

ARTRÓPODOS ASOCIADOS AL DOSEL DE UN ROBLEDAL DE *QUERCUS HUMBOLDTII* BONPL. (FAGACEAE) DE LA RESERVA BOSQUE MACANAL (BOJACÁ, COLOMBIA)

Héctor Jaime Gasca A.¹ & Diego Higuera²

¹ Corporación Sentido Natural; Carrera 128 145 - 70 (541). Bogotá, Colombia – hjgasca@sentidonatural.org

² Corporación Sentido Natural. Dirección actual: Universidad Autónoma de Madrid U.A.M. Master en Espacios Naturales Protegidos. Ciudad Universitaria de Cantoblanco 28049 Madrid, España.

Resumen: Se presenta un estudio sobre la abundancia, distribución y composición de comunidades de artrópodos presentes en el dosel de un bosque de robledales de la reserva Bosque Macanal, en Colombia. La colecta de artrópodos se realizó manualmente en musgo, líquen, troncos en descomposición y bromelias, y mediante una trampa de intercepción de vuelo. Fueron colectados 2458 individuos agrupados en 100 familias de artrópodos. El grupo más abundante fue Collembola (34,46%), seguido de Coleoptera (13,49%), Hymenoptera (12,89%) y Diptera (10,49%). Los artrópodos con hábitos descomponedores constituyeron el grupo trófico más abundante en el dosel, debido a acumulación constante de materia orgánica en los diferentes microhábitats estudiados. Los bajos valores de diversidad y riqueza de artrópodos asociados a dos especies de bromelias pueden estar relacionados con la poca heterogeneidad de la materia orgánica que se acumula en sus fitotelmas, compuesta principalmente por hojarasca de roble. Los resultados obtenidos constituyen una base para desarrollar futuras investigaciones sobre interacciones ecológicas en los doseles de bosques de alta montaña.

Palabras clave: Arthropoda, bosque de *Quercus humboldtii*, bosque de niebla, dosel, microhábitat, comunidades de artrópodos, grupos tróficos.

Arthropods associated with the canopy of a *Quercus humboldtii* Bonpl. oak forest (Fagaceae) in the Bosque Macanal reserve (Bojacá, Colombia)

Abstract: A study of the diversity, distribution and composition of the arthropod communities inhabiting the canopy of an oak forest at the Macanal reserve (Colombia) is presented. Arthropods were collected on lichen, moss, decomposing trunks and bromeliads using several techniques, including a flight interception trap. 2458 arthropods were collected belonging to 100 taxonomic families. The most abundant group was Collembola (34.45%), followed by Coleoptera (13.49%), Hymenoptera (12.89%) and Diptera (10.49%). The decomposer guild was the most important trophic group, probably due to the amount of organic matter available in the microhabitats accessed. The low diversity values of two bromeliad species might be linked to lower levels of organic matter accumulation on their phytotelms. The preliminary results of this study provide a basis for further ecological studies in high Andean forest canopies.

Key words: Arthropoda, *Quercus humboldtii* forest, cloud forest, canopy, microhabitat, arthropod communities, trophic groups.

Introducción

El dosel es un hábitat de vital importancia para gran cantidad de organismos, siendo considerado como uno de los mecanismos fotosintéticos primarios de la biosfera, debido a su papel en el flujo de agua y carbono, representando una interfase fundamental entre la atmósfera y la biosfera (Hurtado-Guerrero *et al.*, 2003). Las comunidades de invertebrados en los doseles de los bosques tropicales pueden afectar varios procesos ecológicos a través de la alteración del área superficial del follaje y la exposición de la superficie de las plantas a la energía solar, precipitación y viento (Schowalter *et al.*, 1986; Schowalter & Lowman, 1999). Por otro lado, los invertebrados del dosel responden a gradientes y cambios en la temperatura, humedad y condiciones del hospedero, dependiendo de sus tolerancias al calor, desecación y bioquímica del hospedero (Pettersson *et al.*, 1995; Basset, 1996).

Los artrópodos que habitan en el dosel representan una porción considerable de la biodiversidad de los ecosistemas forestales y juegan un papel ecológico muy importante (Stork *et al.*, 1997). Los insectos herbívoros frecuentemente causan la pérdida de gran cantidad de follaje, directamente por medio del consumo o indirectamente a través de la deformación y abscisión del follaje. En consecuencia, los herbívoros afectan las interacciones atmósfera-dosel (incluyendo fotosíntesis, evapotranspiración e intercepción

de la luz, precipitación y nutrientes atmosféricos) y las interacciones suelo-dosel (incluyendo el ciclo de agua y nutrientes hacia el suelo del bosque y descomposición de materia orgánica en el suelo y respiración), así como también el crecimiento y supervivencia de las plantas hospederas (Schowalter & Lowman, 1999). De esta manera, los factores que influyen en los patrones espaciales y temporales de la diversidad de insectos, y en general de invertebrados, y en procesos como la herbivoría y la predación (incluyendo condiciones abióticas y condiciones de plantas hospederas), son de gran relevancia para el entendimiento de la función y la estructura del ecosistema forestal.

Los bosques tropicales han recibido una creciente atención debido a su presencia sobre una gran porción en la superficie terrestre (Terborgh, 1985), la acelerada tasa de conversión a plantaciones comerciales y pastizales (Vitousek *et al.*, 1987) y el reconocimiento de sus contribuciones al ciclo del carbono y sus impactos potenciales en el clima global (Brown & Lugo, 1982). No obstante, el dosel de bosques tropicales es uno de los biotopos menos estudiados de la Tierra. Diferentes estudios sobre doseles de bosques tropicales muestran que el dosel es un hábitat que contiene comunidades de artrópodos ricas en especies, con adaptaciones para el uso de numerosos microhábitats (Moffet & Lowman, 1995; Erwin, 1995; Stork *et al.*, 1997).

Son muy pocos los estudios en Colombia que han enfocado sus trabajos sobre la composición de artrópodos de los doseles de los bosques húmedos, secos y de montaña en ecosistemas tropicales. Las contribuciones más relevantes son la de Benavides y Flórez (2007) quienes analizaron la abundancia, diversidad y composición de la comunidad de arañas asociadas al dosel en la amazonia colombiana, y la de Vanegas *et al.* (2005), los cuales analizaron la distribución vertical de arañas asociadas a *Quercus humboldtii* Bonpl. y *Clusia* spp., en un bosque de robledales del Santuario de Fauna y Flora de Iguaque.

El presente estudio forma parte del proyecto “Ecología y Conservación de los doseles tropicales en los Andes Colombianos (aves, insectos y epífitas de dosel)” y corresponde a un trabajo pionero en la exploración sobre la biodiversidad y ecología de artrópodos asociados a doseles de bosques altoandinos de Colombia. El propósito de esta investigación preliminar es el de caracterizar la artropodofauna residente en el dosel, analizando la composición de las comunidades de artrópodos y su estructura trófica, en diferentes microhábitats presentes en el dosel de uno de los últimos relictos de bosque de robledal cercanos a la sabana de Bogotá.

Métodos

Área de estudio

El estudio fue realizado en la reserva privada Bosque Macanal, localizada en el municipio de Bojacá (Cundinamarca), a 27 km vía Bogotá – La Mesa. La reserva tiene una extensión de 173,23 ha de las cuales unas 134,9 corresponden a cobertura boscosa. El rango altitudinal cubierto por la reserva va desde los 2100 a los 2700 m.

El área de estudio consiste en un bosque andino nublado con zonas muy escarpadas de pendientes pronunciadas. La vegetación presenta diferentes grados de intervención e incluye fragmentos de bosques maduros dominados por robles (*Quercus humboldtii* Bonpl.), los cuales constituyen unos de los pocos relictos de robledal conservado que existen cercanos a la sabana de Bogotá. En algunas partes de los bosques, se presenta un dosel de 25 m aproximadamente y en otras de 14 m de altura. El muestreo fue realizado en un área dominada por roble *Quercus humboldtii*, en los 04°39'17"N, 74°19'42"O y ubicado en la zona más alta de la reserva a los 2647 msnm.

Acceso al dosel

Para poder acceder al dosel se empleó la técnica de cuerda simple (Basset *et al.*, 2003). Para facilitar la colecta y observación de artrópodos en el dosel fueron construidas cinco plataformas de madera, en cuatro árboles de roble, ubicadas entre los 23 y 28 m de altura. La construcción de estas plataformas facilitó la instalación de trampas y la colecta de muestras de diferentes microhábitats presentes en el dosel.

Trampa aérea de intercepción de vuelo

Para la captura de insectos voladores activos en el dosel durante el día y la noche, se empleó una trampa de intercepción de vuelo. Esta trampa consistía en dos embudos hechos en tela de nylon de color blanco los cuales estaba unidos a dos rectángulos de tela de nylon negra cruzados perpendicularmente para formar la barreras centrales. Al extremo de

cada embudo se ubicaron frascos de plástico colectores que contenían como sustancia letal alcohol al 70%. Esta trampa combina las ventajas de una trampa de intercepción de paneles verticales y de una trampa Malaise, esta última comúnmente usada en colectas hechas en el suelo.

La trampa fue instalada en las ramas más altas del dosel superior, en donde se ubicaron áreas con espacios claros y abiertos entre el suelo y el dosel. La trampa fue colocada en cinco árboles diferentes y su tiempo de actividad fue de 15 días en cada árbol. La trampa era cambiada de árbol cada 15 días durante el periodo comprendido entre junio a diciembre de 2005 (época seca). El contenido del frasco colector superior y el inferior fue tomado como una misma muestra.

Colecta y revisión de bromelias de dosel

Se colectaron ocho individuos de *Tillandsia denudata* André y ocho individuos de *Tillandsia fendleri* Grisebach, dada la importancia ecológica de estas dos especies en el área de estudio. Los individuos de cada especie fueron colectados durante el mes de junio y julio de 2005 y fueron seleccionados teniendo en cuenta que fueran plantas adultas con dimensiones similares. Las fitotelmas de estas dos especies de bromelias contienen reservas de agua y acumulaciones de hojarasca y materia orgánica en descomposición durante todo el año por lo que pueden sostener complejas comunidades de artrópodos. Las plantas fueron colectadas entre los 19 y 23 m de altura encontradas en la corona externa de los robles.

Para establecer el tamaño y capacidad de retención de hojarasca y materia orgánica de cada individuo se registraron las siguientes medidas morfométricas de las plantas: 1) diámetro de la roseta, medido como la distancia entre las hojas más externas, 2) altura de la planta, 3) volumen de la roseta, calculado a partir del volumen de un cono, $V = (\pi^2 h)/3$, y 4) el peso seco de la planta.

Luego del registro de medidas, cada planta era colocada cuidadosamente dentro de una bolsa plástica para ser llevada al laboratorio. Los artrópodos asociados a cada individuo se recolectaron deshojando la planta y lavando las hojas con agua destilada. Se contabilizaron los diferentes estados de desarrollo correspondientes a larvas, ninfas, pupas y adultos con el fin de determinar la estructura de edades en cada una de las especies de bromelias. Cada planta fue clasificada como una muestra.

Colecta y revisión de troncos en estado de descomposición

Para la colecta de artrópodos asociados a madera en descomposición suspendida, se muestrearon 10 troncos en diferentes estados de descomposición, durante los meses de junio a agosto de 2005, que estuvieran cercanos a las plataformas de observación para facilitar su recolección. Para cada uno de los troncos fue medida la longitud total, el diámetro y se anotó su estado de descomposición de acuerdo con la clasificación hecha por Fonseca (1988) para troncos caídos en descomposición. Este ordenamiento presenta categorías de 1 a 5, siendo el estado 1 el comienzo de la descomposición donde el tronco aun conserva su dureza y los hongos comienzan la colonización, mientras que el estado 5 el de mayor grado de descomposición.

Cada tronco fue colocado dentro de una bolsa plástica para luego en el suelo realizar una inspección instantánea,

siendo cortado cuidadosamente en pedazos con la ayuda de una hachuela, eliminando primero la corteza, en busca de la arthropofauna asociada. Los artrópodos encontrados fueron recolectados cuidadosamente empleando pinzas de punta fina y pinceles. Finalmente se cuantificó la biomasa del total de las muestras de troncos.

Colecta de muestras de líquen y musgo

La arthropofauna asociada a líquenes y musgos que se establece en el dosel superior fue examinada empleando el método de colecta manual de áreas de musgo y suelo (hand-held moss/soil corer). Esta técnica permite el muestreo de artrópodos de suelos suspendidos y tiene como principio tomar muestras de musgo y/o líquen de dosel de 3 x 5 cm, lo que corresponde a una o dos manotadas.

Se tomaron 12 muestras de ramas a las cuales se tenía fácil acceso desde las plataformas ubicadas a 18 y 23 m de altura, durante los meses de junio a octubre de 2005. En ocasiones fue necesario usar un cuchillo para remover secciones de líquen que se encontraban muy adheridas al árbol. Cada muestra fue colocada dentro de una bolsa hermética y posteriormente se llevó a un embudo Berlesse por un período de 48 h para recolectar los artrópodos asociados a este microhábitat. Finalmente se tomó el peso seco del total de las muestras de musgo y líquen.

Los artrópodos colectados en cada microhábitat se identificaron hasta el nivel de familia empleando las claves y descripciones de Serna (1996), Borror & White (1998), Daly *et al.* (1998) y Wolf (2006). Dentro de cada familia se separaron los taxa de acuerdo con el concepto de morfoespecie que establece que dos especies son diferentes cuando existe algún carácter morfológico que permite separar a los individuos de una población del resto de las poblaciones (Beattie & Oliver, 1994). Se determinaron grupos tróficos o funcionales para la mayoría de las familias de artrópodos encontradas en los diferentes microhábitats, de acuerdo con las clasificaciones de Stork (1987), Hammond (1990), Schowalter & Ganio (1998, 1999, 2003) y Barrios (2003). Cada muestra fue debidamente etiquetada con el tipo de microhábitat, número de la muestra y fecha de colecta.

Análisis de datos

Para el análisis de la comunidad de artrópodos presente el microhábitat correspondiente a epífitas de dosel, se utilizó la abundancia de las especies de artrópodos presentes en cada planta de cada especie de bromelia para calcular los índices de diversidad de Shanon:

$$H = \sum \frac{N_i}{N} \log \frac{N_i}{N}$$

donde N_i es el número de individuos de la especie i y N es el número de total de individuos; y la riqueza de Margaleff:

$$D = \frac{S-1}{\ln N}$$

donde S es el número de especies, N es el número total de individuos y \ln es el logaritmo natural (Krebs, 1989; Ramírez, 1999).

Adicionalmente se realizó un análisis de varianza de un factor (ANOVA) para determinar si existían diferencias significativas entre las dos especies de bromelias estudiadas en cuanto a sus valores de riqueza y diversidad.

Tabla I. Abundancia y riqueza de artrópodos presentes en cada uno de los microhábitats muestreados en el dosel de un bosque de robledales.

Microhábitat y/o método de colecta	Abundancia Individuos	Riqueza Órdenes	Riqueza Familias
Musgo y Líquenes	620	15	29
Troncos en descomposición	377	10	29
Bromelias	229	14	39
Trampa aérea	1216	11	72
Colecta manual	16	5	9
TOTAL	2458	21	100

Resultados

Riqueza y abundancia de artrópodos

Para el período comprendido entre junio a diciembre de 2005 (época seca), fueron colectados 2458 individuos agrupados en 21 órdenes, 100 familias y aproximadamente 157 morfoespecies. El estrato aéreo, muestreado con trampa aérea de intercepción de vuelo, presentó la mayor cantidad de individuos y de familias de artrópodos, mientras que los menores valores se encontraron en los muestreos hechos en bromelias y troncos en descomposición (Tabla I).

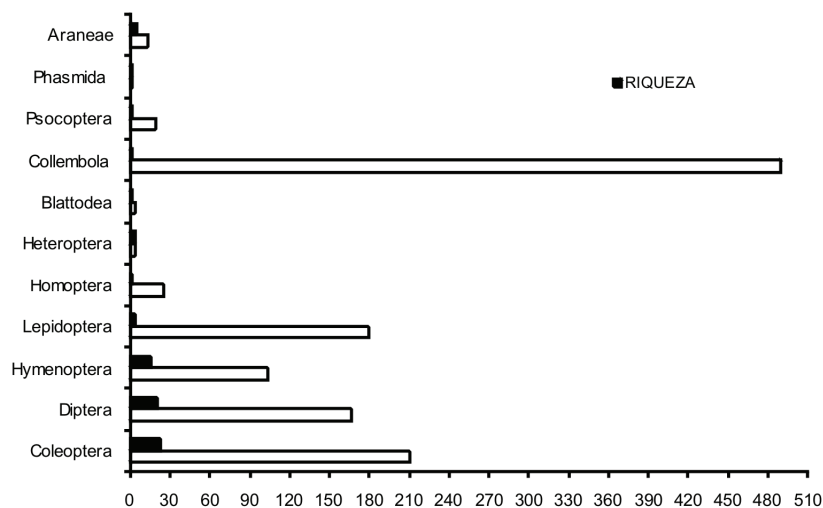
Los órdenes con mayor número de individuos correspondieron a Collembola (837 – 34,46%), Coleoptera (334 – 13,49%), Hymenoptera (317 – 12,89%) y Diptera (258 – 10,49%). Collembola, Coleoptera, Araneae y Blattodea se encontraron en todos los microhábitats muestreados (Anexo 1. Fig. 1, 2, 3, 4). La mayor parte de los Lepidoptera fueron colectados en el estrato aéreo. Los Diptera y los Heteroptera sólo fueron encontrados en el estrato aéreo y en bromelias (Fig. 1, 3). Por otro lado órdenes de insectos que presentaron baja frecuencia de individuos sólo fueron encontrados en determinados microhábitats. Phasmida representado por la familia Phasmatidae se encontró sólo en el estrato aéreo (Fig. 1); en el hábitat de troncos en descomposición se encontraron los órdenes Embioptera con la familia Oligotomidae y el orden Dermaptera con las familias Labiduridae y Pygidricranidae (Fig. 2). El orden Orthoptera representado por la familia Tettigonidae fue colectado sólo en bromelias (Fig. 3) y el orden Isoptera fue colectado en las muestras de líquen y musgo con la familia Kalotermitidae (Fig. 4).

Los órdenes con mayor número de familias correspondieron a Coleoptera (23), Diptera (22), Hymenoptera (17) y Araneae (13), mientras que los órdenes menos diversos fueron Orthoptera, Isoptera, Phasmida, Psocoptera y Embioptera con una sola familia cada uno (Anexo 1). Otros artrópodos como ácaros del orden Oribatida, pequeños diplópodos y quilópodos, pseudoescorpiones y opiliones de gran tamaño correspondientes a la familia Phalangidae, tuvieron una importante presencia en los microhábitats de troncos en descomposición, bromelias, musgo y líquenes (Fig. 2, 3, 4).

Definición de grupos tróficos

De acuerdo con la composición de gremios de la arthropofauna presente en el dosel, fue posible identificar tres grandes grupos (Fig. 5). El primero de ellos fue el de los herbívoros que representaron el 19% de todos los artrópodos muestreados. Dentro de este grupo se encontraron fitófagos generalistas (17%) los cuales comúnmente se alimentan del follaje y de otras secciones de la planta como ramas y flores.

1



2

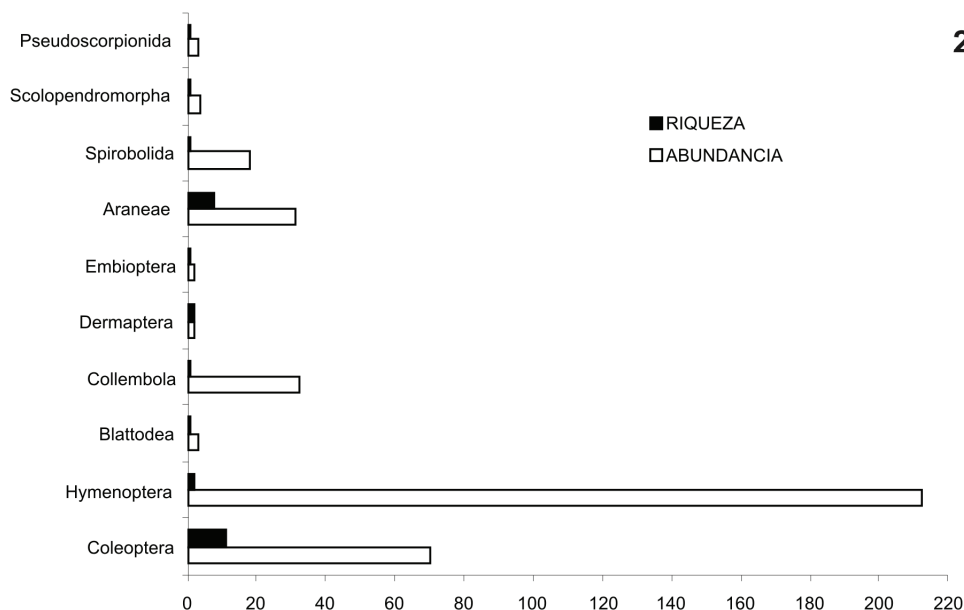


Fig. 1. Número de individuos (Abundancia) y de familias (Riqueza) de artrópodos colectados en el estrado aéreo del dosel de Bosque Macanal. **Fig. 2.** Número de individuos (Abundancia) y de familias (Riqueza) de artrópodos colectados en troncos en descomposición del dosel de Bosque Macanal.

Se encontraron también gremios de herbívoros especializados en ser defoliadores de las hojas (1%) como es el caso de escarabajos de las familias Chrysomelidae y Mordellidae, y orugas de lepidópteros; y en proporción muy baja, fitófagos succionadores de savia como el caso de homópteros de las familias Cicadellidae, Cicadidae y Aphididae.

El segundo grupo representó el 58% de la arthropofauna colectada y correspondió a los descomponedores. En este grupo se encontraba el gremio de insectos saprófagos constituido en su mayoría por familias de los órdenes Coleoptera (Nitidulidae, Rhizophagidae, Phengodidae, Trogositidae) y Diptera (Sarcophagidae, Phoridae, Lauxanidae), representando el 6%. Por otro lado familias como Blattellidae, Blattidae (Blattodea), Entomobryidae (Collembola) y Epipsocidae (Psocoptera) conformaron el gremio de insectos detritívoros constituyendo la mayor proporción dentro de todos los gremios con el 46%. Apareció también un grupo con hábitos xilófagos estrictos como escarabajos de las familias Ceram-

bycidae y Scolytidae, y otros grupos de insectos con tendencia a la saprofagia como es el caso de Anobiidae (Coleoptera) y Pygidricranidae (Dermaptera) con el 5%. Finalmente un 1% del total de la arthropofauna muestreada lo integraron insectos con hábitos carroñeros, en su mayoría dípteros pertenecientes a las familias Muscidae y Calliphoridae (Fig 5).

El tercer gran grupo funcional correspondió a los artrópodos entomófagos (22%) entre los que se encontraron parasitoides y predadores. Los parasitoides estuvieron conformados en su mayoría por familias parasíticas de avispas como Ichneumonidae, Braconidae, Mymaridae, Platygastriidae y Proctopodidae entre otras, siendo el 5% del muestreo total; mientras que las arañas, opiliones, pseudoescorpiones y escarabajos de las familias Carabidae, Staphylinidae y Cleridae constituyeron el gremio de los predadores, representando una proporción comparable con el grupo de los fitófagos generalistas con el 17% (Fig 5).

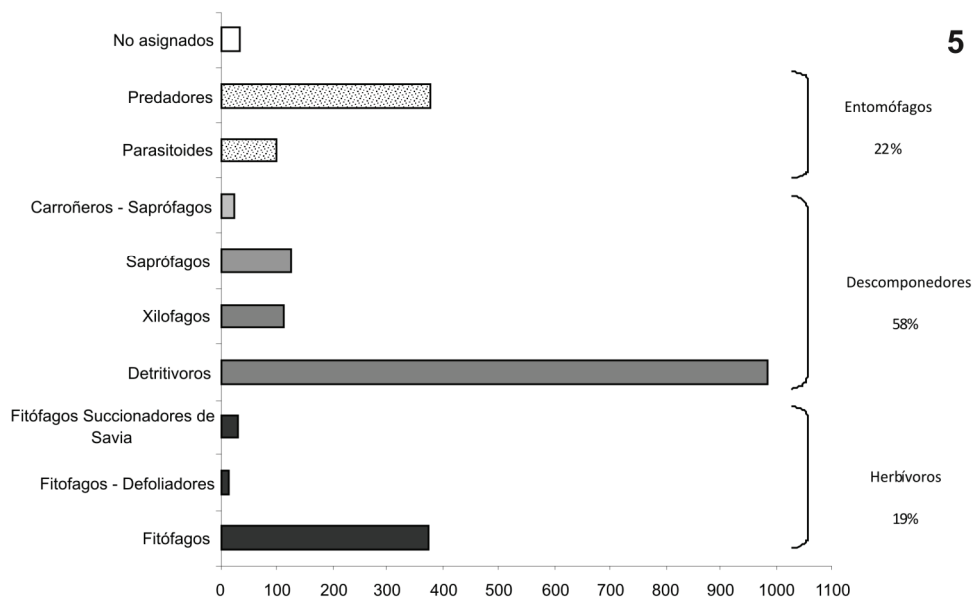
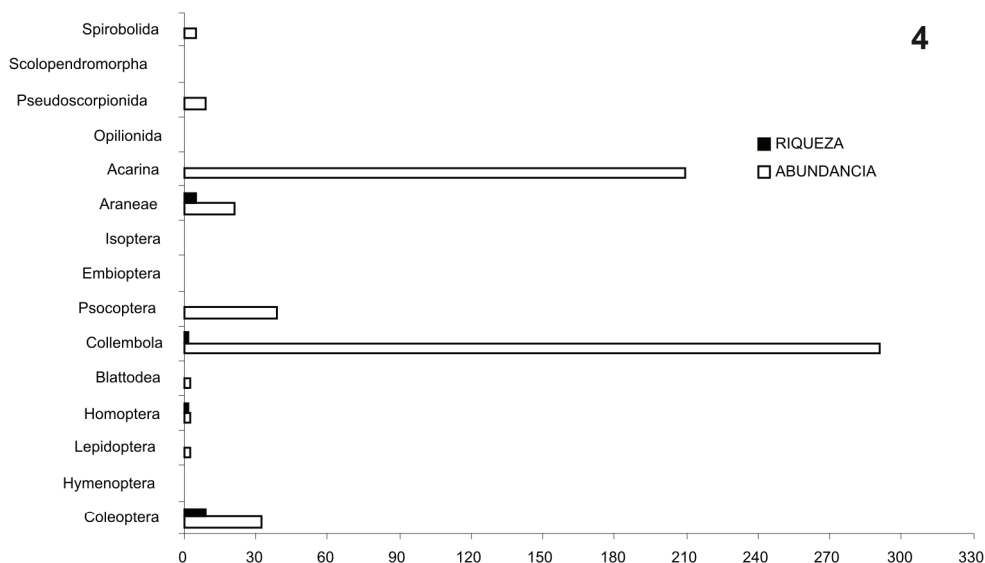
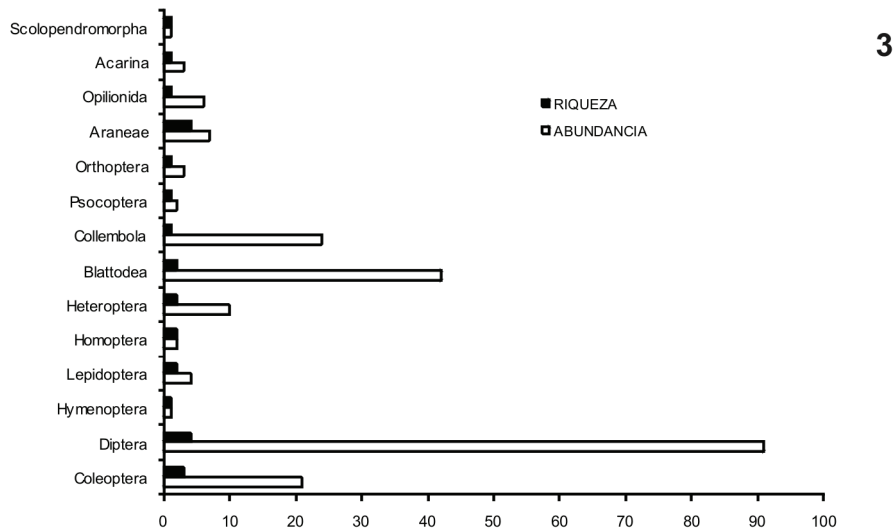


Fig. 3. Número de individuos (Abundancia) y de familias (Riqueza) de artrópodos colectados en bromelias del dosel de Bosque Macanal. **Fig. 4.** Número de individuos (Abundancia) y de familias (Riqueza) de artrópodos colectados en musgos y líquenes del dosel de Bosque Macanal. **Fig. 5.** Grupos tróficos presentes en el dosel de robledales de Bosque Macanal.

El 1% restante lo conforman grupos de insectos con otro tipo de hábitos alimenticios tales como dípteros hematófagos y nectarívoros cuya función trófica y ecológica en el dosel se ha categorizado como la de insectos “turistas” (Chey *et al.*, 1998; Barrios, 2003).

La composición trófica de la arthropofauna estudiada en el dosel de robledales de Bosque Macanal estuvo constituida fundamentalmente por organismos descomponedores saxofílagos (58%), entomófagos (22%) y herbívoros (19%). Los organismos descomponedores dominan los ambientes de dosel en donde se genera acumulación de materia orgánica como en el interior de los tanques de bromelias y suelos suspendidos compuestos en su mayoría por musgo y líquen. Los organismos predadores y parasitoides pueden estar cohabitando en casi todos los microhábitats presentes en el dosel en donde encuentran una buena oferta de alimento. Los organismos herbívoros están limitados a tener como recurso principal una sola especie vegetal que corresponde al roble lo que en cierta forma explicaría la poca abundancia de este gremio en el dosel.

El estrato aéreo: la trampa de intercepción de vuelo

Se capturaron 1216 individuos agrupados en 72 familias. Los órdenes con mayor número de familias correspondieron a Coleoptera (23), Diptera (20) e Hymenoptera (15). Las familias de insectos más representadas del estrato aéreo fueron Entomobryidae = 490 (Collembola), Gelechiidae = 166 (Lepidoptera), Ichneumonidae = 62 (Hymenoptera), Chironomidae = 45 (Diptera) y Scolytidae = 45 (Coleoptera).

De acuerdo con la categorización de grupos funcionales, en el estrato aéreo dominaron los insectos de hábitos herbívoros, entre los que se encontraban defoliadores especializados y succionadores de savia, seguidos por insectos de hábitos parasitoides representados en su mayoría por familias de avispas parasíticas (ver Anexo 1). Por otra parte, los resultados reflejaron la alta actividad de vuelo de insectos de pequeño tamaño en el dosel superior, los cuales en su mayoría no superaban los 6 mm. Fue colectada una pequeña fracción de predadores (1,1%) representados en su mayoría por familias de arañas que no construyen telas (Anexo 1).

Es importante resaltar la alta frecuencia de colémbolos de la familia Entomobryidae registrada con el 40% del total de la arthropofauna presente en el estrato aéreo (Fig. 1).

Los suelos suspendidos del dosel: comunidad de artrópodos en el musgo y líquenes

A partir de 12 muestras de musgo y líquen, correspondientes a 0,16 kg de biomasa y tomadas entre los 21 y 25 de altura del suelo, se encontraron 620 artrópodos agrupados en 29 familias (Tabla I). Los órdenes de artrópodos con el mayor número de familias correspondieron a Coleoptera (9) y Araneae (5); mientras que los grupos con mayor frecuencia de individuos fueron colémbolos de las familias Entomobryidae y Onychiuridae (290) y ácaros en su mayoría pertenecientes al orden Oribatida (209).

Los suelos suspendidos conformados por musgo, líquenes y acumulaciones de debris están dispuestos de una manera discontinua a lo largo de las altas ramas de los robles. Existe aquí una diversa comunidad de artrópodos asociada a este tipo de microhábitat, principalmente compuesta por insectos, siendo los colémbolos el grupo numéricamente

dominante con el 47,7% del total de individuos colectados en estos suelos, y en una proporción similar, por ácaros oribátidos con el 33,7%.

La estructura funcional de esta comunidad estuvo conformada por dos gremios definidos; el primero de ellos fue el grupo de los organismos descomponedores-detritívoros representados por familias como Entomobryidae, Epipsocidae, Blattidae, Oligomatidae, Nitidulidae y Rhizophagidae, estas dos últimas familias de coleópteros con hábitos saxofílagos. El segundo grupo funcional lo conformaron los organismos predadores representados por arácnidos como ácaros (Oribatida), arañas (Salticidae, Araneidae, Caponiidae), opiliones (Phalangidae), quilopodos (Scolopendromorpha) y pseudoscorpiones; y por escarabajos de las familias Carabidae y Staphylinidae.

La dinámica de descomposición de la madera: los troncos del dosel

A partir de la revisión de 10 troncos en diferentes estados de descomposición ubicados entre los 20 y 25 m a nivel del suelo, cuya biomasa total fue de 26,1 kg, fueron colectados 377 individuos agrupados en 29 familias de artrópodos. Los órdenes más representados fueron Coleoptera, Collembola y Araneae, mientras que las familias con mayor número de individuos correspondieron a Entomobryidae (32), Cerambycidae (20), Staphylinidae (13), Anyphaenidae (13) y a diplópodos del orden Spirobolida (18). Sin embargo la abundancia de individuos encontrada en las muestras de madera descompuesta esta dada por el hallazgo de un hormiguero en uno de los troncos más grandes, en donde se contabilizaron 208 hormigas del género *Camponotus*.

La comunidad de artrópodos en este tipo de microhábitat estuvo conformada principalmente por individuos adultos de coleópteros, arañas, cucarachas y para el caso de una de las muestras, por hormigas, algunas de ellas en estado de reproducción debido a la presencia de alas. Con una predominancia del 7% se encontraron larvas de coleópteros de hábitos xilófagos como Cerambycidae y Curculionidae, así como también larvas de Staphylinidae. El 3% restante correspondió a pupas de Cerambycidae y ninfas de cucarachas de la familia Blattidae (Fig. 6).

El grupo trófico dominante estuvo compuesto por coleópteros xilófagos con tendencia a la saprofia pertenecientes a las familias Cerambycidae, Curculionidae, Scolytidae, Tenebrionidae, Rhizophagidae y Trogositidae. Otros gremios presentes en este microhábitat fueron los insectos descomponedores de materia orgánica con hábitos detritívoros pertenecientes a las familias Entomobryidae (Collembola), Blattidae (Blattodea), Oligotomidae (Embioptera) y Pygidricranidae (Dermaptera); y artrópodos predadores de hábitos entomófagos como arañas y quilopodos del orden Scolopendromorpha.

Las epífitas vasculares de dosel: la comunidad de artrópodos en las bromelias

Se encontraron 105 individuos agrupados en 29 morfoespecies, 23 familias y 11 órdenes de artrópodos asociados a *Tillandsia fendleri*, mientras que 124 individuos agrupados en 20 morfoespecies, 16 familias y 10 órdenes de artrópodos fueron encontrados asociados a *Tillandsia denudata*. Para el caso de *T. fendleri* los órdenes más comunes correspondieron a Diptera, Blattodea y Coleoptera, siendo Blattidae

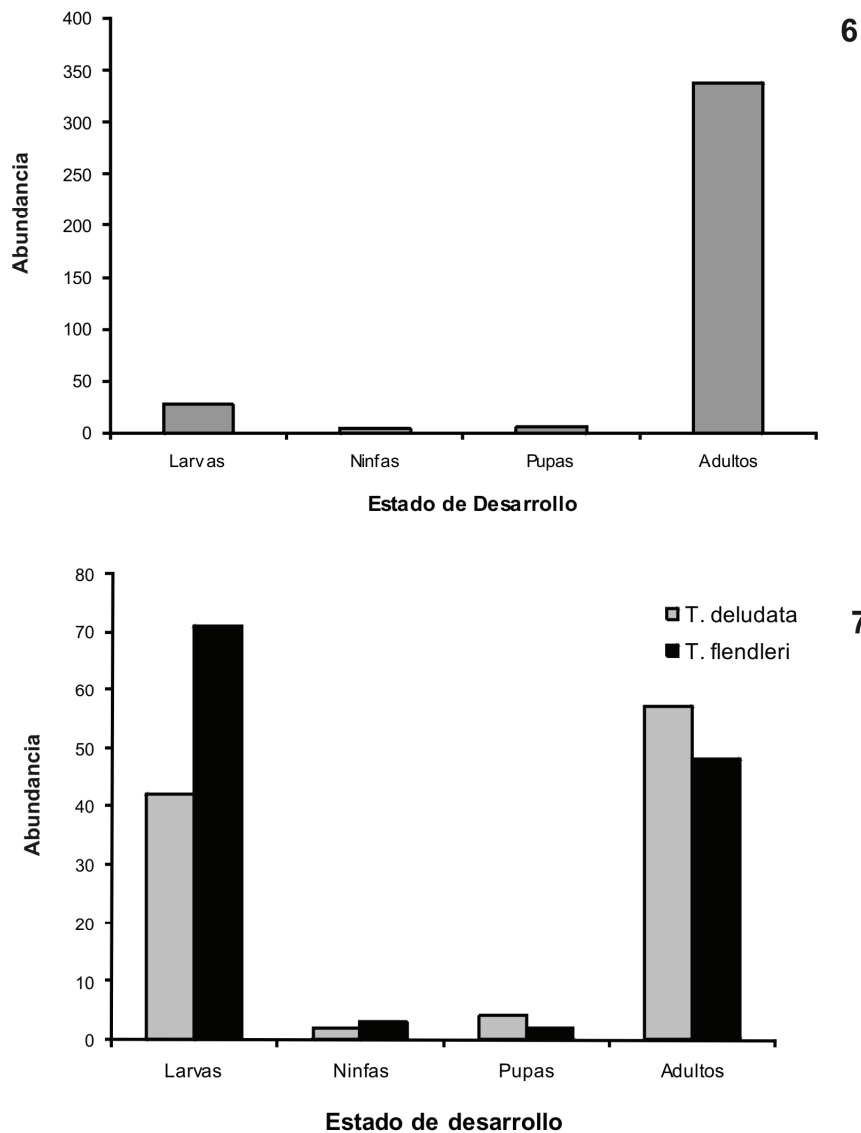


Fig. 6. Estructura de edades de la comunidad de artrópodos presente en el microhábitat de troncos en descomposición en el dosel. **Fig. 7.** Estructura de edades de la comunidad de artrópodos presente en epífitas de dosel.

(27) y Chironomidae (24) las familias con mayor número de individuos. La composición de artrópodos de *T. denudata* estuvo representada por los ordenes Diptera, Collembola y Blattodea, las familias Chironomidae (22), Entomobryidae (19), Syrphidae (19) y Tipulidae (15) presentaron el mayor número de individuos.

La estructura de edades presente en los ambientes de epífitas de tipo tanque fue muy similar entre las dos especies de bromelias estudiadas, dominando los estados larvarios y los estados adultos (Fig. 7). La proporción de individuos adultos en *T. fendleri* (54%) estuvo representada por especies de coleópteros, cucarachas, colembolos y algunas arañas, mientras que los estados larvarios correspondieron a especies de familias de dípteros como Chironomidae, Tipulidae, Culicidae y Syrphidae. Por su parte, *T. denudata* contuvo una proporción mayor de estados larvales (57%) representados en su mayoría por dípteros de la familia Chironomidae, Tipulidae y Syrphidae, mientras que los adultos (39%) correspondieron a colembolos, coleópteros y arañas (Fig 7). Los porcentajes restantes en ambas especies de

bromelias correspondieron a ninfas y pupas de lepidópteros y hemípteros predadores de la familia Reduviidae.

T. fendleri registró menor cantidad de individuos que *T. denudata* a pesar de tener dimensiones mayores; mientras que los valores de número de morfoespecies y familias de artrópodos fueron mayores en *T. fendleri* (Tabla II).

Los individuos de *T. fendleri* presentaron valores de los índices de diversidad de Shannon entre 0,49 y 1,08 y de riqueza de Margaleff entre 1,36 y 3,86, mientras que los individuos de *T. denudata* presentaron valores de los índices de diversidad de Shannon entre 0,48 y 0,81 y de riqueza de Margaleff entre 1,61 y 3,23 (Tabla II). El análisis de varianza a un factor, para comparar medias poblacionales, no indicó diferencias significativas en cuanto a la riqueza y diversidad entre las comunidades de artrópodos presentes en *T. fendleri* y *T. denudata*, con valores de $F = 0,491$ para el índice de diversidad de Shannon y de $F = 0,712$ para el índice de riqueza de Margaleff, teniendo como valor de F crítico $F = 4.600$.

Tabla II. Variables registradas para los individuos de *Tillandsia fendleri* y *Tillandsia denudata* (N= 8).

Variable	<i>Tillandsia fendleri</i>	<i>Tillandsia denudata</i>
Altura planta (cm)	75 ± 8	50 ± 9
Diámetro roseta (cm)	100 ± 19	71 ± 7
Volumen planta (dm ³)	212 ± 116	62 ± 26
Peso seco (g)	832 ± 499	335 ± 165
Índice Diversidad de Shannon	0.72 ± 0.18	0.66 ± 0.18
Índice Riqueza de Margaleff	v.min=0.49 v.max=1.08	v.min=0.48 v.max=0.81
	2.34 ± 0.77	2.06 ± 0.55
	v.min=1.36 v.max=3.86	v.min=1.61 v.max=3.23
Abundancia artrópodos	105	124
No. Morfoespecies	29	20
No. Familias	23	16
No. Ordenes	11	10

Discusión

Los órdenes de insectos más representados del dosel del bosque de robledales de la Reserva Macanal correspondieron a Collembola y Coleoptera. Los colémbolos por ser el grupo más abundante y por encontrarse en todos los microhábitats estudiados, y los coleopteros por ser el grupo más diversificado que habita los distintos microhábitats presentes sobre las copas de los árboles.

La abundancia de Collembola puede ser explicada por la capacidad que tiene el dosel de este robledal de contener lugares ideales para este tipo de insectos como ambientes de acumulación de hojarasca y materia orgánica en las ramas de los árboles, y de hojarasca en el interior de las bromelias que crecen en la copa de los mismos. Es poco usual colectar gran cantidad de colémbolos en trampas de intercepción de vuelo ya que estos organismos, al no tener la capacidad de volar, habitan estos microhábitats cumpliendo una función ecológica importante de reciclaje de nutrientes. Los colémbolos son uno de los grupos de insectos que se ha colectado en gran número en los doseles de bosque tropicales (Palacios-Vargas *et al.*, 1998, 1999), empleando para ello técnicas como "Fogging" y colecta de secciones de suelos suspendidos. Atrapar colémbolos con la trampa de intercepción de vuelo, estaría demostrando la alta capacidad de dispersión que tienen estos insectos, a pesar de su condición áptera.

De acuerdo con los resultados obtenidos utilizando la trampa de intercepción de vuelo, es posible afirmar que el método empleado para caracterizar la fauna del estrato aéreo es poco efectivo para insectos herbívoros de gran tamaño como Phasmatidae, del cual se colectó un solo individuo, o como Orthoptera del cual no fue colectado ningún ejemplar.

La trampa de intercepción de vuelo ha sido ampliamente usada para el análisis de la distribución de los escarabajos de las cortezas de la familia Scolitydae en bosques tropicales de robles (Simon *et al.*, 2003; Kirkendall, 1993). En el muestreo hecho en Bosque Macanal, la familia de coleópteros con mayor número de individuos correspondió a Scotylidae, lo que demuestra la estrecha relación ecológica que existe entre los escarabajos de las cortezas y los robles (*Quercus* spp.).

El análisis de la composición trófica indicó que la comunidad de artrópodos presente en el dosel del bosque de robledal esta conformada principalmente por organismos descomponedores de materia orgánica. Esta situación supone que existe un importante proceso de descomposición y de aporte de nutrientes que se desarrolla en el dosel y que esta siendo regulado por grupos como colémbolos, ácaros y

escarabajos xilófagos, entre otros. Por otra parte, la poca abundancia que presentó el gremio de los organismos herbívoros puede deberse a la escasez de recursos alimenticios disponibles en el dosel, ya que el follaje de *Q. humboldtii* constituye el recurso alimenticio dominante.

La composición de la fauna fue similar a la encontrada en otros estudios sobre comunidades de microartrópodos en suelos suspendidos (Delamare-Deboutteville, 1951; Watanabe, 1997), en donde Collembola y Acari son los grupos dominantes. Los factores que responden a la abundancia de ácaros y colémbolos están directamente relacionados a la arquitectura del árbol que permite la acumulación de debris y la posterior formación de suelos suspendidos. La acumulación de este material en la región de la corona y en la rama varía entre especies de árboles y entre tipos de bosques (Winchester & Behan-Pelletier, 2003), lo que puede influenciar en la distribución y dispersión de comunidades de artrópodos.

La madera en descomposición que se encuentra en el dosel es uno de los microhábitats menos estudiados en estudios relacionados con la caracterización de fauna asociada al dosel de bosques tropicales. Los troncos que se encuentran en el suelo en diferentes estados de descomposición, representan uno de los recursos más abundantes de los bosques de roble, los cuales que pueden acoger diferentes comunidades específicas de artrópodos. La cantidad de troncos en descomposición que se pueden encontrar en el dosel, estimada en términos de biomasa, puede llegar a ser significativa, convirtiéndose en un recurso alternativo para insectos de hábitos saproxilófagos que encuentran un hábitat ideal para los procesos de crecimiento y desarrollo. En el dosel superior, los troncos en descomposición representan un recurso relativamente discontinuo a lo largo de un transecto imaginario, lo que estaría limitando la capacidad de dispersión y establecimiento de comunidades de artrópodos en este microhábitat (Basset *et al.*, 2003). Esta situación se manifiesta en el muestreo realizado en el dosel de la reserva Bosque Macanal, en donde algunas muestras de troncos presentaron una abundancia de individuos muy baja (Tabla III). Esto estaría relacionado con la predominancia en el dosel de troncos de tamaño mediano que no superaron los dos metros y que en su diámetro no eran mayores de 10 cm (Tabla III), lo que posiblemente influye en la abundancia y diversidad de artrópodos asociados a la madera muerta.

Es evidente que una parte del proceso de descomposición de la madera de roble en el bosque de la reserva Macanal

Tabla III. Variables registradas para troncos en estado de descomposición presentes en el dosel de Bosque Macanal (N=10)

Variable	Valor	Valor máximo	Valor mínimo
Longitud tronco (cm)	102.2 ± 39.807	195	58
Diámetro tronco (cm)	7.44 ± 1.752	12	5,7
Abundancia (No. Individuos)	377	215 (en una muestra)	3 (en una muestra)
Riqueza (No. Familias)	29	11 (en una muestra)	3 (en una muestra)
Estado de descomposición predominante	2 a 3		

tiene su inicio en el dosel. Sin embargo, los estados de descomposición considerados de primer nivel, en donde comienza la muerte de las ramas y los hongos comienzan a atacar la madera, aun son muy escasos y resultan ser muy duros para ser cortados desde la plataformas. En contraste, los estados más avanzados de descomposición, conocidos como de nivel 4 y 5, son totalmente inexistentes en el dosel, ya que los troncos que se encuentran en estas etapas de desintegración ya han caído al suelo y han sido colonizados por grandes insectos perforadores formadores de galerías, donde se completa el proceso de descomposición. El estado predominante en el dosel de robledales de Bosque Macanal está representado por los niveles de descomposición 2 y 3 (Tabla III), en donde comienza el desprendimiento de la corteza y los pequeños insectos perforadores de madera colonizan el tronco, el cual aun conserva su parte medular rígida y el sub-cortex con cierto grado de humedad (Fonseca, 1988).

De acuerdo con Ingles (1933), los estados correspondientes a 1 y 5 presentan poca diversidad de insectos y en algunos casos alta abundancia, mientras que los estados 2 y 3 son fases intermedias en donde se pueden encontrar valores razonables de diversidad de especies y abundancia de individuos. Es posible encontrar en el suelo del bosque de la reserva Macanal, troncos en segundo y tercer estado, sin embargo, estos troncos pueden soportar comunidades de artrópodos con mayor cantidad de individuos y mayor diversidad en comparación con los troncos encontrados en el dosel, ya que poseen una interfase con el suelo que permite el establecimiento de condiciones fisicoquímicas óptimas para la colonización de insectos, arácnidos y hongos; esta interfase no existe en el dosel. Esta condición explica los valores de abundancia de riqueza encontrados (Tabla III), así como también la ausencia total de escarabajos Passalidae, habitantes por excelencia de troncos en estado de descomposición. No obstante, es necesario coleccionar un mayor número de troncos con el fin de confirmar esta situación ya que se han reportado este tipo de escarabajos en doseles de bosques tropicales (com. pers. Dr. Pedro Reyes Castillo, 2006).

Los resultados obtenidos a partir de la caracterización de la comunidad de artrópodos asociados a bromelias tipo tanque en Bosque Macanal reflejan un patrón común presente en los bosques de montaña, en donde el grupo de artrópodos dominante son los Diptera. Como se ha comprobado en otros trabajos realizados con diferentes especies de bromeliaceas, los artrópodos son el grupo de invertebrados con mayor abundancia y diversidad en este tipo de microhábitats (Benavides *et al.*, 1989; Richarson, 1999; Ospina-Bautista *et al.*, 2004). En el presente estudio, en ambas especies de bromelias, ubicadas en un bosque de montaña situado a 2640 m de altitud, se encontró al orden Díptera como el más abundante. Un resultado similar fue encontrado en un bosque ubicado a los 2760 msnm, en donde fueron

colectadas *Guzmania candelabrum* y *Tillandsia complanata*, siendo Diptera el orden mas diverso (Benavides *et al.*, 1989). De igual manera estudios realizados en zonas de baja altitud han registrado una mayor abundancia de individuos pertenecientes al orden Diptera en comparación con Coleoptera (Reid & Janetzky, 1996). La alta abundancia y diversidad de dípteros asociados a bromelias puede ser explicada por las adaptaciones morfológicas, alimentarias y reproductivas de sus estados larvarios a los ambientes acuáticos de las bromelias. Las larvas tienen la capacidad filtrar la materia orgánica producto de la desintegración de la hojarasca que se acumula en los tanques, mientras que la presencia de sifones les permite tomar oxígeno del aire.

De acuerdo con la clasificación adoptada por Ospina-Bautista *et al.* (2004), la comunidad de artrópodos asociada a epífitas de dosel está conformada por los grupos funcionales: colectores, colectores-filtradores, detritívoros y predadores. Los más abundantes correspondieron a los colectores representados por la familia Chironomidae y a los detritívoros representados por las familias Entomobryidae y Blattidae. El grupo funcional de los colectores estuvo representado por la familia Syrphidae mientras que el grupo de los predadores estuvo representado por las familias Staphylinidae, Carabidae (Coleoptera), Reduvidae (Heteroptera), Araneidae, Mimetidae (Aranea) y Phalangidae (Opilionida). Son pocos los estudios que han considerado la composición trófica de los artrópodos asociados a bromelias (Richarson 1999; Ospina-Bautista *et al.*, 2004). Encontrar esta gama de grupos funcionales en *T. fendleri* y *T. denudata*, demuestra que existe una compleja micro cadena trófica dentro de su fitotelmata, la que incluye consumidores primarios (colectores y detritívoros) y secundarios (depredadores).

El dosel Bosque Macanal posee una gran abundancia y biomasa de bromelias, sobre todo en aquellos árboles de gran porte, lo que se puede explicar, en parte, por el tamaño y arquitectura de los mismos. Estas condiciones permiten la existencia de una mayor cantidad de microhábitats debido a que 1) los árboles de dosel tienen ramas de gran tamaño, las cuales pueden mantener poblaciones mayores de epífitas; 2) la corteza de los árboles de dosel más viejos ha estado más tiempo expuesta a los diferentes elementos, lo cual crea sobre ella condiciones que favorecen el establecimiento y la supervivencia de las plantas epífitas y 3) los árboles de dosel son, generalmente, más viejos, lo que significa que ha transcurrido más tiempo para la colonización de epífitas (Freiberg, 1996; Callaway *et al.*, 2002). Asimismo, la presencia de algas, líquenes y briófitas en los troncos más antiguos aumenta la retención de agua y la disponibilidad de nutrientes, ofreciendo más recursos para las epífitas y asegurando la distribución de estos en distintos microhábitats (Gullison & Nissan, 1999).

De acuerdo con Higuera & Martínez (2006), los individuos adultos de *T. fendleri* y *T. denudata* pueden llegar a acumular más de la mitad de su biomasa en solo materia

orgánica, lo que las hace un hábitat propicio para muchos artrópodos descomponedores. La cantidad de hojarasca que entra en la bromelia proveniente del dosel determina la disponibilidad de nutrientes para la comunidad de invertebrados, por lo que afecta la riqueza, abundancia y longitud de su cadena trófica (Richardson, 1999). La baja abundancia de artrópodos en estas especies de bromelias posiblemente está relacionada con la poca heterogeneidad en la materia orgánica disponible, ya que la mayoría de la materia orgánica que ingresa en las bromelias es de hojarasca de roble (Higuera & Martínez, 2006), contrario a lo que sucede en otros bosques de montaña donde la materia orgánica que cae está compuesta no sólo por la hojarasca de diferentes especies arbóreas sino también de epífitas vasculares y no vasculares, frutos, madera y partes florales (Veneklaas, 1994). Por otra parte, el presente estudio se limitó a contabilizar e identificar los individuos encontrados a medida que se deshojaba la planta y se lavaban las hojas, por lo que no se tuvieron en cuenta los artrópodos de la hojarasca. Este hecho posiblemente influyó en los valores de abundancia y riqueza en cada una de las especies de bromelias ya que por sus dimensiones en volumen, *T. fendleri* tiene la capacidad de contener mayor acumulación de hojarasca que *T. denudata*.

La composición de la comunidad de artrópodos asociados a bromelias tipo tanque de dosel entre las especies *T. fendleri* y *T. denudata* es muy similar en cuanto a su riqueza y diversidad de especies, a pesar de tener dimensiones morfométricas muy diferentes. Es decir que variables como la altura de la planta, el ancho de la roseta, el volumen e inclusive el peso de la planta, no representan factores que causen

variabilidad en la diversidad de especies presentes en las fitotelmas de las bromelias estudiadas. Sin embargo, para confirmar este hecho, es necesario coleccionar una mayor cantidad de plantas de ambas especies con el fin de obtener una población estadísticamente comparable y adicionalmente poder demostrar si existe una correlación directa entre el número de individuos y de especies con variables mencionadas morfométricas.

La información suministrada en el presente estudio constituye una base para desarrollar futuras investigaciones relacionadas con la ecología de uno de los ecosistemas menos estudiados como es el dosel de bosques de alta montaña. En comparación con la selva tropical, los bosques de neblina han sido investigados superficialmente, sin embargo es uno de los ecosistemas más amenazados por la fragmentación y por su constante destrucción. De ahí la importancia de adelantar un gran número de investigaciones que permitan conocer de manera detallada la biodiversidad que allí se alberga y así poder tomar acciones para conservarlos.

Agradecimiento

Los autores agradecen a la Corporación Sentido Natural por su permanente apoyo. A The Rufford Small Grants por la concesión de la beca de investigación. A Idea Wild y la Reserva Bosque Macanal por su apoyo logístico. Al biólogo Néstor García por la identificación taxonómica de las bromelias. A los biólogos Diego Campos, Eduardo Amat y Carlos Perafán por la identificación del material entomológico correspondiente a Hymenoptera, Diptera y Araneae. Finalmente un agradecimiento especial al señor Roberto Rodríguez quien coordinó y ejecutó la fase de construcción de las plataformas de dosel.

Bibliografía

- BARRIOS, H. 2003. Insect herbivores feeding on conspecific seedlings and trees. pp. 282-290. In: Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller & R. L. Kitching (eds). *Arthropods of Tropical Forests*. Cambridge University Press. United Kingdom. 474 pp.
- BASSET, Y. 1996. Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: predictors of insect variables. *Ecology*, **77**: 1906-1919.
- BASSET, Y., P. M. HAMMOND, H. BARRIOS, J. D. HOLLOWAY & S. E. MILLER 2003. Vertical stratification of arthropod assemblages. In: Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller & R. L. Kitching (eds). *Arthropods of Tropical Forests*. Cambridge University Press. United Kingdom. 474 p.
- BEATTIE, A. J. & I. OLIVER 1994. Taxonomic minimalism. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**: 488-490.
- BENAVIDES, M., E. MURIEL & A. PATIÑO 1989. *La bromelia como un bioecosistema en la Isla Corota en el Lago Gaumes (Departamento de Nariño)*. Tesis de Biología, Escuela de Posgrado, Universidad de Nariño, Pasto, Colombia. (manuscrito inédito).
- BENAVIDES, L. & E. FLÓREZ 2007. Comunidades de arañas (Arachnida: Araneae) en microhábitats de dosel en bosques de tierra firme e Igapo de la Amazonía Colombiana. *Revista Ibérica de Aracnología*, **14**: 49-62 pp.
- BORROR, D. J. & R. E. WHITE 1998. *A Field Guide of Insects*. 2nd ed. Peterson Field Guides. 416 pp.
- BROWN, S. & A. E. LUGO 1982. Storage and production of organic matter in tropical forest and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*, **14**: 161-187.
- CALLAWAY R., K. REINHART, G. MOORE, D. MOORE & S. PENNING 2002. Epiphytes host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*. Published online: 29 may 2002.
- CHEY, V. K., J. D. HOLLOWAY, C. HAMBLER & M. R. SPEIGHT 1998. Canopy knockdown of arthropods in exotic plantations and natural forest in Sabah, north-east Borneo, using insecticidal mist-blowing. *Bulletin of Entomological Research*, **88**(1): 15-24
- DALY, H., J. DOYEN & A. PURCELL 1998. *Introduction to insect biology and diversity*. 2nd Edition. Oxford Univ. Press. 680 pp.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE C. 1951. *Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux*. Hermann et Cie, Paris, 360 pp.
- ERWIN, T. L. 1995. Measuring arthropod biodiversity in the tropical forest canopy. In: *Forest Canopies*, eds. M. D. Lowman & N. M. Nadkarni, pp. 3-26. San Diego, CA: Academic Press.
- FONSECA, C. R. V. 1988. Contribuição ao conhecimento da bionomia de *Passalus convexus* Dalman, 1817 e *Passalus latifrons* Percheron, 1841 (Coleoptera: Passalidae). *Acta Amazonica*, **18**: 197-222.
- FREIBERG, M. 1996. Spatial Distribution of Vascular epiphytes on three emergent Canopy trees in French Guiana. *Biotropica*, **28**(3): 345-355.
- GULLISON R. & S. NISSAN 1999. *Evaluación de la factibilidad del modelado de los impactos del manejo forestal sobre la biodiversidad en la concesión Taruma*. Documento técnico. USAID, Gobierno de Bolivia y Chemonics Internacional. Santacruz, Bolivia.

- HAMMOND, P. M. 1990. Insect abundance and diversity in the Dumoga-Bone National Park, N. Sulawesi, with special reference to the beetle fauna of lowland rain forest in the Toraut region. In: *Insects and the rain forest of South East Asia (Wallacea)*, eds. W. J. Knight & J. D. Holloway, pp. 197-254. London: The Royal Entomological Society of London.
- HIGUERA, D. & E. MARTINEZ 2006. Sequestration and storage capacity of carbon in the canopy oak trees and their epiphytes in a Neotropic Cloud Forest, Colombia. *Lyonia*, **11**: 17-23.
- HURTADO GUERRERO, J. C., C. R. VASCONSELOS DA FONSECA, P. M. HAMMOND, & N. E. STORK 2003. Seasonal variation of canopy arthropods in Central Amazon. p.p. 170-175. In: Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller & R. L. Kitching (eds). *Arthropods of Tropical Forests*. Cambridge University Press. United Kingdom. 474 pp.
- INGLES, L. G. 1933. The succession of Insects in Tree Trunks as Shown by the Collection from the Various Stages of Decay. *J. Ent. Zool.*, **25**: 57-59.
- KINKENDALL, L. R. 1993. Ecology and Evolution of biased sex ratios in bark ambrosia beetles. In: *Evolution and Diversity of Sex Ratios in Insects and Mites*, eds. D. L. Wrensch & M. A. Ebbert, pp. 235-345. London: Chapman & Hall.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. New York. 654 pp.
- MOFFET, M. W. & M. D. LOWMAN 1995. Canopy access techniques. In: *Forest Canopies*, eds. M. D. Lowman & N. M. Nadkarni, pp. 3-26. San Diego, CA: Academic Press.
- OSPINA-BAUTISTA, F., J. ESTEVES-VARÓN, J. BETANCUR & E. REALPE-REBOLLEDO 2004. Estructura y composición de macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri* Baker (Bromeliaceae) en un bosque alto andino colombiano. *Acta Zoológica Mexicana*, **20**(1): 153-166.
- PALACIOS-VARGAS, J. G., G. CASTAÑO-MENESES & J. A. GÓMEZ-ANAYA 1998. Collembola from the canopy of a Mexican tropical deciduous forest. *Pan-Pacific Entomologist*, **74**: 47-54.
- PALACIOS-VARGAS, J. G., G. CASTAÑO-MENESES & A. PESCADOR 1999. Phenology of canopy arthropods of a tropical deciduous forest in Western Mexico. *Pan-Pacific Entomologist*, **75**: 200-211.
- PETTERSON, R. B., J. P. BALL, K. E. RENHORN, P. A. ESSEN & K. SJOBERG 1995. Invertebrate communities in boreal forest canopies as influenced by forestry and lichens with implications for passerine birds. *Biological Conservation*, **74**: 57-63.
- RAMIREZ, 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.
- RICHARDSON, B. A. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of fauna diversity in a neotropical forest. *Biotropica*, **31**: 321-336.
- SCHOWALTER, T. D., W. W. HARGROVE & D. A. CROSLY, JR. 1986. Herbivory in forested ecosystems. *Annual Review of Entomology*, **31**: 177-196.
- SCHOWALTER, T. D. & M. D. LOWMAN 1999. Insect herbivory in forests. *Ecosystems of the World: Ecosystems of Disturbed Ground* (ed. by L. R. Walker). Elsevier, Amsterdam. In press.
- SCHOWALTER, T. D. & L. M. GANIO 1998. Vertical and seasonal variation in canopy arthropod communities in an old-growth conifer forest in southwestern Washington, USA. *Bulletin of Entomological Research*, **88**: 633-640.
- SCHOWALTER, T. D. & L. M. GANIO 1999. Invertebrate communities in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following Hurricane Hugo. *Ecological Entomology*, **24**: 191-201.
- SCHOWALTER, T. D. & L. M. GANIO 2003. Diel, seasonal and disturbance-induced variation in invertebrate assemblages. pp. 315-328. In: Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller & R. L. Kitching (eds). *Arthropods of Tropical Forests*. Cambridge University Press. United Kingdom. 474 pp.
- SERNA, F. J. 1996. *Entomología General. Guías prácticas para conocer ordenes y familias*. Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín. 109 pp.
- SIMON, U., M. GOSSNER & E. LINSENMAIR 2003. Distribution of ants and bark-beetles in crowns of tropical oaks. pp. 59-68. In: Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller & R. L. Kitching (eds). *Arthropods of Tropical Forests*. Cambridge University Press. United Kingdom. 474 pp.
- STORK, N. E. 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology*, **12**: 69-80.
- STORK, N. E., R. K. DIDHAM & J. ADIS 1997. Canopy arthropod studies for the future. In: *Canopy Arthropods*. eds. N. E. Stork, J. Adis & R. K. Didham, pp. 551-561. London: Chapman & Hall.
- TERBORGH, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forest. *American Naturalist*, **126**: 760-776.
- VANEGAS, S., G. FAGUA & E. FLÓREZ 2005. Estratificación vertical de arañas asociadas a *Quercus humboldtii* y *Clusia* spp. en el Santuario de Fauna y Flora Iguaque (Boyacá-Colombia). *Resúmenes V Encuentro de Aracnólogos del Cono Sur. 4 a 9 diciembre de 2005. Lavalleja, Uruguay*. p 149.
- VENEKLAAS, E.J. 1994. Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rain forest, Colombia. *Journal of tropical ecology*, **7**: 319-336.
- VITOUSEK, P. M., L. L. LOOPE & C. P. STONE 1987. Introduced species in Hawaii: biological effects and opportunities for ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, **2**: 224-227.
- WATANABE, H. 1997. Estimation of arboreal and terrestrial arthropod densities in the forest canopy as measured by insecticide smoking. In: N. E. Stork, J. Adis & R. K. Didham (eds). *Canopy Arthropods*. pp. 551-561. London: Chapman & Hall.
- WINCHESTER, N. N. & V. BEHAN-PELLETIER 2003. Fauna of suspended soils in *Ongokea gore* tree in Gabon. In: Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller & R. L. Kitching (eds). *Arthropods of Tropical Forests*. Cambridge University Press. United Kingdom. 474 pp.
- WOLF, M. 2006. *Insectos de Colombia. Guía Básica de Familias. Laboratorio de Colecciones Entomológicas*. Universidad de Antioquia. Medellín. Colombia. Multimpresos. 460 pp.

ANEXO 1

Número de individuos de cada familia de artrópodos presente en el dosel de robleal de Bosque Macanal, indicando su correspondiente microhábitat y el método de colecta empleado.

Taxón	Nº individuos	Abundancia Relativa	Microhábitat	Método de Colecta
Coleoptera				
Alleculidae	8	0,3255	EA	TMD
Anobiidae	3	0,1221	EA	TMD - CM
Cantharidae	1	0,0407	EA	TMD
Carabidae	6	0,2441	EA - MLD - TDD - ED	TMD - EB - CM
Cerambycidae (adultos, pupas, larvas)	46	1,8714	EA - TDD	TMD - CM
Chrysomelidae	8	0,3255	EA - TDD	TMD - CM
Cleridae	2	0,0814	EA	TMD
Cucujidae	4	0,1627	EA	TMD
Curculionidae (adultos, larvas)	38	1,5460	EA - MLD - TDD - ED	TMD - EB - CM
Elateridae	3	0,1221	EA	TMD
Histeridae	2	0,0814	EA	TMD
Melolonthidae	7	0,2848	EA	TMD - CM
Mordellidae	2	0,0814	EA - TDD	TMD - CM
Nitidulidae	16	0,6509	EA - MLD	TMD - EB
Phengodidae	2	0,0814	EA	TMD
Pselaphidae	4	0,1627	EA	TMD
Rhizophagidae	31	1,2612	EA - MLD - TDD	TMD - EB - CM
Scolytidae	52	2,1155	EA - MLD - TDD	TMD - EB - CM
Staphylinidae (adultos, larvas)	35	1,4239	EA - MLD - TDD - ED	TMD - EB - CM
Tenebrionidae	7	0,2848	EA - MLD - TDD	TMD - EB - CM
Trogositidae	5	0,2034	EA - TDD	TMD - CM
Familia indet. 1	30	1,2205	EA - MLD - TDD	TMD - EB - CM
Familia indet. 2	13	0,5289	EA - MLD - TDD	TMD - EB - CM
Lepidoptera				
Gelechidae	166	6,7535	EA	TMD
Geometridae	2	0,0814	EA - ED	TMD - CM
Pyrilidae	13	0,5289	EA	TMD
Hymenoptera				
Braconidae	5	0,2034	EA	TMD
Ceraphronidae	4	0,1596	EA	TMD
Chalcidae	2	0,0798	EA	TMD
Cynipidae	1	0,0399	EA	TMD
Encyrtidae	2	0,0798	EA	TMD
Eulophidae	3	0,1197	EA	TMD
Eupelmidae	1	0,0399	EA	TMD
Figitidae	2	0,0798	EA	TMD
Formicidae	211	8,4164	TDD	TDD
Ichneumonidae	62	2,4731	EA	TMD
Mymaridae	1	0,0399	EA	TMD
Platygastridae	2	0,0798	EA	TMD
Proctopodidae	2	0,0798	EA	TMD
Pteromatidae	8	0,3191	EA	TMD
Scelionidae	4	0,1596	EA	TMD
Tenthrenidae	1	0,0399	EA	TMD
Vespidae (adultos, pupas)	9	0,3590	EA - ED	TMD - CM
Diptera				
Anisopodidae	1	0,0399	EA	TMD
Calliphoridae	9	0,3590	EA	TMD
Cecidomiidae	26	1,0371	EA	TMD
Chironomidae (adultos, larvas)	93	3,7096	EA - ED	TMD - CM
Chloropidae	1	0,0399	EA	TMD
Culicidae (adultos, larvas)	5	0,1994	EA - ED	TMD - CM
Dolichopodidae	11	0,4388	EA	TMD
Drosophilidae	3	0,1197	EA	TMD
Lauxaniidae	1	0,0399	EA	TMD
Micetophylidae	13	0,5185	EA	TMD
Muscidae	11	0,4388	EA	TMD
Phoridae	7	0,2792	EA	TMD
Pipunculidae	2	0,0798	EA	TMD
Psychodidae	4	0,1596	EA	TMD
Sarcophagidae	2	0,0798	EA	TMD
Sciaridae	21	0,8377	EA	TMD
Stratiomidae	2	0,0798	EA	TMD
Syrphidae (larvas)	23	0,9174	ED	ED
Tachinidae	4	0,1596	EA	TMD
Tephritidae	1	0,0399	EA	TMD
Tipulidae (larvas)	21	0,8377	ED	ED
Xylophagidae	2	0,0798	EA	TMD

Taxón	Nº individuos	Abundancia Relativa	Microhábitat	Método de Colecta
Homoptera				
Cicadellidae (adultos, ninfas)	27	1,0770	EA - MLD - ED	TMD - EB - ED
Cicadidae	1	0,0399	ED	CM
Aphiidae (ninfas)	2	0,0798	MLD	EB
Heteroptera				
Pentatomidae (adultos, ninfas)	6	0,2393	EA - ED	TMD - CM
Reduviidae	8	0,3191	EP	CM
Blattaria				
Blattellidae (adultos, ninfas)	13	0,5185	EA - ED	TMD - CM
Blattidae (adultos, ninfas)	43	1,7152	EA - MLD - TDD - ED	TMD - EB - CM
Collembola				
Entomobryidae	745	29,7168	EA - MLD - TDD - ED	TMD - EB - CM
Onychiuridae	97	3,8692	MLD	CM
Dermaptera				
Labiduridae	2	0,0798	TDD	CM
Pygidicranidae	2	0,0798	TDD	CM
Isoptera				
Kalotermitidae	1	0,0399	MLD	CM
Orthoptera				
Tettigonidae (ninfas)	3	0,1197	ED	CM
Embioptera				
Oligotomidae	3	0,1197	MLD - TDD	CM
Psocoptera				
Epipsocidae (adultos, ninfas)	60	2,3933	EA - MLD - ED	TMD - EB - CM
Phasmida				
Phasmatidae	1	0,0399	EA	TMD
Neuroptera				
Chrysopidae	1	0,0399	EA	CM
Araneae				
Amauridae	5	0,1994	TDD	CM
Anyphaenidae	20	0,7978	EA - MLD - TDD - ED	TMD - EB - CM
Araneidae	10	0,3989	MLD - TDD - ED	EB - CM
Caponidae	4	0,1596	MLD - TDD	CM
Dictynidae	1	0,0399	TDD	CM
Linyphiidae	1	0,0399	EA	TMD
Liocranidae	2	0,0798	ED	CM
Mimetidae	1	0,0399	ED	CM
Miturgidae	9	0,3590	EA	TMD
Pisauridae	1	0,0399	TDD	CM
Salticidae	6	0,2393	MLD - TDD - ED	EB - CM
Theridiidae	3	0,1197	TDD	CM
Thomisidae	1	0,0399	EA	TMD
Opiliona				
Phalangidae	7	0,2792	ED - MLD	CM
Pseudoscorpionida				
Pseudoscorpionida	12	0,4787	MLD - TDD	CM
Diplopoda				
Spirobolida	23	0,9174	MLD - TDD	CM
Chilopoda				
Scolopendromorpha	6	0,2393	MLD - TDD - ED	EB - CM
Acari				
Oribatida	212	8,4563	MLD - ED	CM
Otros artrópodos indeterminados				
Otros artrópodos indeterminados	30	1,1966	MLD - TDD - ED	CM
TOTAL	2458	100,00		

Microhábitat Asociado: EA = Estrato Aéreo; MLD = Musgo y Liquen en suelos suspendidos de Dose; TDD = Troncos en descomposición en el dose; EP = Epífitas de Dose.

Método de Colecta: TMD = Trampa Malaise de Dose (trampa aérea) EB = Embudo Berlesse; CM = Colecta manual.