compleja cadena trófica existente dentro de su micro charca, la que incluye consumidores primarios (raspadores y detritívoros) y secundarios (depredadores).

Cuando la planta tiene mayor tamaño retiene mayor cantidad de agua y de hojarasca y por lo tanto puede ser mayor la cantidad de invertebrados asociados, pues se incrementan los micro hábitats disponibles (Frank 1983, Armbruster 2002), los nutrientes provenientes de la lixiviación de los árboles causada por el agua lluvia y los proveniente de la hojarasca (Margalef, 1983, Frank 1983). Así, en estudios realizados con especies de los géneros *Guzmania* y *Vriesea* (Richardson 1999) se encontró que la cantidad de agua acumulada era mucho menor (122.5 y 183 ml/planta, respectivamente) que la registrada para *T. turneri* en este estudio (351.61 ml/planta), como también el tamaño de las plantas (0.08 en *Guzmania*, 0.58 m² en *Vriesea* vs. 0.83 m² en *T. turneri*).

En los individuos de *T. turneri* con vainas más anchas domina el grupo funcional de los colectores, ya que es más probable encontrar mayor concentración de materia orgánica fina como producto de la actividad descomponedora de los detritívoros (Wallace &

Ospina-Bautista et al.: Macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri*

Webster 1996). En los individuos de *T. turneri* con vainas más angostas los raspadores fue el principal grupo funcional encontrado, posiblemente porque estos organismos se alimentan raspando superficies más reducidas y con menos concentración de alimento. Por otra parte, un alto contenido de agua implica una alta cantidad de materia orgánica suspendida, como producto de la descomposición de la hojarasca efectuada por los detritivoros y, así, una alta abundancia de colectores-filtradores, como *Haemagogus*, y de depredadores, como ocurrió con la morfoespecie Tanyponinae sp. 1.

AGRADECIMIENTOS

A las Universidades de Los Andes y Nacional de Colombia y al Instituto Humboldt por facilitar la realización del presente estudio. A Nelson Aranguren por la identificación de los géneros de copépodos. A Marta Wolff por la revisión del listado de morfoespecies. A Alberto Ramírez por su colaboración en los análisis estadísticos. A Andrés Viña y Guillermo Rueda por las sugerencias al manuscrito. A Bernardo Zangen, Nicole Zangen y Hernando González por facilitar el trabajo de campo en la finca El Santuario. A Rubén D. y Jesús A. Veloza por la colaboración en el desarrollo del proyecto. A Eduardo Camargo por la colaboración en el trabajo de campo. Al Centro de Innovación y Desarrollo Tecnológico de la Universidad de los Andes (CITEC) por facilitar los equipos para medir los parámetros fisicoquímicos.

LITERATURA CITADA

- Armbruster, P.R., A. Hutchinson & P. Cotgreave.** 2002. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos* 96: 225-234
- Benavides, M., E. Muriel & A. Patiño.** 1989. *La bromelia como un bioecosistema en la Isla Corota en el Lago Guatavita (departamento de Nariño)*. Tesis de Biología, Escuela de Posgrado, Universidad de Nariño, Pasto, Colombia (manuscrito inédito).
- Benzing, D.H.** 1973. The monocotyledons: their evolution and comparative biology I. Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae. *Q. Rev. Biol.* 48: 277-290.
- _____. 1980. *The biology of the bromeliads*. Mad River Press, Eureka, California. 304 pp.
- _____. 1990. *Vascular epiphytes*. General biology and related biota. Cambridge University Press, Cambridge. 354 pp.
- _____. & K. M. Burt. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bull. Torrey Bot. Club* 97: 269-279.
- Bohg, A.** 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana* 13: 25-34.
- Burt-Utley, K. & J.F.F. Utley.** 1975. Supplementary notes phytogeography, physiological ecology and the Costa Rican genera of Bromeliaceae. Pp. 9-29. En: Gómez, L. D. (Ed.), *Historia Natural de Costa Rica*. Volumen I. Departamento de Historia Natural, Museo Nacional de Costa Rica, San José de Costa Rica.
- Estévez, J. & A. Viña.** 1999. *Producción y descomposición de hojarasca en tres estados sucesionales en un bosque de montaña*. Informe final, Fondo FEN Colombia, Bogotá (manuscrito inédito). 67 pp.
- Fragoso, C. & P. Rojas-Fernández.** 1996. Earthworms inhabiting bromeliads in Mexican tropical rainforests: ecological and historical determinants. *J. Trop. Ecol.* 12: 729-734.

- Frank, J.H.** 1983. Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitos. Pp. 101-128. In: H. Frank & P. L. Lounibos (eds.), *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts of aquatic insects communities*. Plexus Inc., New Jersey.
- Garcia -Franco, J.G. & V. Rico-Gray.** 1992. Frequency of galls in roots of *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae) in a tropical dry forest in the state of Veracruz, México. *Selbyana* 13: 57-61.
- Gentry, A.H. & C.H. Dodson.** 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233.
- Gómez, L.D.** 1977. La biota bromelícola excepto anfibios y reptiles. Pp. 45-62. En: L. D. Gómez (Ed.), *Historia Natural de Costa Rica*. Volumen I. Departamento de Historia Natural, Museo Nacional de Costa Rica.
- Grubb P.J. & T.C. Whitmore.** 1966. A comparison of montane and lowland forest in Ecuador.II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forest. *J. Ecol.* 54: 303-333.
- _____. 1967. A comparison of montane and lowland forest in Ecuador. III. The light reaching the ground vegetation. *J. Ecol.* 55: 33-57.
- Holdridge, L.R.** 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José de Costa Rica. 216 pp.
- IGAC.** 1977. *Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia*. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC), Bogotá.
- Krebs, C.J.** 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers. New York. 654 pp.
- Laessle, A.M.** 1961. A micro-limnological study of jamaican bromeliads. *Ecology* 42: 499-517.
- Lugo, A.E. & F.N. Scatena.** 1992. Epiphytes and climate change research in the caribbean: A proposal. *Selbyana* 13: 123-130.
- Machado-Allison, C.E., R. Barrera, L. Delgado, C. Gómez-Cova & J.C. Navarro.** 1986. Mosquitos (Diptera: Culicidae) de los fitotelmata de Panaquira, Venezuela. *Acta Biológica Venezolana* (2) 12:1-12.
- Madison, M.** 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1-13.
- Margalef, R.** 1983. *Limnología*. Omega, Barcelona. 1010 pp.
- McCafferty, W.P.** 1982. *Aquatic entomology*. Science Books International. Boston.
- Merritt, R.W. & K.W. Cummins.** 1984. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Segunda edición. Kendall/Hunt Dubuque, Iowa. 722 pp.
- Murillo, R.M., J.G. Palacios, J.M. Labougle, E.M. Hentschel, J.E. Llorente, K. Luna, P. Rojas & S. Zamudio.** 1983. Variación estacional de la entomofauna asociada a *Tillandsia* sp. en una zona de transición biótica. *Southwest. Entomol.* 8: 292-298.
- Nadkarni, N.M.** 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of Neotropical Elfin forest. *Biotropica* 16: 249-256.
- Pennak, R.W.** 1978. *Fresh-water invertebrates of United States*. Segunda edición. John Wiley & Sons, New York. 628 pp.
- Picado, M.C.** 1911. *Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique*. Thèses, Faculté des Sciences de Paris, Paris, France.
- Philippi, T.** 1993. Multiple regression: Herbivory. In: Scheiner, S., & J. Gurevith. Eds. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall. Pag. 183-210.
- Ramírez, A.** 1999. *Ecología Aplicada*. Diseño y análisis estadístico. Fundación Universitaria Jorge Tadeo Lozano, Bogotá. 325 pp.
- Reid, J.W. & W. Janetzky.** 1996. Colonization of Jamaican bromeliads by *Tropocyclops jamaicensis* n. sp. (Crustacea: Copepoda: Cyclopoida). *Inv. Biol.* 115: 305-320.

Ospina-Bautista et al.: Macro invertebrados acuáticos asociados a Tillandsia turneri

- Reitz, R.** 1983. *Bromeliaceas. E a malária-bromelia endemica*. Flora Ilustrada Catarinence. Itajai-Santa Catalina, Brasil. 808 pp.
- Richardson, B.A.** 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of fauna diversity in a neotropical forest. *Biotropica* 31: 321-336.
- Richardson, B.A. & G. A. Hull.** 2000. Insect colonisation sequences in bracts of *Heliconia caribaea* in Puerto Rico. *Ecol. Entomol.* 25: 460-466.
- Scott, H.** 1914. The fauna of "reservoir plants". *Zoologist* 18: 183-195.
- Thorne, B.L., M.L. Haverty & D.H. Benzing.** 1996. Associations between termites and bromeliads in two dry tropical habitats. *Biotropica* 28: 781-785.
- Wallace, J.B. & J.R. Webster.** 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annu. Rev. Entomol.* 41:115-139.
- Ward, H.B. & G.C. Whipple.** 1959. *Fresh water biology*. Second edition. W. T. Edmondson. New York. 1248 pp.
- Zotz, G. & T. Vera.** 1999. How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Ann. Bot.* 83: 183-192.

Recibido: 3 de junio 2002

Aceptado: 15 de octubre 2003