

**FAUNA DE ESCARABAJOS  
(INSECTA: COLEOPTERA)  
DEL DOSEL DE ÁRBOLES TROPICALES  
CON DIFERENTES ESPECIES DE EPÍFITAS**

**HÉCTOR BARRIOS<sup>1,2</sup>, SABINE STUNTZ<sup>3</sup>, ULRICH SIMON<sup>4</sup>,  
y GERHARD ZOTZ<sup>5,6</sup>**

<sup>1</sup>Universidad de Panamá, Programa de Maestría en Entomología, Panamá. <sup>2</sup>McGill University, Department of Biology 1205, Canada H3A 1B1. <sup>3</sup>Lehrstuhl für Botanik II der Universität Würzburg, Julius-von-Sachs-Platz 3,97082 Würzburg, Germany. <sup>4</sup>Technische Universität München, Forstwissenschaftliche Fakultät, Am Hochanger 13, 85354 Freising, Germany. <sup>5</sup>AG Funktionelle Ökologie, Universität Oldenburg, 26111 Oldenburg, Germany. <sup>6</sup>Smithsonian Tropical Research Institute, Apdo 2072, Balboa, Panamá.

Correspondencia: Héctor Barrios, <sup>1</sup>Universidad de Panamá, Programa de Maestría en Entomología, Campus Central, Panamá. E-mail: hbarrios@ancon.up.ac.pa  
tel/fax(507) 264-5431; cel ph. 6613-5765.

**RESUMEN**

La influencia potencial de las epífitas de la copa de un árbol en la composición de la fauna de escarabajos fue estudiada durante un año en Panamá. Los escarabajos fueron colectados con varios tipos de trampas para insectos en 25 copas de árboles de *Annona glabra*. Los árboles del estudio fueron asignados a tres diversas categorías según su carga de epífitas, y a un grupo de control, libre de epífitas. Nosotros colectamos 7,681 especímenes de 352 morfospecies y 44 familias. La familia más numerosa y más rica en especies fue Curculionidae. En gran medida la especie más abundante fue un pequeño escarabajo (Curculionidae: Scolytinae) que contribuyó con 16% de todos los individuos. La proporción de especie raras fue relativamente baja (las únicas 10%, las dobles 30%). La riqueza y la abundancia de las especies no se diferencia-

ron perceptiblemente entre las cuatro categorías del árbol en estudio, ni presentaron una correlación con la biomasa de epífitas. Nosotros no hemos podido detectar diferencias en la composición de especies entre las categorías con los índices de Morisita-Horn y los análisis estadísticos realizados. La composición de los grupos tróficos fue notablemente similar a través de las categorías: los grupos tróficos más numerosos fueron xilófagos, depredadores y saprófagos, y el gremio más diverso fueron los escarabajos herbívoros. La abundancia de escarabajos herbívoros no fue correlacionada con la biomasa verde de las epífitas de su árbol huésped. Con frecuencia, las especies únicas contabilizaron casi la mitad de todas las especies (45-58%), aquí nosotros observamos solamente 10% de especies únicas. Una de las razones principales de estas diferencias es la duración de nuestro estudio (13 meses). Concluimos que las epífitas no ejercen una influencia ecológicamente significativa en la fauna de los escarabajos en las copas del árbol investigadas.

**PALABRAS CLAVES:** escarabajos, Coleoptera, BCI, epífitas, diversidad, estructura trófica.

## INTRODUCCIÓN

Los escarabajos son muy diversos tanto en su taxonomía como ecológicamente. Pueden ser encontrados en la mayoría de los hábitats y contribuir de forma importante con los grupos tróficos. Una abundancia de datos sobre diversidad de escarabajos del dosel, la composición de los grupos tróficos y la especificidad del hospedero se ha acumulado (Odegaard, 2000). Por éstas y otras razones, los escarabajos se han escogido en varias ocasiones como excelentes indicadores para una variedad de preguntas ecológicas (Lawton *et al.* 1998; Oliver & Beattie, 1996; Pearson & Cassola, 1992; Wagner, 2000). No nos sorprende que muchas de las estimaciones de la riqueza global de especies se basen en este grupo (Erwin, 1983; Odegaard, 2000, 2004; Novotny *et al.* 2002).

La mayoría 37-50% de los escarabajos arbóreos son fitófagos según informa Odegaard (2000). Muchos de los Coleoptera presentes en muestras del dosel son especialistas y no simplemente turistas (Hammond 1990, 1992, 1995; Stork 1987, 1988; Gaston *et al.* 1992). Muchas especies de escarabajos, en todos los estratos del bosque, son estrictamente especialistas de este hábitat (Köhler, 1996; Basset, 2001; Barrios, 2003).

También hay muchas especies extensamente distribuidas en el Neotrópico de Copelatinae (Dytiscidae), pero un grupo de especie se encuentran en epífitas

del dosel y se especializan en este hábitat (Kitching 2000; Greeney 2001; Balke *et al.* 2008). Las epífitas contribuyen substancialmente a la biomasa verde en el dosel de árboles tropicales, acercándose o aún excediendo a la biomasa de follaje del árbol huésped (Benzing, 1990). El helecho epifítico (*Asplenium nidus*) contribuye casi con una tonelada de masa seca por hectárea al dosel del valle de Danum (Ellwood, 2002). Las epífitas contribuyen también con una fuente de hojas nuevas más o menos de forma continua a través del año (Schmidt & Zotz, 2000; Zotz, 1998). Según observaciones de Odegaard (2000) las epífitas se han pasado por alto como huéspedes para los escarabajos arbóreos, aunque sean un componente importante de la flora tropical especialmente del dosel. Él estima un total de 10,000 especies de escarabajos fitófagos que se especializarían en epífitas. La herbivoría en epífitas sigue siendo un tema poco estudiado (Schmidt & Zotz, 2000). Los estudios sobre el efecto de herbívoros sobre epífitas son muy escasos (Lowman *et al.* 1996, Schmitdt & Zotz 2001). Sin embargo hay publicaciones recientes sobre la comunidad animal y la herbivoría asociada a las epífitas del dosel que indican que la presencia de epífitas influencia positivamente la abundancia y la diversidad de escarabajos en el dosel (Frank, 1999; Wittman, 2000; Winkler *et al.* 2005).

Aparte de contribuir con una biomasa verde, las epífitas son también capaces de aportar una gran cantidad de materia orgánica muerta (suelo suspendido) entre sus hojas y bases de la hoja (Nadkarni, 1994; Rodgers & Kitching, 1998; Richardson, 1999; Benzing, 2000). Los escarabajos Saprófagos pueden por lo tanto beneficiarse de este aumento en biomasa de la hojarasca. Las epífitas también aumentan la complejidad estructural del hábitat del dosel, que podría desempeñar un papel importante en la determinación de la diversidad y abundancia de artrópodos (Cherrett, 1964; Gunnarson 1990; Hatley & MacMahon, 1980; Lawton, 1986; Pianka, 1967; Ribeiro, 2003; Rypstra, 1983; Romero & Vasconcellos-Neto, 2005; Campos *et al.* 2006; Florian, *et al.* 2008). Ellwood y Foster (2004) han demostrado que hay casi tanta biomasa de invertebrados en un solo helecho como en el resto del dosel de ese árbol en la cual está creciendo. Finalmente, las epífitas moderan extremos climáticos en el dosel (Stuntz *et al.* 2002b). Así, la presencia de epífitas debe tener un impacto en las actividades de escarabajos durante la estación seca.

En un estudio anterior Stuntz *et al.* (2002a, 2003) proporcionaron evidencias donde las especies de epífitas, ofrecen características estructurales muy diversas, albergando faunas distintas de artrópodos. Los escarabajos contabilizaron el 10% de las especies de artrópodos, y no hubo casi traslape de especies entre

las tres taxa de epífitas estudiadas. Esto conllevó a proponer la hipótesis que dice que las comunidades de escarabajos de árboles con epífitas deben presentar una abundancia más alta y mayor diversidad de especies. Las epífitas representan un sistema interesante para estudiar factores que afectan la diversidad de los escarabajos. Además, si los artrópodos fitófagos se benefician de la fuente continua de las hojas nuevas y las flores, su abundancia pudo fluctuar menos en los árboles que presentaron epífitas comparados con los árboles desprovistos de ellas.

Aquí examinamos las copas enteras de los árboles para entender cómo la relación entre las epífitas y los escarabajos podría extrapolarse a todo el dosel. Nuestra hipótesis específica es que los árboles con una carga más baja de epífitas albergará una fauna menos diversa y depauperada de escarabajos comparada con los árboles con una carga alta de epífitas.

## MÉTODOS

### *Sitio del estudio*

El estudio fue conducido en el bosque húmedo tropical del Monumento Nacional de Barro Colorado (MNBC, 9°10' N, 79°51' W) en Panamá. El área recibe aproximadamente 2,600 milímetros de precipitación anual con una estación seca pronunciada a partir de la segunda mitad de diciembre hasta abril. Descripciones detalladas del clima, de la vegetación y de la ecología se pueden encontrar en Croat (1978), Leigh *et al.* (1982) y Windsor (1990).

### *Árboles y epífitas del estudio*

El árbol elegido como huésped de las epífitas fue *Annona glabra* L., el cual crece en forma abundante a lo largo de la orilla del lago Gatún. Este árbol es dominado a menudo por una sola especie de epífita (Zotz *et al.* 1999), permitiendo elegir así categorías del árbol huésped con complejos diferentes de epífitas. A pesar de su altura algo pequeña (altura promedio de los árboles en el estudio 4.9 m  $\pm$  0.9 SD, n = 25), las condiciones climáticas en la copa del árbol son algo similares al dosel superior del bosque (Zotz *et al.* 1999) debido a su exposición al sol y al viento a lo largo de la orilla.

Definimos cuatro categorías distintas del árbol huésped con una carga cada vez mayor del tamaño de la epífita: 1) árboles sin epífitas como grupo de control, 2)

árboles con la orquídea *Dimerandra emarginata* (G. Meyer) Höhne, considerado como el menor tamaño, 3) árboles dominados por la bromelia *Tillandsia fasciculata* var. *fasciculata* Sw de tamaño intermedio y 4) árboles con la bromelia *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal considerado el mayor tamaño. De cada uno de estas categorías (árboles n=25), hemos seleccionado siete árboles (excepto *Tillandsia*) distribuidos en siete sitios en MNBC. Sin embargo, los árboles huéspedes de *Tillandsia* fueron encontrados solamente en la proximidad de cuatro de nuestros siete sitios de estudios, y muestreamos esos cuatro árboles solamente cuando se esperaba que la abundancia de artrópodos fuera alta. Una descripción más detallada de las epífitas y el protocolo del muestreo se pueden encontrar en Stuntz *et al.* (1999, 2002a, 2002b). Posteriormente, nos referiremos a la especie de epífitas tan solo por el nombre del género. Para poder explicar la heterogeneidad espacial a través de los sitios de muestreo, elegimos los sitios en donde pudimos encontrar los árboles de todas las categorías en vecindad cercana.

#### *Colecta y procesamiento de los escarabajos*

Los escarabajos fueron colectados con tres tipos de trampas: trampas de intercepción del vuelo, trampas de rama y trampas de color amarillo, que permanecieron en las copas de los árboles por un año entero, a excepción de las trampas en los árboles con *Tillandsia* las cuales fueron removidas durante la segunda mitad de la estación lluviosa, es decir de julio a noviembre de 1998. Los insectos voladores fueron atrapados por las trampas combinadas de intercepción (dos por cada árbol). La parte central de las trampas de intercepción de vuelo consiste en dos paneles de plexiglás transparentes en forma de cruz, los embudos sobre y debajo del plexiglás son de un plástico más oscuro, cada uno de estos embudos conduce a un recipiente de colecta. El tamaño de la trampa es 30x80 cm., correspondiendo a nuestras copas algo pequeñas del árbol. También los insectos voladores fueron capturados por las trampas de color amarillo (una por cada árbol). Las trampas amarillas estuvieron hechas por un cubo plástico (diámetro 15 cm. y altura 20 cm.), portando un techo de aluminio. Los insectos que se desplazaban sobre la corteza del árbol fueron capturados con trampas de rama (dos por cada árbol) y trampas "pit fall" arbóreas (una por árbol). La trampa de rama (Koponen *et al.* 1997) es hecha por un tubo plástico alrededor de la rama y de un embudo de plástico más oscuro debajo de la rama, el cual conduce a un recipiente de colecta. La trampa "pit fall" arbórea fue hecha con ayuda de la mitad de un tubo de PVC el cual sostiene una bolsa de plástico, que se sostiene contra el tronco (diámetro 8 cm.). Una solución de sulfato de cobre al 1% se utilizó como líquido preservante. Las trampas fueron servidas una vez cada dos

semanas y los insectos transferidos a etanol al 70%. Todas las trampas se ilustran y se describen en Stuntz *et al.* (1999). Los escarabajos fueron contados y separados del resto de la colecta con la ayuda de asistentes entrenados, después asignados a morfoespecies (a las cuales posteriormente nos referiremos como especies) basados en morfología externa.

### **Grupos tróficos**

Posteriormente, asignamos las especies a los grupos tróficos, principalmente siguiendo la clasificación de Stork 1987; Hammond 1990, 1994; Hammond *et al.* 1996; Didham *et al.* 1998a. Donde es conocida solamente la biología alimenticia para la familia todas las especies fueron asignadas a ese grupo trófico. Para las especies de Elateridae fue imposible determinar exactamente los grupos tróficos, así que las especies fueron asignadas proporcionalmente y al azar a los grupos tróficos como lo ha sugerido Didham *et al.* (1998b). Una colección de referencia con los testigos de todas las especies se guarda en el programa de Entomología de la Universidad de Panamá.

### **Biomasa de las epífitas y fenología del árbol**

Estimábamos la biomasa de las epífitas en el árbol huésped midiendo la longitud máxima de la hoja de cada bromelia en este árbol o, la longitud del último vástago de cada orquídea respectivamente. Estos parámetros están firmemente correlacionados al peso seco de la planta Schmidt & Zotz, (2001), y permite calcular la biomasa de una forma no destructiva para la carga entera de las epífitas del árbol huésped. Registramos el estado fenológico de los árboles huéspedes cada dos semanas. La producción de hojas nuevas fue observada y anotada en una escala de cero a tres (0 sin hojas nuevas /flores/frutas; 1 muy pocas; 2 obviamente presentes y 3 muchas). Los datos sobre la fenología del árbol huésped se presentan más detalladamente en Stuntz *et al.* (2002a).

### **Análisis de las muestras**

Comparamos la fauna de Coleoptera durante un año de muestreo en las cuatro categorías del árbol con el análisis de variación unidireccional (ANOVA) para ver el comportamiento de los datos durante el año entero y además se determinó a través de medidas múltiples ANOVA (ANOVAR) la variación temporal. Antes de los análisis, estimamos el patrón (*skewness*) de los datos como prueba para la asunción de la normalidad usando el valor  $d_r$  (*skewness*).

Las variables dependientes consideradas para el ANOVA fueron: el número total de familias, especie y de individuos muestreados en cada árbol. Estas variables fueron obtenidas agregando los datos de los 27 episodios de muestreo. Para caracterizar los árboles huéspedes, también analizamos el área total de las hojas de cada árbol, el área total de las hojas de las epífitas por árbol y el peso seco de las epífitas. Las variables independientes fueron las cuatro categorías de las epífitas definidas arriba. También se han corrido dos ANOVA con medidas múltiples para probar las diferencias potenciales en el número de especie y de individuos en el tiempo, es decir por árbol y por fecha. La colecta de insectos se realizó durante aproximadamente 13 meses con dos muestras cada mes. Para reducir el número de variables dependientes analizábamos los datos con una muestra por mes en vez de dos con ANOVAR que debe ser suficiente para identificar la variabilidad temporal. El ANOVAR fue ejecutado tomando en consideración cualquiera de las tres categorías de cargas de las epífitas: control, *Dimerandra* y *Vriesea* y 10 episodios de muestreo para cuatro categorías de cargas de las epífitas, incluyendo también *Tillandsia* con 13 períodos de muestreo. En este análisis, las variables dependientes fueron el número de especie o individuos presentes en cada árbol y en cada episodio del muestreo.

El ANOVAR fue realizado como una medida para la diversidad alfa ( $\alpha$ ) se utilizó la riqueza de especies, es decir el número absoluto de especies que fueron encontradas en una unidad de muestreo (dos semanas de colecta con 3 tipos de trampas). Con el programa Esimates se calculó el índice del Morisita-Horn como medida de la diversidad ( $\beta$ ) (Magurran, 1988). Dos conjuntos de datos fueron utilizados para las comparaciones entre categorías, ya que las trampas en los árboles de *Tillandsia* fueron retirados durante la segunda mitad de la estación de lluviosa. Cuando el período de muestreo entero de trece meses era incluido, comparamos solamente las categorías 1, 2 y 4, cuando las cuatro categorías fueron consideradas, analizábamos datos de ocho meses con las trampas activas en todos los árboles. El análisis estadístico fue hecho con SYSTAT 10.2 (SYSTAT SOFTWARE INC. 2002).

## RESULTADOS

### Composición general de la fauna de escarabajos

Se han colectado 7,681 especímenes de escarabajos distribuidos en 352 especies, 44 familias (cuadro 1, y 2). En promedio, colectamos 720 individuos cada dos semanas (rango 337-1156). La producción media anual por árbol fue de

330 especímenes de escarabajos pertenecientes a 72 especies (valores promedios,  $n=21$ ). Como se esperaba, los escarabajos exhibieron evidente fluctuación estacional en la abundancia (fig. 1). Presentaron un pico poco después del principio del período de colecta, que coincidió con el principio de la estación lluviosa (mayo y junio) de 1998, lo que representó casi un tercio del material colectado durante el año entero (27%). El diez por ciento de la especie fueron únicas (*singletons*), y casi un tercio (30%) presentaron dos individuos (*doubletons*), donde la mayoría de estas últimas (81%) fueron muestreadas en pares en una sola ocasión. Varias especies de escarabajos se presentaron de forma muy abundante en los árboles muestreados y distribuidas uniformemente. El cuadro 3 ilustra claramente las especies altamente abundantes; aunque solamente un quinto de las especies fueran encontradas en cada uno de las cuatro categorías, las cuales representaron a la gran mayoría de los especímenes (82%). Las 20 especies más abundantes (50 individuos o más) fueron colectadas en los árboles estudiados de todas las categorías. Noventa y cuatro especies (27% de todas las especies) estuvieron representadas por diez individuos o más, alcanzando un total de 89% de todos los especímenes. Las cinco especies más abundantes pertenecen a las siguientes taxa: la subfamilia Scolytinae, las familias Staphylinidae, Anthicidae, Alleculidae y Buprestidae contribuyendo con el 44% del número total de individuos (cuadro 1, 2). Un pequeño escarabajo de la subfamilia Scolytinae fue en gran medida la especie más abundante con 1,258 individuos. Las familias más diversas fueron: Curculionidae (45 especies, sin los Scolytinae), Chrysomelidae (31) y Cerambycidae (29). Los taxa más abundantes fueron: Scolytinae (1,298), seguido por Staphylinidae (1,116) y Anthicidae (1,073) (cuadro 2).

### **Composición Faunística de árboles con diversa carga de epífitas diversidad alfa**

La carga de epífitas de los árboles en estudio varió considerablemente: la biomasa total de las epífitas fue perceptiblemente diferente entre las categorías y osciló entre 90 y 3,900 g. de peso seco (Stuntz *et al.* 2003). El número total de individuos y de especies de escarabajo en los árboles del estudio no se diferenció de forma perceptible a través de las categorías de árboles (ANOVA,  $p > 0.1$ ). Éste también fue el caso al analizar las familias de escarabajos por separado. En vista que las fluctuaciones estacionales en abundancia de los escarabajos fueron altas, decidimos analizar las muestras con un ANOVA de medidas múltiples. Los resultados confirmaron un efecto significativo de la estacionalidad, mientras que ni el número ni la abundancia de las especies variaron con la categoría del árbol ( $p > 0.1$ ).



También examinamos si la composición faunística estaba correlacionada con la biomasa de las epífitas, independientemente de la asignación de la categoría, pero éste no fue el caso. Ni la riqueza ni la abundancia de las especies de escarabajos fue correlacionada con la cantidad de epífitas en un árbol (ANOVAR,  $p > 0.1$ ). De hecho, el número más elevado de especies por árbol (75) fue encontrado en un árbol con la biomasa más baja de epífitas.

### **diversidad beta**

Para investigar si la composición faunística de escarabajos en las cuatro categorías de árboles con su respectiva epífita se diferenció en su composición de especie, analizamos el índice de Morisita-Horn para las comunidades de escarabajos de las cuatro categorías como medida de semejanza faunística. Los valores ocuparon una gama de 0.49 a 0.82 a través de las categorías. La semejanza más grande ocurrió entre los árboles de *Tillandsia* y los árboles con *Vriesea* (Morisita-Horn = 0.82), y la semejanza más baja entre los árboles de control y los árboles con *Tillandsia* (Morisita-Horn = 0.49). También se hizo un análisis de escala de dos dimensiones basado en las desemejanzas (1-Sorensen) entre todos los árboles del estudio, pero no hubo agrupamiento de las categorías de los árboles.

Los escarabajos fitófagos deben estar más ligados a su árbol hospedero y a sus epífitas que otros grupos tróficos que no dependen de la biomasa verde para la nutrición. Por lo tanto corrimos análisis en dos escalas restringidos a la composición de los escarabajos herbívoros. Los resultados no se diferenciaron del resultado del análisis cuando se tomó en cuenta la fauna entera de los escarabajos. Una vez más no encontramos ninguna asociación obvia correspondiente a las categorías de los árboles en estudio.

En el cuadro 3 se aprecia la distribución de las especies y de individuos a través de las cuatro categorías. Casi la mitad de todas las especies ocurre en solamente una de las cuatro categorías, y la proporción de individuos únicos llega a ser del 10% (cuadro 1).

### **Composición de los grupos tróficos**

Para probar si la composición de escarabajos se diferenciaba en cuanto a los grupos tróficos, asignamos las familias a seis diferentes grupos tróficos: herbívoros, depredadores, saprófagos, micetofagos, xilófagos, xylemicetofagos (cua-

dro 2). La composición de los grupos tróficos no se diferenció entre las cuatro categorías de árboles. La composición de los grupos tróficos no mostró ninguna diferencia significativa. También demostramos que las faunas de las cuatro categorías de los árboles no se diferenciaron de forma evidente al nivel taxonómico.

Las proporciones de individuos en los diversos grupos tróficos fueron altas en los saprófagos, depredadores, herbívoros y bajas en los xilófagos, los micetofagos y los xylemicetofagos (fig. 2a). La mayoría de los especímenes pertenecen a dos taxa muy abundantes, Scolytinae y Alleculidae. La mayoría de la riqueza de las especies dentro de los grupos tróficos fueron: los saprófagos, siguiéndoles los depredadores y los fitófagos. Los micetofagos, xilófagos, xylemicetofagos tenía la riqueza más baja de las especies de todos los gremios.

### **Escarabajos Herbívoros**

Probamos si los escarabajos herbívoros respondieron con mayor diversidad y abundancia al aumento de la biomasa de las epífitas de los árboles huéspedes. Éste no fue el caso; la riqueza de las especies y la abundancia de familias de escarabajos herbívoros fueron independientes de la biomasa de las epífitas (Spearman-Rank-correlation;  $p > 0.1$ ). También observamos la producción de hojas nuevas en los árboles huéspedes. La fig. 1 exhibe la fenología de la planta huésped en nuestro estudio. Hay un pico de la nueva producción de hojas al principio del período de estudio (abril-mayo 1998), con tres picos adicionales en el período de muestreo restante. La abundancia de escarabajos del grupo de los herbívoros no demostró ninguna correlación constante con estos picos.

## **DISCUSIÓN**

### **Semejanza faunística entre árboles**

Al contrario de nuestra hipótesis la fauna de escarabajos de las 25 copas de árboles fue absolutamente similar sin el efecto obvio de la flora de las epífitas que las acompañaban. Ni la presencia de epífitas ni su abundancia relativa o biomasa llevó a cualquier diferencia faunística significativa. La composición de los escarabajos fue absolutamente similar con respecto a las medidas de diversidad alfa ( $\alpha$ ), diversidad beta ( $\beta$ ) y de composición de grupos tróficos, a excepción de los escarabajos herbívoros (fig. 2). Así mismo no respondieron con un aumento de la riqueza de las especies o de la abundancia al aumentar la biomasa de las epífitas (cuadro 4). Estas semejanzas faunísticas también han sido repor-

tadas por Wittman (2000) en los estudios con especie de bromelias en Perú. Ella encontró que ni los Coleoptera o los insectos en general no aumentan la abundancia cuando el número de hojas de las bromelias aumenta.

Muchos otros estudios sobre la composición de los insectos tropicales ya sea en el sotobosque (Didham *et al.* 1998a; Novotny & Basset, 2000) y en el dosel (Horstmann *et al.* 1999) encontraron una proporción muy grande de especies raras. Con frecuencia, las especies únicas componen aproximadamente la mitad de todas las especies 58% (Morse *et al.* 1988), 48% (Allison *et al.* 1997), 45% (Novotny, 1993), 45% (Didham *et al.* 1998a). Aquí observamos solamente 10% de especies únicas (cuadro 1) lo cual contrasta con los trabajos anteriores. Una de las razones principales de este fenómeno son las diferencias en la duración de nuestro estudio. Prolongado el tiempo de muestreo debe disminuir el número de especies únicas. Constante con esta noción, la proporción de especies únicas y las dobles en los ocho meses de muestreo es más alta que durante el año entero (cuadro 1). Por otra parte, la mayor parte de las especies dobles fueron capturadas como un par en una sola trampa. Así, al agregar las especies únicas y dobles alcanzamos un total de cerca de 40% de especies "raras", que es más constante con resultados anteriores, aunque aún en el extremo inferior de resultados publicados.

Nos sentimos confiados que hay un efecto ecológico de las epífitas sobre la fauna arbórea de los artrópodos en nuestros árboles de estudio. Stuntz *et al.* (2002a, 2003) han encontrado diferencias en la composición de las especies y/o de los grupos tróficos. Estos autores han encontrado evidencia donde las especies de epífitas ofrecen características estructurales muy diversas, y abrigan faunas evidentemente distintas de artrópodos en los mismos árboles de nuestro estudio. También Ellwood (2002), Ellwood *et al.* (2004), en estudios similares usando otras especies de epífitas del dosel, encontraron una correlación positiva entre los artrópodos cuando el tamaño y peso de las epífitas aumenta.

### **Herbivoría**

La mayoría de los herbívoros prefieren hojas jóvenes para su dieta (Aide, 1993; Basset, 1991; Coley, 1983). La mayor parte de los insectos fitófagos colectados en el dosel del bosque tropical no están asociados a esa planta huésped en particular, la mayor parte de ellos se colectan por casualidad. Sobre un total de 50 especies de escarabajos que fueron colectados en *Pourouma bicolor*, solamente 30 especies (60%) de estos escarabajos fueron confirmados como herbívoros

en esta planta huésped particular (Basset, 2001). Resultados similares han sido encontrados por (Barrios, 2003) en la especie *Castilla elastica* donde solamente 50% de la especie pudieron asociarse directamente a esa planta. Los escarabajos fitófagos en las copas de los árboles en estudio son probablemente especies turistas (turistas *sensu* Moran & Southwood 1982) más que asociadas al árbol huésped o a sus epífitas. Esta interpretación es constante con nuestros resultados. En primer lugar, la abundancia de los herbívoros fue enteramente independiente de la biomasa verde de las epífitas, y en segundo lugar, no había aumento en la riqueza de las especies o la abundancia de escarabajos de los herbívoros en árboles con las epífitas o sin ellas.

Durante el período del estudio, nunca observamos escarabajos consumiendo las hojas de las epífitas, pero con frecuencia en las hojas de *Annona*. La especificidad del huésped es uno de los rasgos relevantes en tales comparaciones, puesto que los patrones del uso del huésped determinan la abundancia y la dinámica de los recursos disponibles para la especie herbívora. Schmidt y Zotz (2000), en un estudio de herbivoría en epífitas de la especie *Vriesea sanguinolenta*, han encontrado que el 95% del daño de las hojas por insectos herbívoros se podría atribuir a una sola especie de Lepidoptera, las larvas de *Napaea eucharilla* (Riodinidae). No hay información relevante disponible para *Tillandsia fasciculata*, aunque observáramos raros ataques de los minadores de hojas. Zotz (1998) registró solamente tres plantas de *Dimerandra emarginata* de un total de 300 que han sido atacadas por una larva de Lepidoptera (*Cremna thasus Stichel*). Estas observaciones respecto a nuestras epífitas del estudio y estudios anteriores de herbivoría en las epífitas (Dejean *et al.* 1992; García-Franco & Rico-Gray, 1992; Koptur *et al.* 1998; Rauh, 1990) indica que la mayoría de insectos que se alimentan del follaje no pertenecen a los Coleoptera.

## CONCLUSIONES

Examinamos las copas enteras de árboles para entender cómo se relacionan la carga de epífitas que poseen los árboles y la diversidad de escarabajos. Nuestros resultados sugieren que no hay tal efecto en absoluto, o que es demasiado sutil para poder ser detectado a pesar que nuestro diseño del estudio se han controlado otras condiciones ambientales tanto cuanto fue posible. Los resultados obtenidos pudieran ser un efecto de la poca altura de los árboles y del dosel parcialmente abierto, y además de la falta de sombra del dosel. Esta clase particular de hábitat compartida por el árbol en estudio es similar a un bosque secundario donde las características son más simples que en un bosque primario

donde la estructura es más compleja. Posiblemente, todas estas características comunes de los árboles en estudio con respecto a sus parámetros ambientales e intrínsecos son parcialmente responsables de la semejanza de las faunas de los escarabajos. También, sugerimos que esto se debe al gran número de los insectos turistas que se encuentran constantemente en muchos estudios, por ejemplo, en muchos herbívoros encontrados en un lugar particular no se alimentan en esas mismas plantas. Este resultado negativo no impide la posibilidad que diversas especies de epífitas influyan la composición de artrópodos en su árbol huésped, como lo han mostrado otros autores en otros estudios en otras condiciones.

## SUMMARY

### **BEETLE FAUNA OF TROPICAL TREES CROWNS WITH DIFFERENT SPECIES OF EPIPHYTES.**

The potential influence of a tree crown's epiphyte assemblage on its beetle fauna was studied a one-year-survey in lowland Panama. Beetles were collected with various types of insect traps in 25 tree crowns of *Annona glabra*. The study trees were assigned to three different categories according to their epiphyte load, and to an epiphyte-free control group. We collected 7,681 specimens of 352 morphospecies and 44 families. The most numerous and species-rich family were the Curculionidae. By far the most abundant species was a small bark beetle (Curculionidae: Scolytinae) which alone contributed 16% of all individuals. The proportion of rare species was relatively low (10% singletons, 30% doubletons). Species richness and abundance did not differ significantly between the four tree categories, nor did they correlate with epiphyte biomass. We could not detect differences in species composition between categories by Morisita-Horn indices and two-dimensional scaling analyses. The guild composition was remarkably similar across categories: the most numerous guilds were xylophages, predators and scavengers, and the most diverse guild was herbivorous beetles. The abundance of herbivorous beetles was not correlated with the green epiphyte biomass of its host tree. Frequently, singletons accounted for approximately half of all species (45-58%), here we observed only 10% of singletons. One of the main reasons for these differences is the duration of our study (13 months). We conclude that epiphytes do not exert an ecologically significant influence on the beetle fauna in the investigated tree crowns.

## KEY WORDS

Beetle, Coleoptera, epiphytes, diversity, trophic structure.

## AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Enrique Medianero y Anayansi Valderrama por su ayuda con la identificación y el montaje de los especímenes. También estamos muy agradecidos con Don Windsor, Annette Aiello e Yves Basset, del Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian, que han dado valiosos consejos durante todo el desarrollo del trabajo. Los consejos y la ayuda extraordinaria con el análisis estadístico fueron proporcionados por Catherine Potvin. Este estudio fue financiado por el Servicio de Intercambio Académico Alemán (DAAD), la Fundación Europea de la Ciencia (ESF) y el Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG-Graduiertenkolleg en el departamento de botánica, Universität Würzburg).

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIDE, T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. **Ecology**, 74, 455-466.
- ALLISON, A., SAMUELSON, G. A. & MILLER, S. E. 1997. Patterns of beetle species diversity in *Castanopsis acuminatissima* (Fagaceae) trees studied with canopy fogging in mid-montane New Guinea rainforest. In **Canopy Arthropods**, ed. Stork, N. E., Adis, J. & Didham, R. K., pp. 224-236. London: Chapman & Hall.
- BALKE, M., GÓMEZ-ZURITA, J., RIBERA, I., VILORIA, A., ZILLIKENS, A., STEINER, J., GARCÍA, M. & VOGLER, A.P. 2008. Ancient associations of aquatic beetles and tank bromeliads in the Neotropical forest canopy. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA** (PNAS) 105, 6356-6361.
- BARRIOS, H. 2003. Insects herbivores feeding on conspecific seedlings and trees. In: **Arthropods of tropical forests - spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy**, eds. Y. Basset, V. Novotny, S.E. Miller & R.L. Kitching. pp. 282-290. Cambridge University Press, Cambridge.
- BASSET, Y. 1991. The seasonality of arboreal arthropods foraging within an Australia rainforest tree. **Ecological Entomology**, 16, 265-278.
- BASSET, Y., 2001. Communities of insect herbivores foraging on mature trees vs. seedlings of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. **Oecologia**, 129, 253-260.

- BENZING, D. H. 1990. **Vascular Epiphytes**. Cambridge: Cambridge University Press, 152 pp.
- BENZING, D. H. 2000. **Bromeliads - Profile of an adaptive radiation**. Cambridge: Cambridge University Press, 690 pp.
- CAMPOS, R. I, VASCONCELOS, H. L., RIBEIRO, S.P, NEVES, F.S., & SOARES, J.P. 2006. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. **Ecography**, 29, 442-450.
- CHERRETT, M. 1964. The distribution of spiders on the Moor House National Nature Reserve, Westmoreland. **Journal of Animal Ecology**, 67, 27-48.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological Monographs**, 53, 209-233.
- CROAT, T. B. 1978. **Flora of Barro Colorado Island**. Stanford: Stanford California Press, 943p.
- DEJEAN, A., OLMSTED, I. & CAMAL, J. F. 1992. Interaction between *Atta cephalotes* and arboreal ants in the Biosphere Reserve Sian Ka'an (Quintana Roo, Mexico): efficient protection of the trees (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, 20, 57-76.
- DIDHAM, R. K., HAMMOND, P. M., LAWTON, J. H., EGGLETON, P. & STORK, N. E. 1998a. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. **Ecological Monographs**, 68, 295-323.
- DIDHAM, R. K., LAWTON, J. H., HAMMOND, P. M., EGGLETON, P. 1998b. Trophic Structure Stability and Extinction Dynamics of Beetles (Coleoptera) in Tropical Forest Fragments. **Philosophical Transactions: Biological Sciences**, 353, 437-451.
- ERWIN, T. L. 1983. Tropical forest canopies: the last biotic frontier. **Bulletin of the Entomologic Society of America**, 29, 14-19.
- ELLWOOD M. D. 2002. Canopy ferns in lowland dipterocarp forest support a prolific abundance of ants, termites, and other invertebrates. **Biotropica** 34(4):575-583.
- ELLWOOD, M. D. & FOSTER W. A. 2004. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. **Nature**, 429: 549-551.
- FLORIAN, E., HARVEY, C.A., FINEGAN, B., BENJAMIN, T. & SOTO, G. 2008. The effect of structural complexity and landscape context in the avifauna of coffee agroforestry systems. **Ornitología Neotropical**, 19: 541-548.
- FRANK, J. H. 1999. Bromeliad-eating weevils. **Selbyana**, 20: 40-48.

- GARCÍA-FRANCO, J. G. & RICO-GRAY, V. 1992. Frequency of galls in the roots of *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae) in a tropical dry forest in the state of Veracruz, Mexico. **Selbyana**, 13: 57-61.
- GASTON, K.J, WARREN, P.H, HAMMOND, P.M. 1992. Predator - Non-Predator Ratios In Beetle Assemblages. **Oecologia**, 90(3): 417-421.
- GREENEY, H.F. 2001. The insects of plant-held waters: A review and bibliography. **Journal of Tropical Ecology**, 17: 241-260.
- GUNNARSON, B. 1990. Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. **Journal of Animal Ecology**, 59: 743-752.
- HATLEY, C. & MACMAHON, J. A. 1980. Spider community organization: seasonal variation and the role of vegetation architecture. **Environmental Entomology**. 9: 632-639.
- 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 Forests of South East Asia** (Wallacea) (eds WJ Knight & JD Holloway), pp. 197-254. The Royal Entomological Society of London, UK.
- HAMMOND, P.M. 1992. Species inventory. In: B. Groombridge (ed.), **Global Biodiversity: status of the Earth's living resources**, pp. 17-39. Chapman and Hall, London, UK.
- HAMMOND, P. M. 1994. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, London B 345: 119-136.
- HAMMOND, P.M. 1995. The current magnitude of biodiversity. In: V.H. Heywood (ed.), **Global Biodiversity Assessment**, pp. 113-138. Cambridge University Press, Cambridge.
- HAMMOND, P.M.; KITCHING, R.L.; STORK, N.E. 1996. The Composition and Richness of the Tree-Crown Coleoptera Assemblage in an Australian Subtropical Forest. **Ecotropica**, 2: 99-108.
- HORSTMANN, K., FLOREN, A. & LINSENMAIR, K. E. 1999. High species richness of Ichneumonidae (Hymenoptera) from the canopy of a Malaysian rain forest. **Ecotropica**, 5: 1-12.
- KITCHING, R. L. 2000. **Food Webs and Container Habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmata** (Cambridge Univ Press, New York), 431p.



- KÖHLER, F. 1996. **Käferfauna in Naturwaldzellen und Wirtschaftswald. Recklingshausen: Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen**, 283p.
- KOPONEN S., RINNE V., CLAYHILLS T. 1997. Arthropods on oak branches in SW Finland, collected by a new trap type. **Entomologica Fennica**, 8: 177-183.
- KOPTUR, S., RICO-GRAY, V. & PALACIOS-RIOS, M. 1998. Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in central Mexico. **American Journal of Botany**, 85: 736-739.
- LAWTON, J. H. 1986. Surface availability and community structure: the effects of architecture and fractal dimension of plants. Pp. 317-331 in Juniper, B. E. & Southwood, T. R. E. (eds). **Insects and the plant surface**. Edward Arnold, London.
- LAWTON, J. H., BIGNELL, D. E., BOLTON, B., BIOEMERS, G. F., EGGLETON, P., HAMMOND, P. M., HODDA, M., HOLT, R. D., LARSEN, T. B., MAWDSLEY, N. A., STORK, N. E., SRIVASTAVA, D. S. & WATT, A. D. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. **Nature**, 391: 72-76.
- LEIGH, E. G. JR., RAND, A. S. & WINDSOR, D. M. 1982. **The Ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes**. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press, 546p.
- LOWMAN, M.D. P. WITTMAN, & D. MURRAY. 1996). Herbivory in a bromeliad of the Peruvian rain forest canopy. **Journal of the Bromeliad Society**, 46: 52-55
- MAGURRAN, A. 1988. **Ecological diversity and its measurement**. Princeton: Princeton University Press, 185p.
- MORAN, V. C. & SOUTHWOOD, T. R. E. 1982. The guild composition of arthropod communities in trees. **Journal of Animal Ecology**. 51:289-306.
- MORSE, D. R., STORK, N. E. & LAWTON, J. H. 1988. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. **Ecological Entomology**, 13: 25-37.
- NADKARNI, N. M. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. **American Zoologist**, 34:70-78.
- NOVOTNY, V. 1993. Spatial and temporal components of species diversity in Auchenorrhyncha (Insecta: Hemiptera) communities of Indochinese montane rain forests. **Journal of Tropical Ecology**, 9: 93-100.
- NOVOTNY, V. & BASSET, Y. 2000. Ecological characteristics of rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. **Oikos**, 89: 564-572..

- NOVOTNY, V., BASSET, Y., MILLER, S. E., WEIBLEN, G. D., BREMER, B., CIZEK, L. & DROZD, P. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. **Nature**, 416: 841-844.
- ODEGAARD, F. 2000. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. **Biological Journal of the Linnean Society**, 71: 583-597.
- ODEGAARD, F. 2004. Species richness of phytophagous beetles in the tropical tree *Brosimum utile* (Moraceae): the effects of sampling strategy and the problem of tourists. **Ecological Entomology**, 29: 76-88
- OLIVER, I. & BEATTIE, A. J. 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. **Ecological Applications**, 6: 594-607.
- PEARSON, L. D. & CASSOLA, F. 1992. World-wide species richness patterns of Tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. **Conservation Biology**, 6: 376-391.
- PIANKA, E. R. 1967. On lizard species diversity: North American flat land deserts. **Ecology**, 48: 333-351.
- RAUH, W. 1990. **Bromelien**. Stuttgart: Ulmer, 458p.
- RIBEIRO, S. P. 2003. Insect herbivores in the canopies of savannas and rainforests. In: **Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy**. ed. Basset, Y., Novotny, V., Miller, S. E. & Kitching, R., pp. 348-359. Cambridge: Cambridge University Press.
- RICHARDSON, B. A. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. **Biotropica**, 31: 321-336.
- RODGERS, D. J. & KITCHING, R. L. 1998. Vertical stratification of rainforest collembolan (Collembola: Insecta) assemblages: description of ecological patterns and hypotheses concerning their generation. **Ecography**, 21: 392-400.
- ROMERO, G. Q. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2005. The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). **Journal of Animal Ecology**, 74: 12-21.
- RYPSTRA, A. L. 1983). The importance of food and space in limiting web-spider densities, a test using field enclosures. **Oecologia**, 59: 312-316.
- SCHMIDT, G. & ZOTZ, G. 2000. Herbivory in the epiphyte, *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal (Bromeliaceae). **Journal of Tropical Ecology**, 16: 829-839.

- SCHMIDT, G. & ZOTZ, G. 2001. Ecophysiological consequences of differences in plant size - in situ carbon gain and water relations of the epiphytic bromeliad, *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal. **Plant, Cell and Environment**, 24: 101-112.
- STORK, N. E. 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. **Ecological Entomology**, 12: 69-80.
- STORK, N. E. 1988. Insect Diversity - Facts, Fiction And Speculation. **Biological Journal of The Linnean Society**, 35(4): 321-337.
- STUNTZ, S., SIMON, U. & ZOTZ, G. 1999. Assessing potential influences of vascular epiphytes on arthropod diversity in tropical tree crowns. **Selbyana**, 20: 276-283.
- STUNTZ, S., ZIEGLER, C., SIMON, U. & ZOTZ, G. 2002a. Structure and diversity of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in Central Panama. **Journal of Tropical Ecology**, 18: 161-176.
- STUNTZ, S., SIMON, U., ZOTZ, G. 2002b. Rainforest air-conditioning: the moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. **International Journal of Biometeorology**, 46: 53-59.
- STUNTZ, S., SIMON, U. & ZOTZ, G. 2003. Seasonality and abundance of arthropods in tree crowns with different epiphyte loads. In **Arthropods of tropical forests - spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy**, ed. Basset, Y., Novotny, V., Miller, S. E. & Kitching, R., pp. 195-200. Cambridge: Cambridge University Press
- WAGNER, T. 2000. Influence of Forest Type and Tree Species on Canopy-Dwelling Beetles in Budongo Forest, Uganda. **Biotropica**, 32(3):502-514.
- WINDSOR, D. M. 1990. **Climate and moisture variability in a tropical forest: long-term records from Barro Colorado Island, Panama**. Washington D. C.: Smithsonian Institution Press, 145p.
- WINKLER, M., HÜLBER, K., MEHLTRETER, K., GARCÍA-FRANCO, J.G. & HIETZ, P. 2005. Herbivory of epiphytic bromeliads, orchids and ferns, in a Mexican montane forest. **Journal of Tropical Ecology**, 21:147-154.
- WITTMAN, P. K. 2000. The Animal Community Associated With Canopy Bromeliads of the Lowland Peruvian Amazon Rain Forest. **Selbyana** 21(1,2): 48-51.
- ZOTZ, G. 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. **Journal of Tropical Ecology**, 14: 725-741.
- ZOTZ, G., DIETZ, G. & BERMEJO, P. 1999. The epiphyte community of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. **Journal of Biogeography**, 26: 761-776.

**Cuadro 1:** Composición de especies de la fauna de escarabajos en *Annona glabra*. El números de especies y de especímenes también se dan en porcentaje del total (%). Las primeras dos columnas incluyen todos los escarabajos capturados en 28 árboles del estudio a través de un año (abril de 1998 a abril de 1999; 13 meses), las últimas dos columnas se basan en los meses con las trampas activas en las cuatro categorías (abril-junio 1998 y diciembre 1998 a abril 1999; 8 meses).

	tiempo de muestreo 13 meses		tiempo de muestreo 8 meses	
	n	%	n	%
<b>Especies</b>				
Total	352	100	278	100
Únicas	35	10	35	13
Dobles	105	30	88	32
Especies con 10 individuos	94	27	68	24
<b>Especímenes</b>				
Total	7,681	100	5,072	100
Especies más abundantes ( <i>Scolytinae 1</i> )	1,258	16	763	15
5 especies más abundantes	3,404	44	2,268	45
10 especies más abundantes	4,059	53	2,716	54
Especies con 10 individuos	6,866	89	4,433	87

**Cuadro 2:** Composición de las familias y su asignación al grupo trófico de la fauna de escarabajos en *Annona glabra*.

<b>Familias</b>	<b># de especies</b>	<b># de individuos</b>	<b>Grupo Trófico</b>
Curculionidae	45	230	X/H
Chrysomelidae	31	152	H
Cerambycidae	29	121	H
Staphylinidae	23	1,116	P/F
Elateridae	18	299	H/P/X
Coccinellidae	16	240	H/P
Anthicidae	15	1,073	S
Endomychidae	15	168	F
Scarabaeidae	15	62	H/(S)
Nitidulidae	13	200	F/S
Carabidae	10	40	P
Dermestidae	10	98	S
Anthribidae	9	50	F
Scolytinae	9	1,298	X/Xy
Cucujidae	8	129	P/(F)
Mordellidae	7	28	H
Pselaphidae	7	265	F
Helodidae	6	207	H
Ptilidae	6	97	S/(F)
Elmidae	5	149	P
Lampyridae	5	23	P
Tenebrionidae	5	14	S/F
Colydiidae	5	117	P/(F)
Alleculidae	4	963	S
Buprestidae	4	191	H
Histeridae	3	6	P
Mycetophagidae	3	33	F
Ostomidae	3	14	P

Las abreviaturas son: (H)= herbívoros, (P)= depredadores, (S)= saprofitos, (F)= micetófagos incluyendo, (X)= Xilofagos, y (Xy) = Xylomicetófagos, ( ) = hábito de la nutrición en adultos de forma secundaria. Solamente se muestran las familias representadas por lo menos con tres especies. Las familias con dos especies fueron (en orden decreciente de la riqueza de especies) Languriidae (h), Erotilidae (s), Haliplidae (p), Lycidae (p), Noteridae (p), Bruchidae (h) y Phengodidae (p). Las familias con una especie fueron: Ptilodactylidae (s), Cryptophagidae (s), Byrrhidae (h), Phalacridae (s), Cantharidae (p), Cicindelidae (p), Platypodidae (x) y Salpingidae.

**Cuadro 3:** Distribución del número de especie y del número de individuos entre las cuatro categorías del árbol con epífitas. Los datos presentados son de los meses cuando las trampas estuvieron colectando en todos los árboles.

Categoría	# Especies	# Individuos
Presentes en 4 categorías	57 (21%)	4163 (82%)
Presentes en 3 categorías	35 (13%)	404 (8%)
Presentes en 2 categorías	57 (21%)	244 (4.8%)
Presentes en 1 categorías	128 (45%)	256 (5%)

**Cuadro 4:** Comparación de las cuatro categorías del árbol con epífitas. Los datos faunísticos son de ocho meses de colecta en 28 árboles del estudio (con "n" réplicas por categoría). Se dan los valores medios, mínimos y máximos.

	Árbol de control (sin epífitas)	Árbol con Dimerandra	Árbol con Vriesea	Árbol con Tillandsia	p <sup>1)</sup>
<b>Individuos por árbol</b>	232 (115-303)	184 (131-346)	202 (117-338)	211 (134-292)	p=0,93
<b>Especies por árbol</b>	50 (33-67)	46 (38-76)	47 (28-62)	50 (41-58)	p=0,84
<b>Carga de epífitas (g. peso seco)</b>	0	318 (90-912)	1,670 (879-3,853)	3,207 (2,740-3,828)	p<0.001
<b>Réplicas (n)</b>	7	7	7	4	

<sup>1)</sup> Kruskal-Wallis

Figura 1: Abundancia estacional de escarabajos herbívoros a través del año de estudio. Se dan los totales de individuos de 21 árboles del estudio (los árboles de Tillandsia fueron excluidos, porque no fueron muestreados continuamente). Las barras horizontales indican las estaciones lluviosa y seca. La proporción de árboles del estudio que aportan nuevas hojas se muestran con una línea de punteada.

Figura 2: Composición de los grupos tróficos. Se aportan el número de individuos: (a) especie; (b) La asignación de los grupos tróficos por familia fue hecha según Stork, Hammond, Didham (véase la asignación trófica del grupo en la sección de métodos).

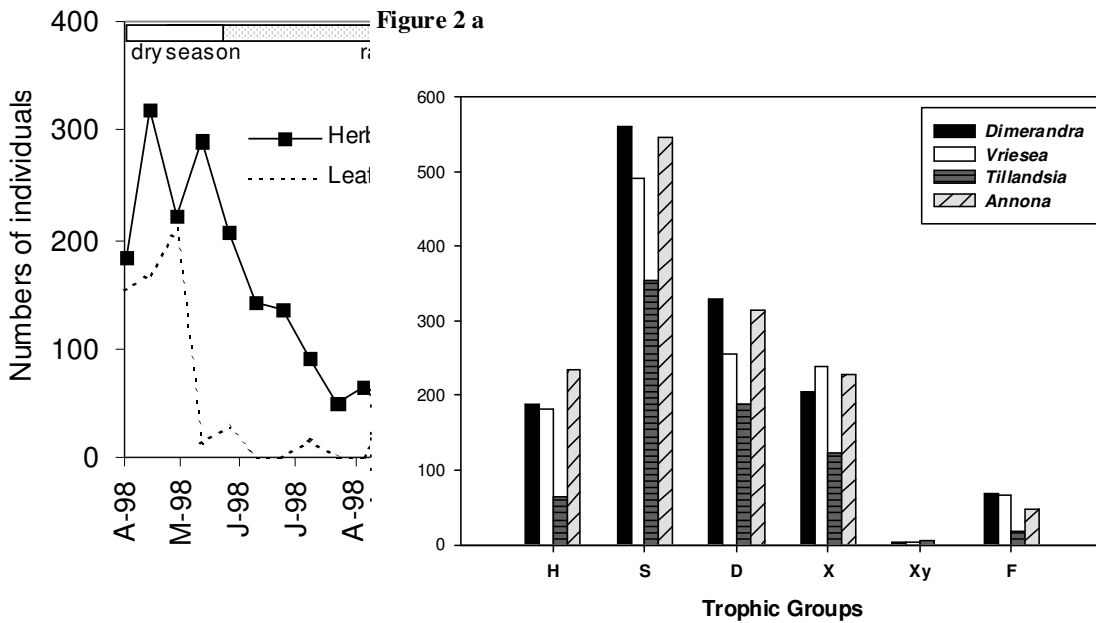


Figure 2 b

