

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA

Facultad de Ciencias básicas

Departamento de Biología



DIVERSIDAD DE BRÓMELIAS (BROMELIACEAE) Y ENTOMOFAUNA
ASOCIADA EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA CUENCA DEL RIO
PAMPLONITA

Presentado por:

Richard Ibrain Yashin Castro Díaz

Pamplona, Colombia

2018

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA
Facultad de Ciencias básicas
Departamento de Biología



DIVERSIDAD DE BRÓMELIAS (BROMELIACEAE) Y ENTOMOFAUNA
ASOCIADA EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA CUENCA DEL RIO
PAMPLONITA

Trabajo de grado para optar por el título de:

Biólogo

Director:

Luis Roberto Sánchez

Pamplona, Colombia

2018

CONTENIDO

Agradecimientos	7
Resumen.....	8
Introduccion	9
Marco teórico	11
Bosque húmedo pre montano en Colombia	12
Bosque húmedo montano bajo en Colombia.....	12
Epifitas	13
Brómeliás (Bromeliaceae).....	14
Fitotelmata.....	17
Estado del arte	20
Objetivos	22
Objetivo general	22
Objetivos específicos.....	22
Metodología	23
Área de estudio.....	23
Bosque húmedo premontano (Palmita-Bataga, Pamplonita)	24
Bosque húmedo montano bajo (Borrero-Escorial, Pamplona).....	24
Diseño del estudio	25
Identificación de los individuos	26
Análisis de Datos.....	26
Resultados	27
Estructura y composición del brómeliás y entomofauna asociada.....	27
Diversidad de bromelias por gradiente altitudinal (Diversidad alfa)	33
Análisis clúster bajo el criterio de similaridad	34
.....	36

Discusion.....	37
Estructura y composición del brómeliás y entomofauna asociada.....	37
Diversidad de bromelias y entomofauna por zona de vida	40
Análisis clúster bajo el criterio de similaridad.....	41
Conclusiones	42
Bibliografía	44

TABLA DE FIGURAS

<i>Figura 1 Esquema de las partes de una brómelia Tillandsia Viridiflora (Smith y Downs, 1977). Tomado de Bases para el manejo comunitario de bromelias ornamentales. Miranda et al. (2007).</i>	16
<i>Figura 2 Esquema del almacenamiento y fitotelmata de una brómelia (Martinez, 2015).</i>	18
<i>Figura 3 Área de estudio mostrando los 5 sitios de muestreo donde se realizó el estudio.</i>	23
<i>Figura 4 Diseño de los transectos utilizados para el muestreo de la vegetación (Gentry, 1995) (Mostacedo & Fredericksen, 2000).</i>	25
<i>Figura 5: Diagrama de cajas de la abundancia de insectos asociados a plantas de la familia Bromeliaceae entre febrero y julio de 2018 en un gradiente altitudinal, cuenca alta del río Pamplonita, Colombia.</i>	28
<i>Figura 6: Diagrama de cajas de la abundancia de especies de la familia Bromeliaceae en el periodo de estudio en el gradiente altitudinal en la cuenca alta del río Pamplonita, Colombia.</i>	29
<i>Figura 7: Diagrama de cajas de la riqueza de especies de la familia Bromeliaceae en el periodo de estudio en el gradiente altitudinal en la cuenca alta del río Pamplonita, Colombia.</i> 30	
<i>Figura 8: Diagrama de cajas de la riqueza de insectos asociados a plantas de la familia Bromeliaceae entre febrero y julio de 2018 en un gradiente altitudinal, cuenca alta del río Pamplonita, Colombia.</i>	31
<i>Figura 9: Curva de rarefacción para insectos asociados a brómelias en un gradiente altitudinal mediante el método Chao y Jost (2012).</i>	32
<i>Figura 10: Curva de rarefacción para brómelias en distintas zonas de vida en un gradiente altitudinal mediante el método Chao y Jost (2012).</i>	32
<i>Figura 11: Perfiles de diversidad alfa de brómelias en los diferentes sitios ubicados a distinta altitud, cuenca alta del río Pamplonita, Norte de Santander, Colombia. Diversidad de orden ⁰D; diversidad de orden ¹D; diversidad de orden ²D.</i>	33
<i>Figura 12: Perfiles de diversidad alfa para los insectos asociados a la bromelias en los diferentes sitios en un gradiente altitudinal en la cuenca alta del río Pamplonita, Norte de</i>	

Santander, Colombia. Diversidad de orden 0D; diversidad de orden 1D; diversidad de orden 2D..... 34

Figura 13: Cluster por localidades en riqueza de especies (A), cluster por riqueza y abundancia de especies (B). 35

Figura 14: Cluster por localidades en riqueza de especies (A), cluster por riqueza y abundancia de especies (B). 36

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi familia por su apoyo incondicional en las decisiones de mi vida, tanto a nivel emocional y monetario, a cada una de las personas que hicieron parte de mi formación profesional y en la culminación de mi trabajo. Dedicatoria especial a mi abuelo Luis Enrique Díaz (Q.E.P.D), un logro a su memoria.

RESUMEN

Se realizó una comparación de diversidad de bromelias y sus insectos asociados en dos zonas de vida pertenecientes a dos municipios del departamento de Norte de Santander pertenecientes a la cuenca del río Pamplonita (La palmita, Bataga, Borrero, Escorial) entre los meses de enero y julio de 2018, en diferentes niveles altitudinales (1500 y 2800 msnm). En cada zona se tomó altitud y se analizaron los registros pluviales desde el año 2010 hasta la fecha de la finalización del estudio. Se trazaron transectos de 16x34 m², donde se realizó un censo de los forofitos entre 0 y 5 metros; para la toma de muestras se utilizó un manguera para la extracción de los insectos que se albergaban dentro de las brómelias, el esfuerzo de muestreo fue 10 horas/zona, 5 horas/trampa/zona. Se registró un total de 1267 individuos de la familia Bromeliaceae distribuidos en tres géneros y cinco especies *Tillandsia compacta*, *Vriesea robusta*, *Tillandsia complanata*, *Tillandsia recurvata* y *Racinaea tenuispica*, compartiendo algunos sitios de muestreo; para el caso de los insectos se recolectaron 1184 individuos distribuidos en dos órdenes y cinco familias, compartiendo familias debido a la similitud entre las zonas de vida y grado de perturbación de estas. Los sitios que presentaron la mayor riqueza de especies fueron Borrero (4), Bataga (3) y por el último El Escorial y La Palmita (2); para los insectos los sitios con mayor riqueza fueron El Escorial y Borrero (5), seguidos por Bataga y La palmita (4). El sitio más diverso en cuanto bromelias fue El Escorial (2.7), Bataga (2.5) y Borrero y Bataga (1.9); para los insectos asociados la mayor diversidad la presentó El Escorial (3.1), seguidos por La Palmita y Borrero (2.6) y Bataga (1.9). Este estudio es un precedente a nivel regional acerca de la diversidad de Bromelias y su capacidad de fitotelmata, además el papel ecológico que desempeñan en cuanto a perturbación de hábitat demuestra.

Palabras claves: Bromelias, entomofauna, gradiente, diversidad, epifitas.

INTRODUCCION

Las epífitas son plantas que crecen sobre otras plantas sin ser parásitas, principalmente en las copas de los árboles, las epífitas abarcan plantas vasculares que incluye especies de orquídeas, aráceas, brómeliás, gesneriáceas, del género *Peperomia* y de helechos, entre otras, así como no vasculares, es decir musgos, hepáticas y además de hongos como líquenes (Benzing, 1990; Wolf 1993; Zotz, 2013). También son un componente importante de los bosques húmedos tropicales, y por su contribución a la riqueza de especies y biomasa (Gentry & Dodson 1987; Hofstede et al., 1993; Krömer et al., 2005), tienen un importante papel ecológico. Uno de los grupos de epífitas vasculares más importantes en cuanto a abundancia y diversidad, así como por su parte de biomasa y necromasa al ecosistema es la familia Bromeliaceae (bromelias), con aproximadamente 60 géneros representados por cerca de 2,900 especies de las cuales la gran mayoría están restringidas a los bosques neo tropicales (Wittman, 2000; Jabiol et al., 2009).

La disposición de las hojas en forma de roseta de muchas especies de brómeliás, hace que se forme un tanque que almacena agua y detritus (Wittman, 2000), lo cual les permite mantener reservas de agua durante todo el año, por lo que pueden sostener cadenas tróficas complejas a partir de la conformación de una o varias comunidades de organismos que involucran distintos tipos, como bacterias, algas, musgos, otras plantas vasculares, protozoos, hongos, invertebrados y algunos vertebrados (Laessle, 1961; Reitz, 1983), para desarrollo de una o varias comunidades de organismos asociados como las distintas especies de macro invertebrados (Fish, 1983; Greeney, 2001). La cantidad de agua y hojarasca que intercepta la brómelia varía con la forma y el tamaño de la planta; así, a mayor tamaño de la roseta mayor es la capacidad para recibir el agua proveniente de la lluvia y la hojarasca del dosel (Benzing, 1990; Richardson, 1999; Zotz & Vera 1999; Ospina et al., 2004). Con lo cual la morfología de la brómelia puede influir en la comunidad de invertebrados, incidir en las variables micro climáticas y los recursos para la comunidad como el detritus, contenido de agua y espacio disponible para colonización, así, en brómeliás con morfología parecida la comunidad de

invertebrados sería similar si estas plantas se encuentran dentro del mismo ecosistema (Ospina et al., 2008).

El concepto de fitotelmata se aplica a plantas terrestres que poseen ciertas estructuras como hojas modificadas, axilas de hojas, flores, capaces de almacenar agua para el desarrollo de una o varias comunidades de organismos asociados (Fish 1983; Greeney, 2001). Distintos autores señalan la importancia de los fitotelmata en diversos procesos ecológicos, especialmente en dispersión, colonización e interacción entre especies, y también como elementos estructurales de los bosques tropicales. (Seifert, 1980; Seifert & Barrera 1981; Frank, 1983; Machado et al., 1985; Engwald et al., 2000; Armbruster et al., 2002; Ospina et al., 2004).

De estas asociaciones bióticas, las brómeliás se benefician porque pueden asimilar nutrientes que provienen de la descomposición de la hojarasca acumulada o de la muerte de los organismos asociados (Benzing y Burt, 1970; Benzing, 1973, 1980; Burt & Uteley, 1975), mientras que los animales asociados usan la planta como refugio y el detritus acumulado les sirve como fuente de nutrientes (Laessle, 1961; Benzing, 1990). Esto es un claro ejemplo de plantas con alta complejidad estructural y persistencia de hábitat que sustentan comunidades complejas de insectos acuáticos, sobre todo mosquitos (Diptera, Culicidae) (Liria, 2007). Greeney (2001), considera 29 familias de plantas y unas 1500 especies, como posibles fitotelmata, siendo las brómeliás un taxón con gran número de representantes, así Frank (1983; 2002) indica la presencia de más de 2000 especies de brómeliás neotropicales, donde tal vez la mitad de estas especies pueden considerarse verdaderas fitotelmata.

Con base en estos criterios, el propósito de este trabajo fue el de estimar la diversidad de brómeliás y la relación que poseen con los insectos en un gradiente altitudinal en la cuenca alta del río Pamplonita, Norte de Santander, Colombia; aportando lo primeros referentes sobre este tema para la región, sentando un precedente sobre este estudio a nivel local y regional.

MARCO TEÓRICO

Por la posición geográfica de Colombia, en la región latitudinal tropical, la caída de lluvia es muy variable y los valores van desde pocos centenares de milímetros hasta varios miles de años, el clima anual y la distribución de la lluvia están regidos por la ubicación de Colombia en la zona tropical, modificada por los efectos que tiene la complicada topografía andina (Holdridge, 1977). Al observar el mapa de las zonas de vida se encuentra que las formaciones húmedas, muy húmedas y pluviales, ocupan la mayor extensión del territorio nacional.

Los bosques andinos son reconocidos como uno de los principales focos de diversidad y endemismo a nivel mundial (Hamilton, 2001, Ulloa & Jorgensen, 2005), ya que incluye un alto rango altitudinal, el cual va desde los 65 hasta los 5550 msnm, incluyendo ecosistemas como: bosques sub andinos, bosques montanos, bosques altimontanos, bosques altoandinos, páramos, valles interandinos, pajonal de la Puna húmeda (Tognelli et al, 2016). Por esto los andes se consideran un área de gran importancia albergando especies que no se encuentran en ninguno otro lugar del mundo. Por las condiciones de gran oferta de servicios ambientales que presentan los ecosistemas que lo componen (Maecha et al, 2004, Tobón, 2009), son muchos los estudios elaborados en distribución de especies (Kappelle & Brown, 2001), pero sus aspectos hidrológicos y efectos en el cambio del suelo son poco estudiados (Arroyave, 2007).

La precipitación de los bosques andinos Colombianos está determinada por la exposición a las corrientes de aire provenientes de las regiones Amazónica, Pacífica y los valles interandinos, presentando niveles de precipitación entre 1453mm hasta 3968mm anualmente (Tobon, 2009), en el Chocó, las precipitaciones llegan a alcanzar los valores de 12000mm anuales (Pabón & Cordoba, 2008).

Debido a la óptima fertilidad del suelo, el bosque andino Colombiano ha sido sobreexplotado por la falta de planificación (Alvear, 2010; Romero et al, 2016). La pérdida acelerada de estos bosques se debe principalmente a la expansión agrícola y ganadera, la cual afecta los recursos hídricos, empobrece sus suelos y contribuye a la desaparición de especies (Vis, 1995; Der Hammen & Rangel-Ch, 1997), mientras que la actividad ganadera despeja el sotobosque el cual proporciona descanso a los animales para el calor, lo que conlleva a la destrucción del micro hábitat de este estrato incluyendo el suelo, afectando de esta manera las cadenas tróficas (Victorino, 2011).

Bosque húmedo pre montano en Colombia

Comprende las zonas ubicadas entre los 1000 y 2000 msnm, presentando variaciones según las condiciones locales; presenta temperaturas anuales entre 18 y 24°C, un promedio anual de precipitaciones de 1000 a 2000mm, correspondientes a la provincia de humedad húmedo, equivalente a tierra templada, piso premontano y zona subtropical según diversos autores. Para Colombia cubre 114000 Km², el cual corresponde al 10% del territorio nacional, encontrándose en las partes bajas de las montañas (Espinal, 1977; Martínez, 2017)

De no presentarse sequías fuertes, el balance hídrico no tendría deficiencias de agua, por el equilibrio entre la lluvia y el agua utilizada por la vegetación, que junto con las agradables temperaturas, hace que estas zonas sean de preferencia para los asentamientos humanos (Espinal, 1977).

Bosque húmedo montano bajo en Colombia

Corresponde a las zonas entre 2000 y 3000 msnm, equivalente a la tierra fría, piso montano bajo, y zona templada para varios autores, presenta temperaturas entre 12 y 18°C y un

promedio anual de precipitaciones entre 1000 y 2000mm, con tiempos lluviosos en Abril-Mayo y Octubre-Noviembre, los cambios de temperatura entre el día y la noche son fuertes.

Para Colombia este bosque corresponde al 7.9% (93000 km²), ubicándose en las partes altas de las montañas, estas zonas fueron pobladas por comunidades indígenas (Espinal, 1977; Martínez, 2017).

Epífitas

Las epífitas son plantas que crecen sobre otras plantas, como árboles y arbustos, sin tener contacto directo con los haces vasculares de sus hospederos (Lüttge, 1989; Benzing, 1998), esta relación se considera mutualista, ya que las epífitas no tienen una relación fisiológica con sus forófitos (no son parásitas) y únicamente los utilizan para sujetarse del tronco y las ramas (Benzing, 1990; Zotz, 2013; Krömer et al., 2014). Este grupo que se divide en dos categorías: la primera corresponde a las micro epífitas o plantas no vasculares donde se encuentran diferentes especies de musgos, hepáticas, antoceros, líquenes; y en la segunda categoría se encuentran las macro epífitas (plantas vasculares) donde se destacan especies de las familias Orchideaceae, Araceae y Bromeliaceae, y en menor grado, las familias Gesneriaceae, Piperaceae, Cactaceae, Ericaceae y Melostomataceae, representando tan solo un 10 % de especies vasculares (Benzing, 1995). Autores como Madison, Gentry & Dodson, Kress, Benzing & Dickinson et al (1993) han señalado que las epífitas y hemiepífitas representan alrededor de 10% de la diversidad vegetal en el mundo, estimándose que hay entre 65 y 84 familias con 850 a 896 géneros que agrupan de 23466 a 29505 especies de plantas vasculares con esta forma de vida, las familias de espermatófitas con representantes epífitos, sólo 32 de ellas incluyen cinco o más especies con esta forma biológica, en tanto que casi 20% de las pteridofitas son epífitas. Dentro de las angiospermas, son las monocotiledóneas las que cuentan con la más alta representación de epífitas, principalmente las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Araceae (Romero et al., 2008).

Debido a que las epífitas no poseen raíces en el suelo, la restricción abiótica más relevante para su crecimiento y rendimiento metabólico son la disponibilidad de agua y nutrientes además de la radiación (Dickinson et al., 1993; Andrade & Nobel, 1997; Zotz & Hietz,

2001; Muñoz et al., 2003, Parra et al., 2009), por lo que las epífitas han desarrollado una serie de adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les permiten sobrevivir (Zotz, 2016), algunas de estas modificaciones son: mayor succulencia (las células del mesófilo son más numerosas y de mayor tamaño), el desarrollo de una cutícula gruesa, presencia de metabolismo CAM y mayor tamaño de escamas (en Bromeliaceae), que ayudan en la absorción del agua y nutrientes directamente hacia el interior de la hoja (Benzing, 1990; Gómez y Winkler, 1991; Zotz y Andrade, 2002; Reyes et al., 2012). La capacidad de las epífitas para colonizar a los hospederos depende de características como la arquitectura, el tamaño (que corresponde con la edad), el tipo de corteza y la variación micro climática, las cuales determinan la estratificación vertical desde la parte alta del dosel hacia el interior del bosque (Benzing, 1990; Gradstein et al., 2003; Krömer et al., 2007; Martínez et al., 2008).

Las epífitas desempeñan un papel muy importante en la dinámica de las comunidades, ya que al estratificarse verticalmente, desde los troncos de los árboles hasta las copas del dosel, ofrecen una gran variedad de nichos y recursos que son aprovechados por diversos grupos de animales hormigas, artrópodos, anfibios, aves, contribuyendo al incremento de la biodiversidad de las comunidades donde se encuentran (Romero et al., 2008).

Brómelias (Bromeliaceae)

La familia Bromeliaceae está constituida por aproximadamente 60 géneros representados por cerca de 2,900 especies (Wittman, 2000; Jabiol et al., 2009), tiene una mayor representatividad en el trópico americano y Colombia es el segundo país más rico en especies de quiches; a su vez, corresponde a la novena familia de plantas con el mayor número de especies (492), de las cuales, el 37% son endémicas de Colombia (Betancur & García, 2006). Es una de las familias más diversas dentro de las monocotiledóneas, que comprende especies como piñas, puyas, cardos, quiches, barbas de viejo, entre otros (Betancur et al., 2007). Generalmente muestra gran adaptabilidad y resistencia a condiciones ambientales extremas, se encuentran tanto en zonas cálidas y lluviosas como en zonas secas y frías (Miranda et al. 2007), prosperan en distintos tipos de vegetación, bosques húmedos y matorrales.

El origen de las bromelias está relacionado con el surgimiento de las angiospermas hace 140 millones de años (Benzing, 2000), de acuerdo a Benzing (2000) “Las bromelias tienen su ancestro inmediato en la clase Liliopsida debido a que son plantas monocotiledóneas, y a que los primeros registros fósiles se encontraron en polen de plantas pertenecientes a esta clase, además este polen data del cretácico medio aproximadamente, lo que sugiere que esta clase surgió en ésta era geológica.

Todas las brómelias responden a un plan corporal similar que las describe como monocotiledóneas (figura 1), con ramificación simpodial, hojas adjuntas y compactas con una base ensanchada, arrosadas y ausentes de venaciones en sus laminas foliares, sus inflorescencias se encuentran en la parte terminal de las ramas (Benzing, 2010). De acuerdo con Krauss (1948), dos características adicionales que se pueden observar en las brómelias son la ondulación de la hoja en la parte de la base hace que se forme una correa haciendo, que las hojas se compacten y el follaje de la planta se mantenga relativamente erecto. La mayoría de las brómelias presentan una inflorescencia en la parte central de la roseta de hojas de la planta, son monócarpicas es decir que pasan muchos años antes de que florezcan (Gutierrez & Salamanca, 2015). Las flores de las bromeliáceas por lo general presentan tres sépalos libres, estos en muy pocas ocasiones son coloridos, son en su mayoría verdes y simétricos, a menudo presentan un par de apéndices en la parte interna de la corola, estas flores presentan seis estambres dispuestos en dos verticilos, respecto al polen este lo conforma granos monosculados o bisulcados (Holmes, 1991). Contribuyen con sus plantas hospederas debido a que en algunas familias es posible encontrar tricomas, escamas, pelos o papilas que además de colaborar en la captación y retención de agua (Benzing, 2000) estos posibilitan la reflexión de la luz, protegiendo el ADN de los rayos solares y ofreciendo protección hacia posibles depredadores (Betancur & García, 2006).

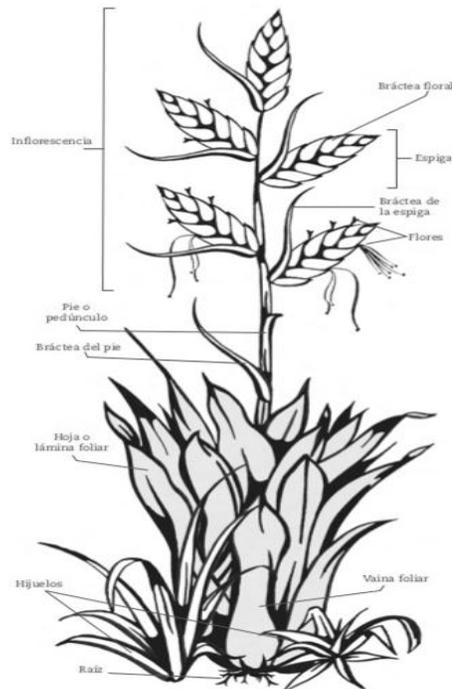


Figura 1. Esquema de las partes de una bromelia Tillandsia Viridiflora (Smith y Downs, 1977). Tomado de Bases para el manejo comunitario de bromelias ornamentales. Miranda et al. (2007).

Las bromelias han sido ampliamente utilizadas por el hombre desde tiempos antiguos (Bennet, 2000), siendo empleadas como alimento, fibras, forrajes, combustible, medicinas, ornamentales y en rituales (Rees, 1976; Rauh, 1992; Bennett et al., 1999, Wolf & Konings, 2001). Las bromelias actualmente son usadas como plantas ornamentales para decorar los jardines en American Tropical, Europa y Estados Unidos debido a su belleza, formas y colores, en el caso de Colombia se utiliza como fuente de fibra, envolver bollos y envueltos en Santander, Boyacá y Cundinamarca (Gutierrez & Salamanca, 2015). También estas plantas, desempeñan un papel importante en la productividad, captación de agua y recaudo de nutrientes en el ecosistema (García & Toledo, 2008).

Respecto al hábitat Betancur & García (2006) afirman que las brómeliás se pueden hallar desde el interior sombreado de los bosques hasta el dosel, así que se pueden encontrar brómeliás adaptadas a diversos ecosistemas sin embargo, debido a sus características estas pueden ser

perturbadas por cualquier cambio en el ambiente, algunas especies de esta familia de plantas se encuentran amenazadas en el país por la perturbación de los ecosistemas con actividades antrópicas como la deforestación y el establecimiento de cultivos ilícitos.

Fitotelmata

Como fitotelmata se reconoce a las plantas o partes de ellas que acumulan agua de lluvia y materia orgánica, facilitando el desarrollo de comunidades de organismos (Beutelspacher, 1971; Fish, 1983; Kitching, 2000; Liria, 2007). Las estructuras donde se puede acumular el agua pueden variar desde hojas modificadas (p. ej. Sarraceniaceae) a partes de la flor (p. ej. Heliconiaceae), axilas foliares (p. ej. Bromeliaceae), espatas (p. ej. Arecaceae) y también huecos y cavidades en los troncos de numerosas especies de árboles (Greeney, 2001). Debido a la disposición de sus hojas en rosetas, formando un tanque central las bromelias almacenan una fracción considerable de agua dulce en bosques neotropicales, sirviendo como un hábitat para organismos tales como bacterias (Haubrich et al., 2009), algas y hongos (Sophia, 1999), protozoos (Foissner et al., 2003), artrópodos y anfibios (Benzing, 1990; Silva et al., 2011), algunos invertebrados como lombrices de tierra y ostrácodos, pasan toda su vida en el interior de los tanques (Ferreira, 1981; Montero et al. 2010; Pinto & Jocque, 2013)(figura 2).

Por las características morfológicas y la capacidad de retener cierta cantidad de agua, estas plantas pueden considerarse como micro ecosistemas (Beuteispscher, 1999). Las comunidades de fitotelmata desempeñan un papel importante en el ciclo de nutrientes (Sodre et al., 2010), participando en la degradación de la materia orgánica del dosel usándola como alimento y liberación de partículas nutritivas para las brómelias (Benzing, 1990; Richardson, 1999; Armbruster et al., 2002; Araújo et al., 2007; Brouard et al., 2012). La fitotelmata se puede utilizar para la comprensión de procesos ecológicos tales como dispersión, relaciones intra e inter específicas y la colonización mediante el estudio de las comunidades asociados con ellos (Maguire, 1971; Zytynska et al., 2012).

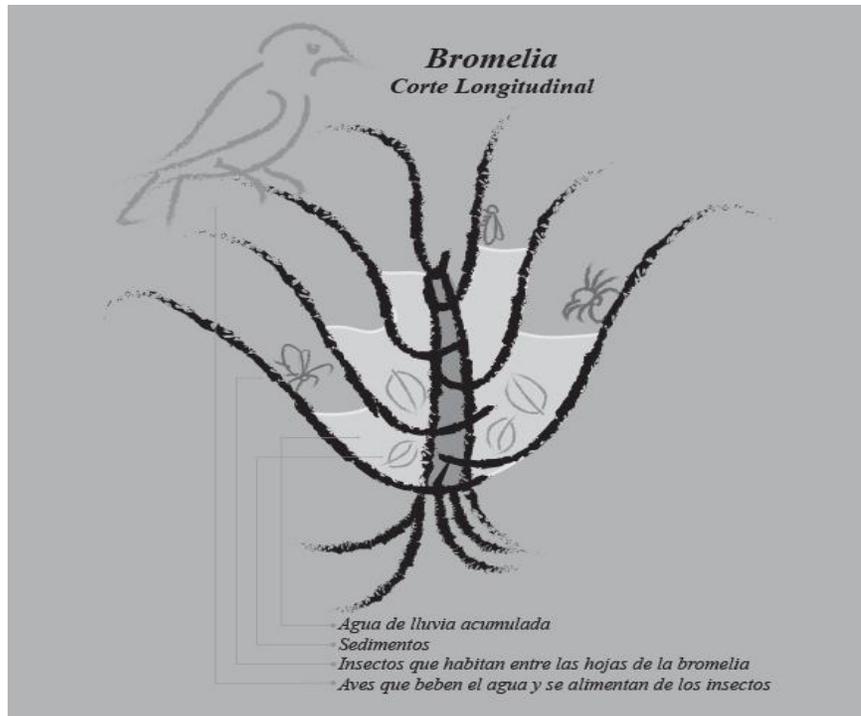


Figura 2. Esquema del almacenamiento y fitotelmata de una brómelia (Martinez, 2015).

La abundancia de organismos es atribuible al número de hojas, indica el número de compartimentos disponibles para colonización y la heterogeneidad del micro ecosistema (Armbruster et al., 2002), crea nuevos nichos para las especies (Young, 2001). La relación entre diversidad y el contenido de agua de la brómelia se explica porque entre mayor es la cantidad de agua, mayor es la cantidad de vertebrados o invertebrados asociados, ya que se incrementan los micro hábitats disponibles (Frank, 1983; Armbruster et al., 2002); asimismo, el agua constituye un recurso importante para los organismos que utilizan las brómeliás, ya sea temporal o permanente (Ospina et al., 2008).

Es importante señalar que las características de la vegetación como el árbol soporte, las condiciones físicas del área donde se encuentren las brómeliás y los recursos circundantes a la

brómelia, están relacionadas con la estructura y composición del fitotelmata (Palacios, 1979; Castaño, 2002). Los insectos bromelícolas pueden llegar a ser de suma importancia, ya que pueden tener funciones específicas dentro de la planta. Tal es el caso de larvas de insectos acuáticos, los cuales son depredadores de detritívoros (Castaño 2002; Srivastava, 2006) y los escarabajos de la familia Hydrophilidae (adulto), que llevan a cabo la descomposición de la materia orgánica (hojarasca y organismos) que se acumula en la roseta. Estas interacciones dentro de la planta dan lugar a un microambiente más complejo (Srivastava, 2006).

Las múltiples relaciones que se establecen entre epífitas y artrópodos han sido objeto de estudio para diversos investigadores. Esto ha permitido obtener información sobre el grado de interacción y el beneficio que representan las epífitas para la artrópofauna, así como la influencia que éstas tienen sobre la diversidad y abundancia de los artrópodos al incrementar la disponibilidad de espacio y nichos ecológicos para los animales que ocupan su ambiente (Castaño, 2002). De acuerdo con Frank y Lounibos (2008), la fauna asociada a epífitas, principalmente artrópodos, pueden aprovechar a las fitotelmata de cuatro posibles formas: 1) Como un acuario para los insectos que tienen estadios larvarios acuáticos y así completar su desarrollo hasta el estado adulto. 2) Como terrario para aquellos artrópodos que viven en el sustrato que se acumula en las axilas de sus hojas. 3) Ocasionalmente como refugio, para esconderse de sus depredadores, poner sus huevos, mudar o proveerse de humedad, y por consiguiente como lugar para que algunos depredadores consigan alimento. 4) Muchos artrópodos terrestres la utilizan como fuente de alimento directamente.

Las especies con capacidad de fitotelmata soportan un gran número de especies, principalmente insectos pertenecientes a los órdenes Odonata, Plecoptera, Trichoptera, Hemiptera, Coleoptera y Diptera, estos últimos se encuentran en todos los tipos de fitotelmata, a diferencia de los otros órdenes (Fish, 1983). Pocas especies identificadas de escarabajos se han reportado como fitotelmata, de las cuales solo los miembros de las familias Scirtidae, Dytiscidae e Hydrophilidae son acuáticos (Frank, 1983; Kitching, 1983), las otras familias son

principalmente terrestres y al menos 20 son conocidos a partir de las regiones neotropicales y Neártico (Mestre et al., 2001; Juncá y Da Silva Borges 2002; Frank et al 2004).

Estado del arte

Con lo dicho anteriormente y lo realizado en los demás estudios, se ha descrito la importancia que poseen las epífitas a lo largo de la historia en el ámbito ecológico como humano. Se ha logrado establecer el papel ecológico que cumplen las bromelias en los diferentes biomas en los que habitan como ejemplo en la circulación de nutrientes. Los estudios de distribución y respuestas funcionales de las epífitas a la variación en temperatura y humedad del ambiente son escasos (Muñoz et al. 2003; Zotz, 2005; Parra et al. 2009; Díaz et al. 2010, Saldaña et al. 2014). Aun así son varios los estudios realizados, el realizado en México sobre “La riqueza de bromelias epífitas a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México” (2006) en el cual se analizó la riqueza de bromelias epífitas en un gradiente altitudinal de la zona. Para su capacidad de fitotelmata son varios los estudios realizados por Mestre et al en 2001, en el cual estudiaron los macroinvertebrados presentes en *Vriesea inflata* en el sur del Brasil, en USA se estudiaron los invertebrados asociados al género *Tillandsia* en el estado de Florida (Frank et al, 2004). Los realizados por Campos y Fernández en el 2011, para el cual estudiaron la capacidad de fitotelmata en regiones sub tropicales templadas en Argentina. Se han estudiado los factores que influyen en la comunidad faunística presentes en las bromelias para los bosques suramericanos, por lo cual se sabe que los factores bióticos y abióticos juegan un papel importante para las comunidades (Armbruster et al, 2002). A demás de varios reviews sobre el tema como el hecho por Frank y Lounibos en 2009, donde demuestran la relación estrecha entre los insectos alados y las bromelias. Hoy en día es un tema muy tratado y de gran interés para distintos investigadores ya que se siguen publicando estudios de este tipo como el realizado por Panizon et al en el 2014 titulado “Macrofauna associada à *Nidularium* Lem. (Bromeliaceae) de diferentes estratos verticais em um fragmento de Floresta com Araucaria, Curitiba, Paraná, Brasil”. Citando solo uno de los tantos realizados en la última década.

Para Colombia un primer estudio de este tipo fue realizado por Isaza y Betancur (2009) quienes evaluaron algunas características morfológicas para seis especies de brómelias fitotelmata (*Guzmania gloriosa* (André), *Racinaea tetrantha* (Ruiz & Pavón), *Tillandsia biflora* (Ruiz y Pavón), *T. complanata* (Bentham), *T. fendleri* (Grisebach) y *T. turneri* (Panadero)), con el fin de establecer que características podrían utilizarse como estimadores indirectos de la biomasa total de la planta. En el ámbito local el único estudio parecido fue el realizado por Rojas & Sánchez (2015) titulado estructura espacial de epífitas vasculares en dos localidades de bosque altoandino, Pamplona, Colombia; para el cual se tuvo como principal factor la incidencia de luz, para detectar como afectaba su distribución. Para el caso de fitotelmata son variados los estudios que se ha realizado a nivel internacional como local; un ejemplo es el estudio realizado por Mosquera et al. (2016) denominado “Diversidad de macroinvertebrados acuáticos asociados con Bromeliaceae en una zona de bosque pluvial tropical, Chocó, Colombia”, allí se estudió la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados con los depósitos de agua en *Werauhia gladioli*. Otro ejemplo es el estudio denominado Macroinvertebrados asociados a *Guzmania mitis* L.B. Sm. (Bromeliaceae) en dos fragmentos de robledal elaborado por Álvarez et al. (2013), en el cual se estudió la composición y la abundancia de macroinvertebrados asociados a la brómelia terrestre *Guzmania mitis* en dos fragmentos de robledal con diferente estado de conservación en Arcabuco, Boyacá.

OBJETIVOS

Objetivo general

Establecer la relación en diversidad y composición taxonómica entre brómelias (Bromeliaceae) y entomofauna asociada en un gradiente altitudinal en la cuenca del río Pamplonita, Colombia.

Objetivos específicos

- Estimar la riqueza de la familia Bromeliaceae en distintas zonas a lo largo del gradiente altitudinal en la cuenca del río Pamplonita.
- Determinar las distintas taxas de entomofauna asociadas a brómelias en un gradiente altitudinal.
- Establecer la relación entre los organismos que habitan las distintas especies de brómelias en un gradiente altitudinal.

Tabla 1. Sitios de muestreo del objeto de estudio en la cuenca alta del río Pamplonita

Departamento	Municipio	Vereda	Coordenadas	Altitud
Norte de Santander	Pamplonita	Palmita	7°30'59.6"N 72°37'42.0"W	1525 metros sobre el nivel del mar
Norte de Santander	Pamplonita	Batagá	7°25'19.4N 72°38'20.9"W	1977 metros sobre el nivel del mar
Norte de Santander	Pamplona	Borrero (Sabaneta)	7°24'29.7"N 72°38'40.3"	2371 metros sobre el nivel del mar
Norte de Santander	Pamplona	Escorial	7°20'41.8"N 72°38'58.2"W	2800 metros sobre el nivel del mar

Bosque húmedo premontano (Palmita-Bataga, Pamplonita)

El municipio de Pamplonita está ubicado en la región Sur-Occidental del departamento Norte de Santander, junto con los Municipios de Pamplona, Mutíscua, Silos, Chitagá y Cácuta. 72°39' al oeste del meridiano de Greenwich (longitud) y a 7° 26' al norte del paralelo ecuatorial (latitud), 1.750 msnm, temperatura media 10 °C, en las zonas más altas y de 22° C en las más bajas (Yañez et al., 2017).

El territorio presenta inclinaciones muy variables, aunque predominan las pendientes moderadas, las más fuertes se ubican en los cauces de las microcuencas, en especial las que conforman el valle del río Pamplonita (margen oriental). Se destacan productos agrícolas especialmente los cítricos, morón, fresa y rosas de distintas variedades (Cúcuta muestra, 2015; Alcaldía de Pamplonita, 2013).

Bosque húmedo montano bajo (Borrero-Escorial, Pamplona)

Pamplona está situado 72°65' de longitud al oeste de Greenwich y a 7° y 37' de latitud norte, 2.287 msnm, temperatura promedio de 16 °C , limita con los municipios de Mutiscua, Labateca, Cacota, Pamplonita y Cucutilla (Yáñez & Cuadro, 2012).

Las actividades agrícolas y ganaderas predominan en el territorio, por los que las áreas de bosque nativo son pequeñas y están restringidas a zonas de mayor altura, en la actualidad solo se perciben en estos lugares árboles aislados y algunas comunidades de vegetación arbórea tipo secundario y matorrales. La franja andina es el centro de actividades antrópicas como potreros, cultivos y plantaciones de pino (Sánchez & Gelviz, 2004).

Diseño del estudio

Siguiendo el método de Gentry (1995) (figura 4) para cada punto se levantaron 3 transectos de 16 metros de ancho y 34 metros de largo, cada punto separado entre sí por 20m, posteriormente cada transecto se subdivido en sub transectos de 4 metros de ancho y 34 metros de largo. Partiendo del centro de cada sub parcela se trazó una línea recta, luego por búsqueda activa se realizó un censo de los forofitos entre 0 -5m de alto, para evitar el conteo de forofitos fuera de rango se adoptó una vara de 5m que permitió la facilidad del censo.

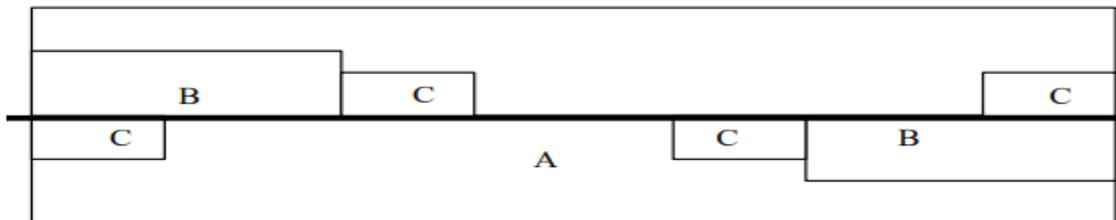


Figura 4. Diseño de los transectos utilizados para el muestreo de la vegetación (Gentry, 1995) (Mostacedo & Fredericksen, 2000).

Para la recolección de insectos siguiendo la metodología utilizada por Mosquera et al. (2016) se tomaron 8 individuos por especie, a los cuales se les realizó una inspección inicial para separar los invertebrados de mayor tamaño, luego se extrajo el agua retenida en las brómeliás y de los invertebrados presentes por succión (Ingunza, 1995). Posteriormente el agua contenida en el forofito se depositó en frascos plásticos debidamente rotulados donde se transportaron al herbario HECASA ubicado en la sede principal de la Universidad de Pamplona, Pamplona, Colombia. Este procedimiento se realizó para cada punto de muestreo hecho en este estudio

Identificación de los individuos

Para el caso de los insectos, en el laboratorio de entomología se realizó la separación de los invertebrados de menor tamaño presentes en el agua con ayuda del estereoscopio, las muestras se conservaron en frascos con solución pamper, con su debida rotulación y datos (Mosquera et al., 2016). La identificación taxonómica de los entomofauna se llevó a cabo con la ayuda de las claves taxonómicas (Wolf, 2006; Roldan, 2003). Para la muestras de brómeliás, se llevaron al herbario HECASA, se empleó la colección y literatura de claves (Smith & Downs, 1974); para su determinación taxonómica (Sánchez, 2015), se realizó su debido montaje para ser incluidas en la colección y servir como punto de referencia para próximos estudios.

Análisis de Datos

Para los análisis de datos se utilizaron los programas R, past, estimate; donde se realizaron los distintos análisis para obtener sus resultados.

RESULTADOS

Estructura y composición del brómeliás y entomofauna asociada

Se censo un total de 1267 individuos de brómeliás (Bromeliaceae), distribuidos en 3 géneros. El género más representativo *Vriesea* con 51.6%, seguidamente *Tillandsia* con el 40.4% y *Racinea* con 7.2%, ninguno de los sectores posee los tres géneros presentes en el estudio, el sitio que presentó la mayor riqueza fue Borrero y Batagá con tres especies cada uno, seguidos por la Palmita y Escorial ambas con 2 especies (Figura 7). El sitio que presentó la mayor riqueza de brómeliás fue el sector de Borrero, seguido por Bataga, mientras que El Escorial y La Palmita presentan igual riqueza, el sitio que presentó la mayor abundancia fue El Escorial, seguido por Bataga y por último La Palmita (figura 6).

Para el caso de los insectos se recolectaron 1184, distribuido en tres órdenes Diptera con 5 familias (Chironomidae, Thaumaleidae, Culicidae, Ceratopogonidae, Ptychopteridae), Coleoptera una familia (Scirtidae) y Collembola. La familia más representativa fue Chironomidae con el 75.3%, seguido por Culicidae 11.3%, Ceratopogonida 4.4%, Thaumaleidae 4.1%, Scirtidae 3.5%, Collembola 0.6% y Ptychopteridae con el 0.01% de la muestra total (Figura 5). Los sitios que presentaron la mayor riqueza de insectos asociados fueron Borrero y El Escorial, mientras que Batagá y Borrero son los sitios que presentaron menor riqueza (figura 8).

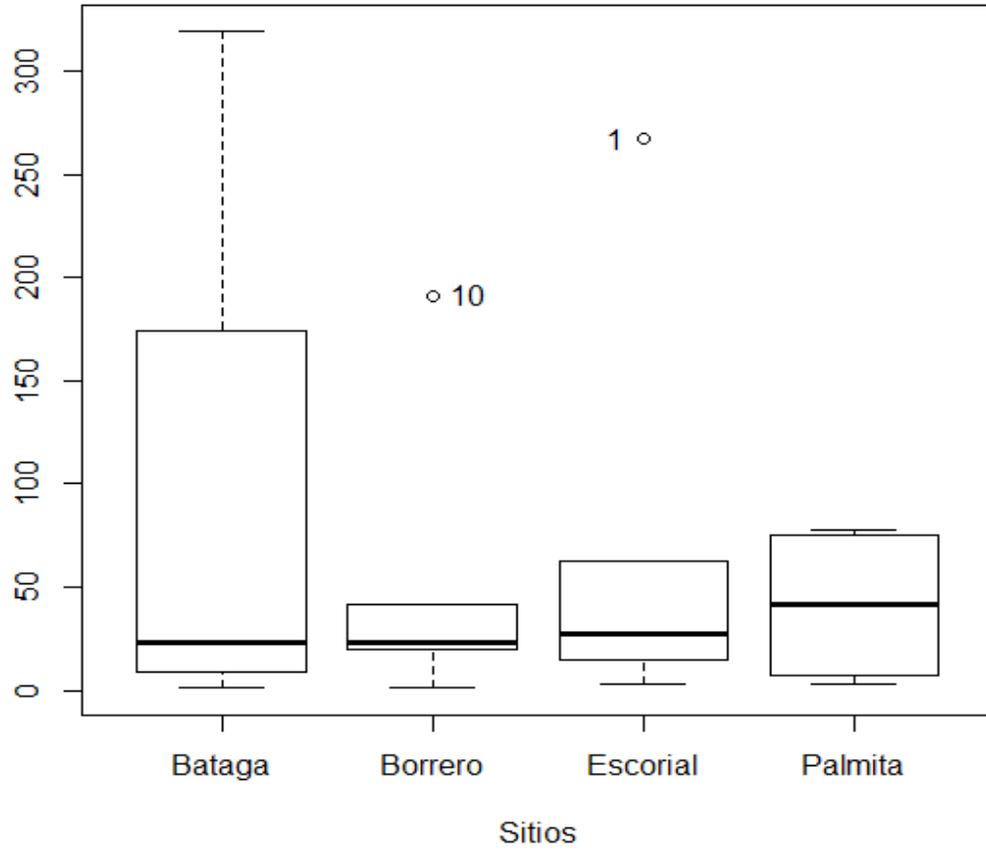


Figura 5: Diagrama de cajas de la abundancia de insectos asociados a plantas de la familia Bromeliaceae entre febrero y julio de 2018 en un gradiente altitudinal, cuenca alta del río Pamplonita, Colombia.

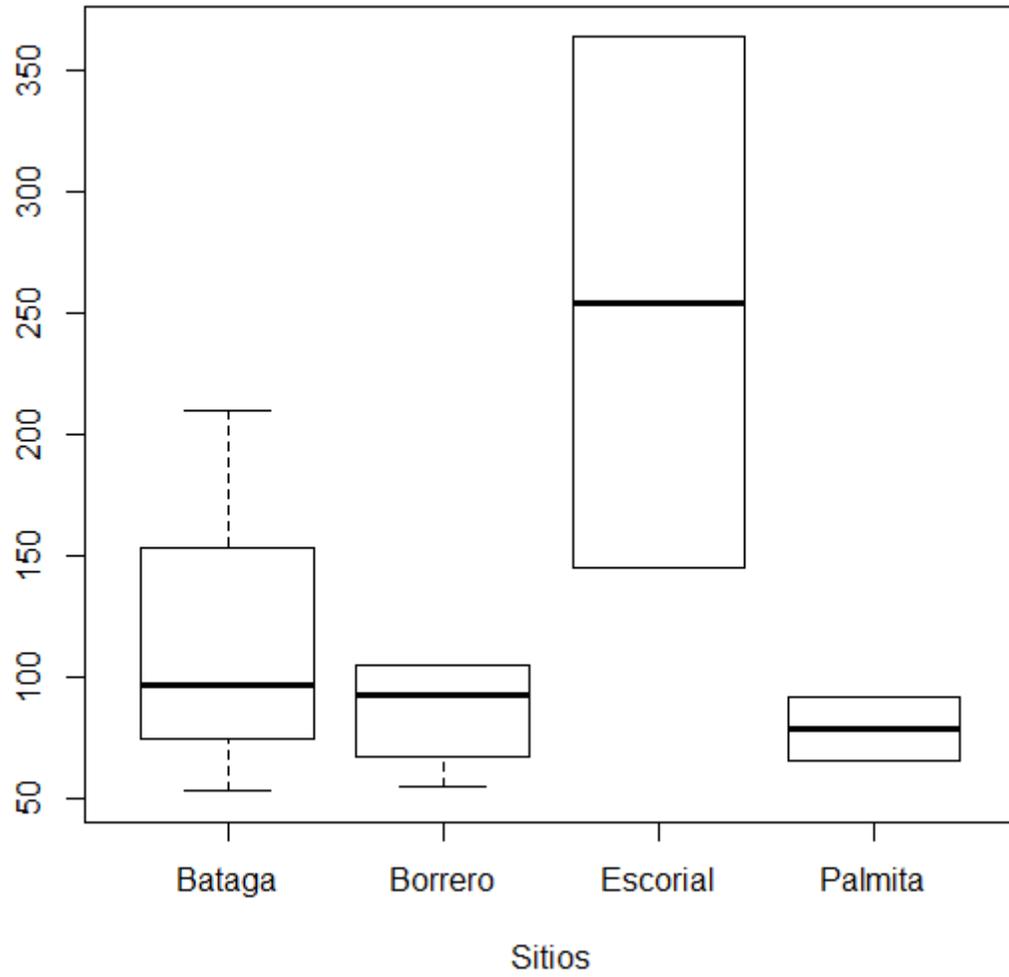


Figura 6: Diagrama de cajas de la abundancia de especies de la familia Bromeliaceae en el periodo de estudio en el gradiente altitudinal en la cuenca alta del rio Pamplonita, Colombia.

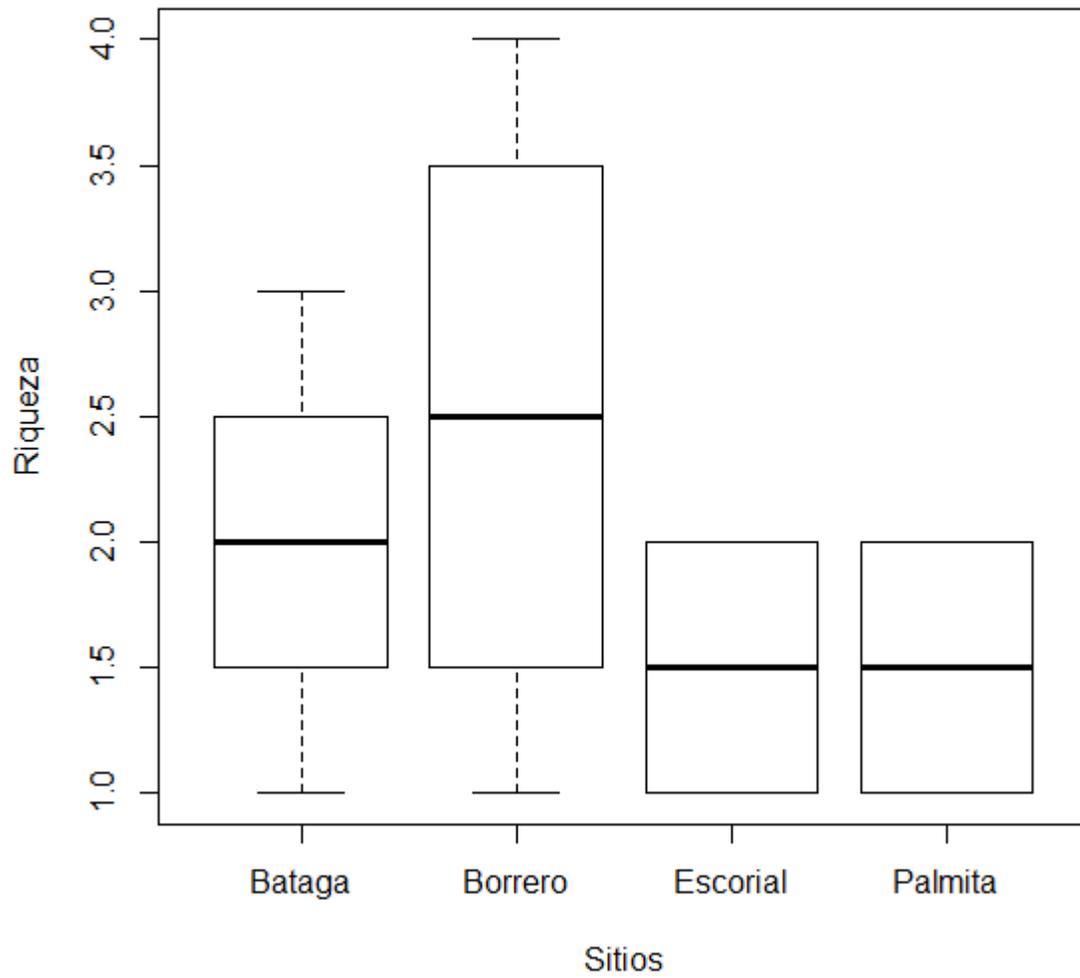


Figura 7: Diagrama de cajas de la riqueza de especies de la familia Bromeliaceae en el periodo de estudio en el gradiente altitudinal en la cuenca alta del rio Pamplonita, Colombia.

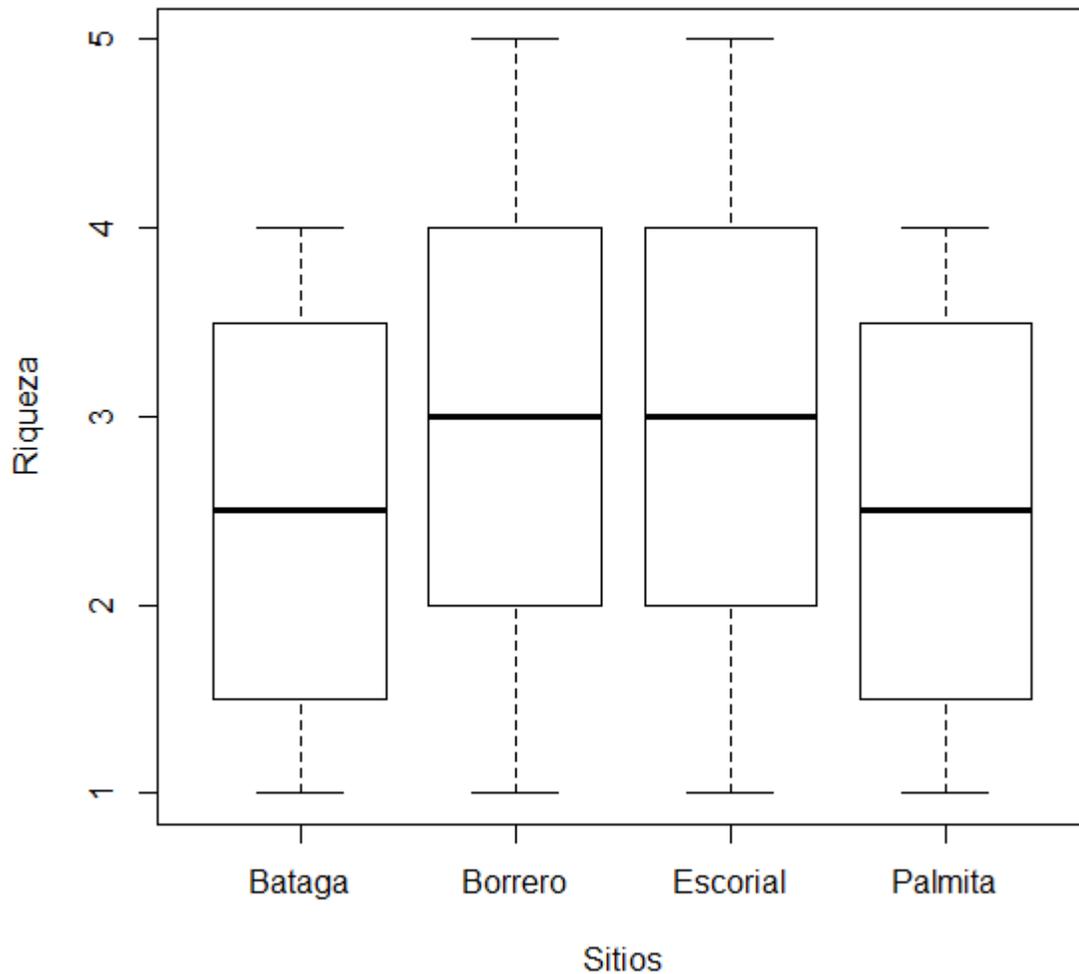


Figura 8: Diagrama de cajas de la riqueza de insectos asociados a plantas de la familia Bromeliaceae entre febrero y julio de 2018 en un gradiente altitudinal, cuenca alta del río Pamplonita, Colombia.

La curva de completitud general para el muestreo de insectos, fue representativa para cada localidad, mostrando cierto grado de incertidumbre para cada punto (Figura 9). En el caso de las brómelias (Figura 10), muestra la representatividad del muestreo para cada localidad, manejando un grado de incertidumbre bajo (sombreado de las líneas de interpolación y

extrapolación), mostrando valores similares para las zonas de vida de Bataga-Borrero y Palmita-Escorial.

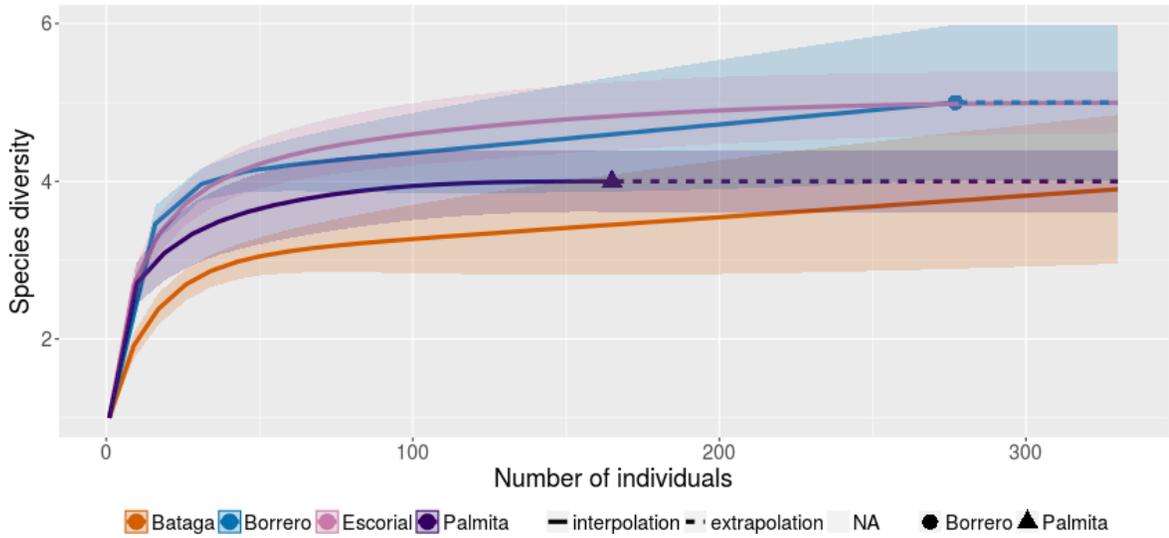


Figura 9: Curva de rarefacción para insectos asociados a brómelias en un gradiente altitudinal mediante el método Chao y Jost (2012).

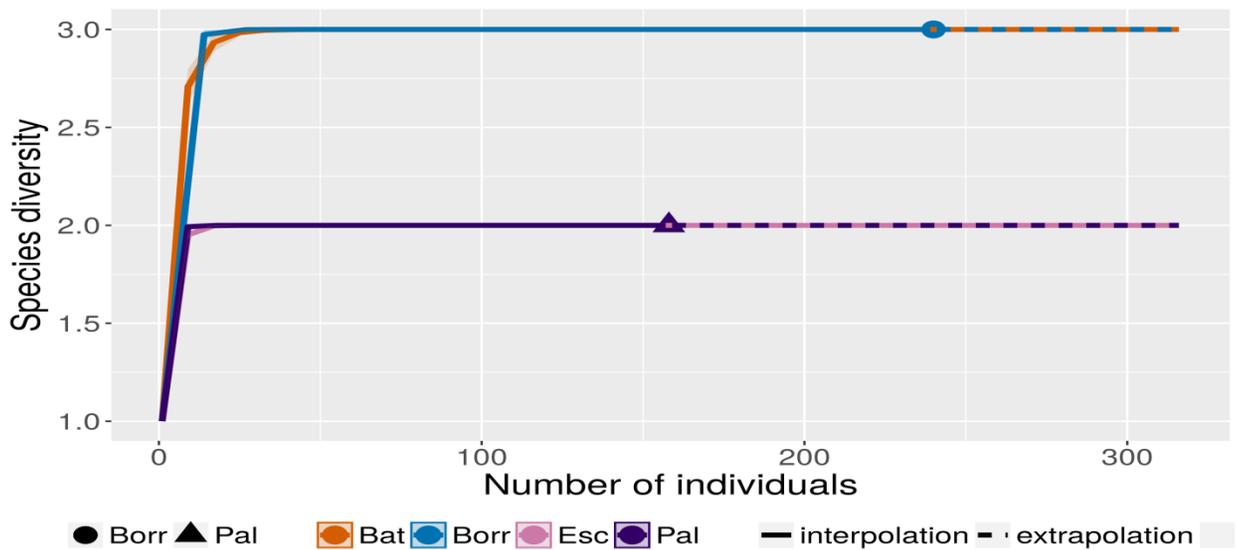


Figura 10: Curva de rarefacción para brómelias en distintas zonas de vida en un gradiente altitudinal mediante el método Chao y Jost (2012).

Diversidad de bromelias por gradiente altitudinal (Diversidad alfa)

La diversidad 0D mostro que los sitios de Bataga y Escorial presentaron la mayor riqueza de especies, ambas con tres especies efectivas, Batagá a una altura de 1977 msnm y el Escorial a 2800 msnm, mientras que la Palmita y Borrero ambas con dos especies efectivas, Borrero a 2371 msnm y la Palmita a 1525 msnm. Para la diversidad 1D se encontró que los sitios con mayor cantidad de especies fueron el Escorial con 2.7, Bataga 2.5 especies efectivas, mientras que el sitio que menor cantidad de especies es la Palmita con 1.92 especies efectivas. Para 2D se observó que El Escorial presenta el mayor número de especies dominantes con 2.6 especies efectivas, seguido por Batagá con el 2.3, el de menor número de especies efectivas fue La Palmita con el 1.9 de especies efectivas (Figura 11).

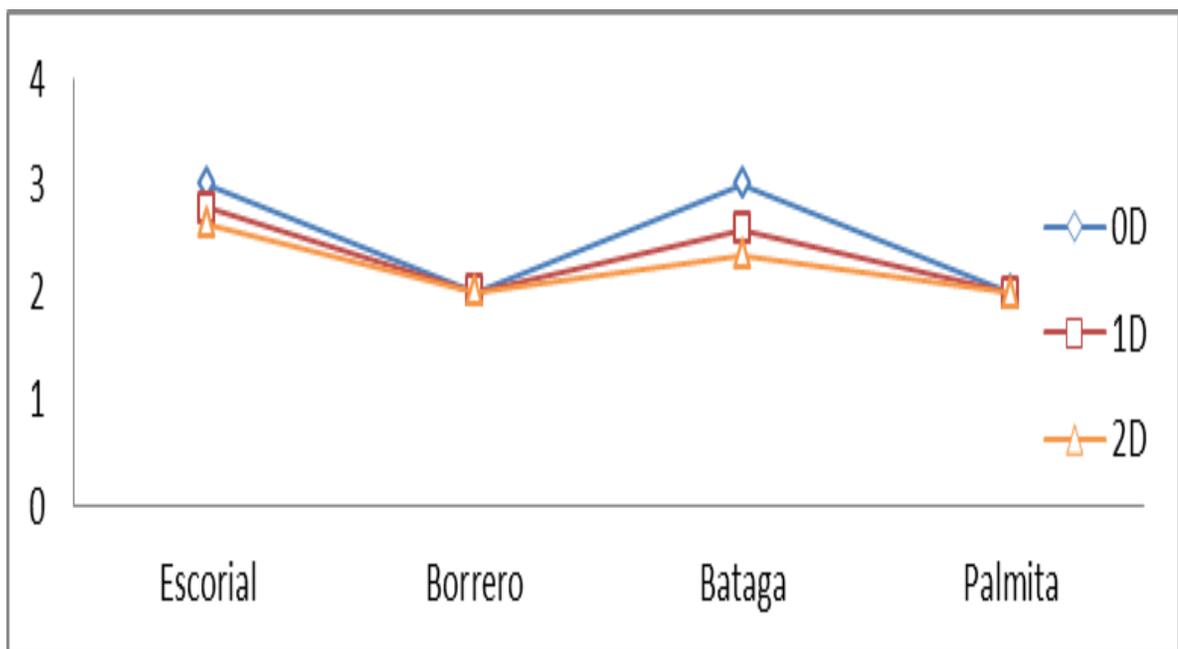


Figura 11: Perfiles de diversidad alfa de brómeliás en los diferentes sitios ubicados a distinta altitud, cuenca alta del río Pamplonita, Norte de Santander, Colombia. Diversidad de orden 0D ; diversidad de orden 1D ; diversidad de orden 2D .

En el caso de los insectos la diversidad 0D mostro que los sitios con especies más efectivas fueron El Escorial y Borrero, para la diversidad 1D el lugar con mayor número de especies abundantes fue el Escorial con 3.16 y el de menor especies abundantes fue Bataga con el 1.62; para la diversidad 2D el mayor número de especies dominantes lo presento el Escorial con el 2.54, seguido por la palmita con el 2.38 y el de menor diversidad Bataga con el 1.31 (Figura 12).

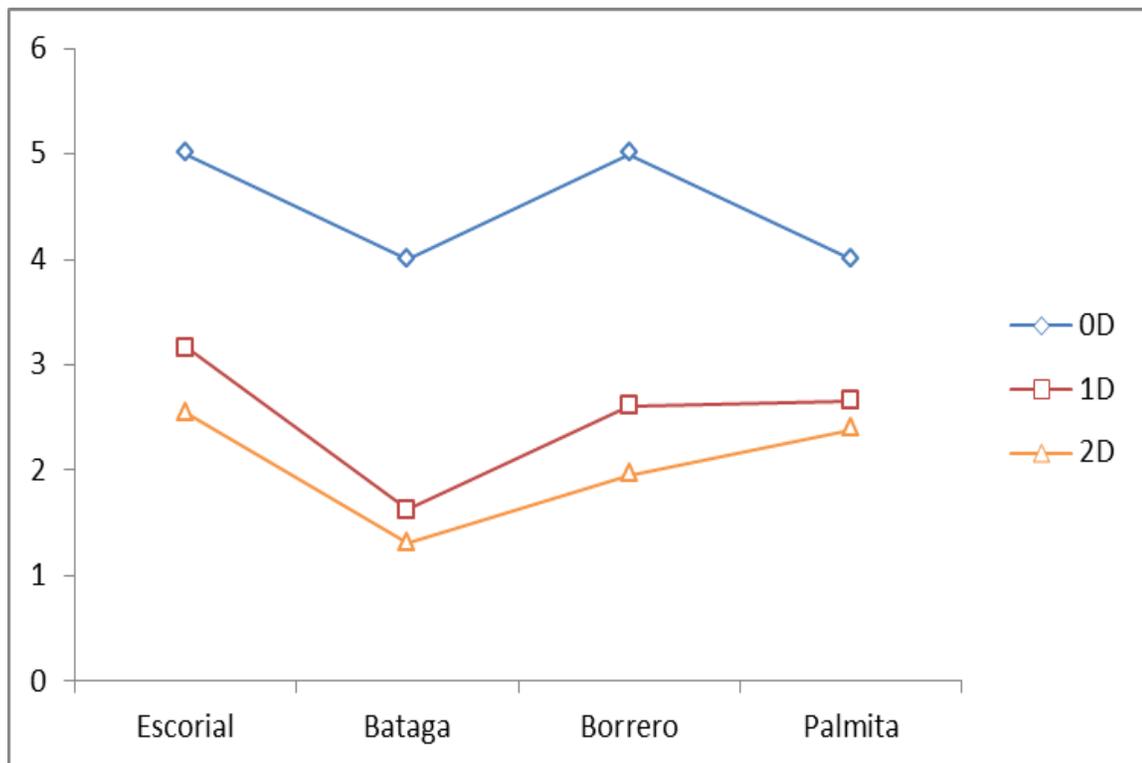


Figura 12: Perfiles de diversidad alfa para los insectos asociados a las bromelias, de los diferentes sitios en un gradiente altitudinal cuenca alta del rio Pamplonita, Norte de Santander, Colombia. Diversidad de orden $0D$; diversidad de orden $1D$; diversidad de orden $2D$.

Análisis clúster bajo el criterio de similitud

El análisis de similitud mediante el uso del índice cualitativo de Jaccard presencia/ausencia de los individuos, permite observar la similitud entre las localidades, Borrero y Bataga presentan una similitud del 80%, estas comunidades se relacionan con el Escorial en

un 60% y la Palmita por debajo del 50%, paralelamente el índice de Morisita basado en las abundancias de las especies, muestra la similitud por encima del 90% entre las localidades Borrero, Bataga y Escorial, mientras que la Palmita presenta una similaridad del 75%, con respecto a esto para el caso de los insectos (Figura 13).

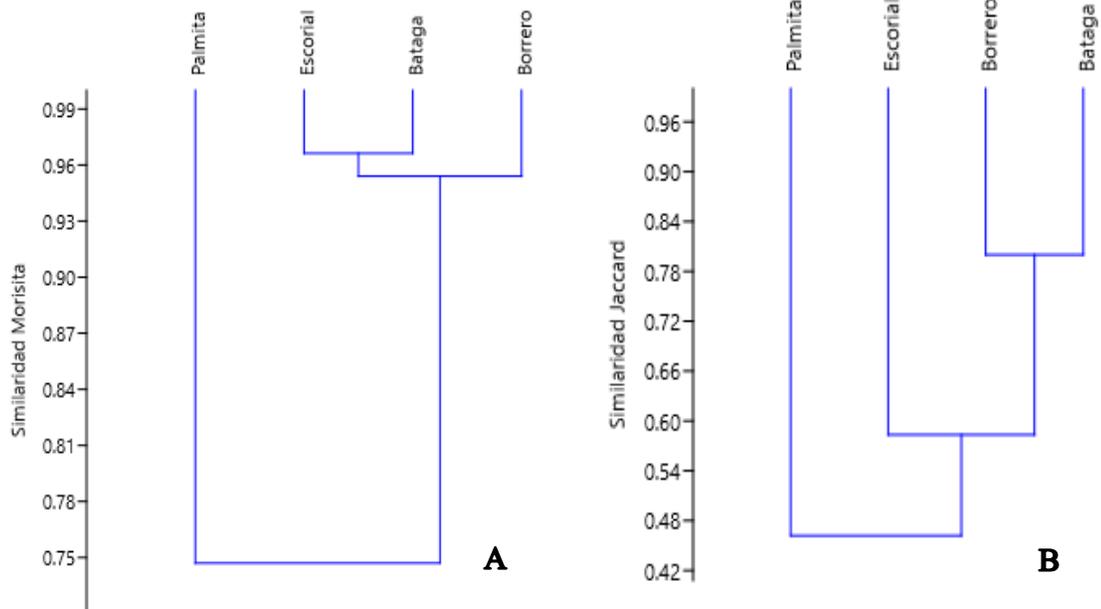


Figura 13: Cluster por localidades en riqueza de especies (A), cluster por riqueza y abundancia de especies (B).

En el caso de las plantas (figura 14) el índice de Morisita muestra la similaridad entre Bataga y Escorial del 80%, en el caso de Borrero del 65% y para la palmita del 10 %, mientras que el índice de Jaccard muestra los mismos resultados, variando los porcentajes, para el caso de Escorial y Bataga con el 70%, para Borrero del 37% y para la Palmita del 10%. Lo que indica la semejanza para las comunidades para ambos casos estudiados.

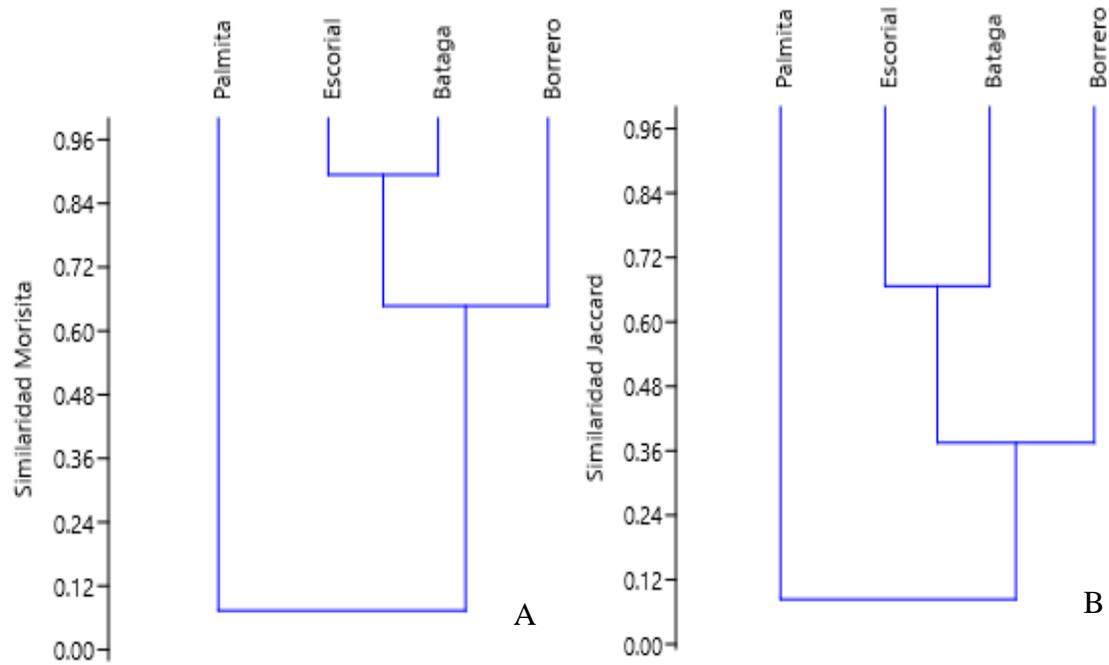


Figura 14: Cluster por localidades en riqueza de especies (A), cluster por riqueza y abundancia de especies (B).

DISCUSION

Estructura y composición del brómeliás y entomofauna asociada

Para la familia Bromeliaceae se registró un total de 3 géneros, 12% de los géneros registrados para Colombia y el 30% para el departamento Norte de Santander (Betancur, 2015). De los tres géneros registrados *Tillandsia* fue el género que se encontró a lo largo de todo el gradiente de estudio; para el caso de la palmita el género *Racinaea* fue específico del lugar, mientras que el género *Vriesea* no se encontró en este sitio. El género *Tillandsia* presentó la mayor cantidad de individuos distribuidos en el gradiente debido a la adaptabilidad y competitividad que posee el género dentro de la familia (Galeano, datos no publicados; Rojas & Sanchez, 2015), además de presentar su mayor riqueza en la región andina para bosques situados entre 2000 y 3000 de altitud (Rojas & Sanchez, 2015). El estudio muestra que las especies *T. compacta*, *T. complanta*, *T. recurvata*, *R. tenuispica* presentan concordancia con los datos obtenidos por Betancur (2015) para las altitudes de estas especies, mientras que *V. robusta* difiere en los niveles altitudinales para Colombia, teniendo como menor altitud 2440 msnm.

Para el caso de los insectos el orden más representativo fue díptera con el 4% de las familias que se encuentra registradas para la Colombia (Wolf et. Al, 2016), en el caso de los coleópteros con el 0.8% de las familias registradas para el país (Bouchard et.al, 2011), para el caso de este orden cinco familias de coleópteros acuáticos se han relacionado como fitotelmata en la región neotropical, los estudios llevados a cabo por Frank y Lounibos (2008) cita a representantes de las familias Scirtidae, Dytiscidae e Hydrophilidae que habitan en las brómeliás, en el estudio se obtuvo la familia Scirtidae, concordantes con los estudios realizado por Ospina-Bautista y colaboradores (2004); por último los collémbolos con el 8.3% de los collembolos registrados para el país, estos conocidos principalmente por los trabajos realizados en agroecosistemas de maíz y algodón en Valle del Cauca, Tolima y Córdoba (Ospina et al, 2009).

Con relación a la riqueza de especies para cada punto altitudinal, el sitio con mayor riqueza lo presentó Borrero con cuatro especies (2300 msnm) distribuidas en dos géneros, valores similares a los encontrados por Mondragón y colaboradores (2006) con tres géneros, llevado a cabo en un rango altitudinal entre los 1900 y 3000 msnm. Según Zotz (2005) la disminución del número de especies a altitudes mayores o menores al intervalo entre los 1500 y 2000 msnm está relacionada con las variaciones ambientales sobre todo la humedad y la temperatura, lo que explica porque el Escorial y la palmita presentan los valores de riqueza más bajos. Una de las limitantes para la baja riqueza de brómeliás en la Palmita se deba a la baja humedad, ya que es una de las causas más importantes en la distribución de epifitas (Laube & Zotz, 2003). Para el caso del El Escorial que se encuentra a una altura superior la principal limitante puede ser las bajas temperaturas, ya que algunas epifitas no son susceptibles a la ausencia de calor (Benzing, 1990; Zotz, 2005) (figura 7).

La composición de los insectos en cuanto a riqueza y abundancia de insectos asociados a brómeliás son similares a los estudios realizados por Liria (2007), Araujo et al (2007), Jabiol et al (2009), donde el orden díptera fue el más representativo, seguido por el orden coleóptera. La riqueza taxonómica de larvas de dípteros, se puede atribuir a las distintas adaptaciones morfológicas, alimenticias y reproductivas (Murillo et al, 2016). La presencia de dípteros de la familia Culicidae y Chironomidae aumentan la importancia de los resultados ya que son muy abundantes en las investigaciones realizadas de dípteros asociados a brómeliás (Azulim & Brisola, 2007; Goulart et al, 2009). Para el orden Coleoptera el segundo en riqueza con la familia Scirtidae coinciden con los estudios realizados por Richardson (1999) y Ospina-Bautista et al., (2004), los cuales explican que los individuos de la familia Scirtidae se han adaptado a las condiciones de fitotelmata, por ser trituradores-herbívoros que se alimentan de la microflora asociada con la hojarasca que se acumula dentro de la brómelia; además, la presencia de agallas traqueales retractiles les ayuda a obtener un suplemento auxiliar de oxígeno cuando se encuentran sumergidas (Merritt et al. 2008). La presencia de la familia Scirtidae indica la presencia de bosques con árboles grandes, una productividad primaria neta alta y una mayor diversidad de plantas (Richardson, 1999), la presencia de larvas de la familia Chironomidae, indica la presencia de lugares luminosos (Laessle, 1961) (figura 8).

El total de individuos colectados para brómeliadas epifitas de 1267 individuos, concuerda con los resultados obtenidos por Mondragón (2006), mostrando al género *Tillandsia* como el de mayor riqueza, coincidiendo con los datos obtenidos por Rojas & Sánchez (2015), pero inferior comparado con los estudios realizados por Alvarado et al. (2013). Para los insectos se recolectaron un total de 1184 individuos, difiriendo de los obtenidos por Aguilera & Isaza (2011) y Mosquera et al. (2016). El alto nivel de captura demuestra la capacidad que tienen los hábitats que componen la región andina.

La curva de refracción bajo el método de Chao y Jost (2012), demuestra el número considerable de especies reales distintas en las distintas zonas de vida, atribuida a las condiciones óptimas durante el muestreo (Olarte-Quñones et al., 2016). La distribución de las abundancias de las brómeliadas para cada rango altitudinal muestra algunas especies que se repiten entre sí, las especies del género *Tillandsia* encontradas coinciden por lo propuesto por Smith & Downs (1978), se obtuvieron resultados análogos obtenidos por Betancur (2015), según el rango altitudinal para las especies del género encontradas; para el caso del género *Vriesea* se obtuvo un registro altitudinal para la especie (ver figura 9).

Para el caso de los insectos la mayor abundancia y riqueza de los órdenes Diptera y Coleoptera se debe a la capacidad de dispersión por vuelo y ovoposición creada por la brómeliada para el desarrollo de la larva, lo que permite sobrevivir a condiciones extremas (Judd, 1998), estos grupos coinciden con las otras investigaciones como las de Ospina-Bautista (2004) desarrollado en un bosque de montaña en la cordillera oriental colombiana, coincidiendo con los resultados obtenidos por Alvarez et al. (2013) en un estudio sobre macroinvertebrados realizado en el departamento de Boyacá. Diptera es abundante ya que sus larvas poseen adaptaciones morfológicas como sifones y espiráculos que ayudan a la respiración de aire y desarrollo de ambientes acuáticos que no posean grandes cantidades de oxígeno (Merritt & Cummins, 1984), eficiencia como colectores y filtradores de materia orgánica (Ospina et al., 2004). Mientras que el orden Coleoptera son habitantes comunes en las hojas axilares, aprovechando la descomposición de materia vegetal (Merritt & Cummins, 1984) (ver figura 10).

Diversidad de bromelias y entomofauna por zona de vida

De acuerdo con lo planteado por Montoya et al. (2016) estimar la diversidad por el número efectivo de especies permite hacer una comparación e interpretación de la diversidad por zonas de vida. De acuerdo con Wolf & Flamengo (2003), la mayor diversidad de brómeliás se encuentra a alturas que comprende entre los 1500 y 2000 msnm, para Colombia los estudios realizados por Alvarado et al. (2013), indica que este rango se encuentra entre 2500 a 3000 msnm dependiendo de la cobertura vegetal. La diversidad de orden 0D para los sitios de El Escorial y Bataga son iguales, siendo los sitios con mayor riqueza de especies, la diversidad de 1D muestra que El Escorial posee el número efectivo de especies (2.7), mientras que La palmita y Borrero presentan valores similares, para la diversidad de orden 2D muestras que el sitio con mayor número de especies dominantes El Escorial, seguido por La palmita y por último Bataga. La comparación para distintas zonas de vida es la basada en la diversidad de 1D , según Krömer et al., (2005) los factores limitantes para la distribución de epifitas en cuanto altitud es la humedad, lo cual explica porque El Escorial presenta el mayor valor para este orden de diversidad (ver figura 11).

En cuanto a insectos la diversidad de orden 0D , muestra a los sitios El Escorial y Borrero como los sitios con más riqueza de especies, en cuanto a diversidad de orden 1D El Escorial es el sitio con mayor número de especies efectivas, seguido por La Palmita, a diferencia de la diversidad de tipo 0D , los mismos resultados se obtuvieron para la diversidad de orden 2D . Según los estudios realizados por Araujo et al. (2007), la diversidad y abundancia de invertebrados asociados a brómeliás dependen del área el volumen de la planta, ya que estas le permiten almacenar agua y hojarasca provenientes del dosel, facilitando la colonización de insectos. La similitud entre las especies de brómeliás en los sitios, formando pequeños reservorios para almacenar agua y detritus, así los procesos de competencia y depredación serán similares, mostrando similitud con los estudios realizados por Ambruster (2001) para los géneros *Guzmania*, *Streptocalis* y *Tillandsia*. Otro factor que explica la gran diversidad de insectos con capacidad de fitotelmata, son los reservorios para la reproducción, capacidad de alimento para larvas (Barrera, 1996; Judd, 1998) (ver figura 12).

Análisis clúster bajo el criterio de similitud

Comparando las especies por sitio altitudinal (0D) el análisis de similitud de Morisita para la familia Bromeliaceae, muestra el alto porcentaje de similitud para los sitios Bataga y Escorial, mientras que el análisis de Jaccard la alta similitud entre sitios lo presenta Bataga y Borrero (ver figura 13). La alta similitud entre los sitios en especial los nombrados anteriormente se deba a la similitud de los forofitos de los sitios coincidiendo con los resultados obtenidos por Rzedowski (2006), otro factor es la pluviosidad de los sitios según Gomez & Winkler (1991) la cantidad de lluvia contribuye a la presencia de epifitas en los sitios, según los datos del IDEAM (datos pedidos a la entidad) (2018), todos los sitios presentan similitud en cuanto a pluviosidad durante los últimos ocho años; la acumulación de material orgánico en las ramas pudo inferir en la similitud de los de los sitios, según Zotz y Andrade (2002) es un factor determinante a la hora del establecimiento de brómeliás, esto puede evidenciar porque La palmita es el sitio que menor semejanza presenta con los demás sitios de muestreo para el estudio, además de las altas temperaturas y tener una temporada de sequía más larga (Hietz, 2010; Reyes et al., 2012).

Comparando los insectos tanto para El Escorial como Bataga presentan el porcentaje más alto para los análisis de similitud de Jaccard como el de Morisita (ver figura 14), es decir comparten familia de insectos. La entrada de luz, la concentración de oxígenos son factores importante para los ambientes de fitotelmata, ante la apertura del dosel (Brouard et al., 2012), la semejanza de los sitios explica el alto porcentaje de similitud para estos sitios. La acumulación de hojarasca promueve la formación de ácidos húmicos propiciando el desarrollo de larvas (Ospina et al., 2004). El agua de la brómelia ofrece un ambiente uniforme y estable en cuanto a temperatura lo que facilita el desarrollo larvario de los insectos (Lasprilla, 2003). La fragmentación del ecosistema ocasiona claros que disminuyen la población de macroinvertebrados, lo que indica que algunas familias son sensibles al grado de disturbio (De Lyra, 2006). La presencia de hojas anchas en la roseta de las brómeliás permite una mayor cantidad de hojarasca y espacio de colonización, el número de hojas indica el número de compartimientos indica la relación para el ensamblaje fitotelmatico de las brómeliás (Ospina et al., 2008).

CONCLUSIONES

- No existe una relación entre la riqueza de entomofauna y la diversidad de brómeliás a lo largo del gradiente altitudinal, la diversidad de la familia Bromeliaceae y su capacidad de fitotelmata, se ve influenciado por la capacidad de las especies para adaptarse a distintos factores ambientales, la vegetación, el forofito, cantidad de ramas, disponibilidad de luz y las precipitaciones, influyen sobre la riqueza, abundancia y distribución de brómeliás a lo largo de un gradiente altitudinal. Este estudio aumenta los estudios relacionados con fitotelmata del país, y llena vacíos de conocimiento sobre el tema para el departamento Norte de Santander.
- La familia Bromeliaceae para cada zona presenta una baja riqueza de especies, debido a factores ambientales como humedad, clima y características propias de las especies y géneros. Aunque algunas especies se comparten entre sitios, se ven afectados por la fragmentación de los hábitats y el estado de conservación de los bosques de la región limita la riqueza de la familia, la falta de información y el papel ecológico que desempeñan en el ecosistema.
- El género *Tillandsia* presenta un alto grado de adaptabilidad, siendo el género de mayor riqueza de la zona.
- Las brómeliás funcionan como albergue para distintos organismos, principalmente Diptera y Coleoptera, cuyas necesidades biológicas se ajustan al ambiente suministrado por las brómeliás, su capacidad de almacenar hojas en sus brácteas, baja susceptibilidad a cambios en el ambiente formado dentro de estas, además de ser un factor de estudio para determinar el grado de susceptibilidad y sensibilidad del ambiente a los cambios antrópicos de las zonas de vida.

- No hubo relación específica de insectos con las especies de brómelias mostrando la similitud de las especies en su función de fitotelmata. Los factores ambientales son de gran importancia para entender la relación que presentan en cuanto a distribución latitudinal, la temperatura y la capacidad de captar hojarasca son algunas características que permiten establecer la relación que presentan los organismos que habitan las brómelias, dependiendo de los organismos presentes se puede establecer el grado de perturbación y la capacidad de las especies en cuanto límites altitudinales.

ANEXOS

TABLA QUE MUESTRA LA FAMILIA DE INSECTOS ASOCIADOS A LAS BRÓMELIAS ENCONTRADAS EN EL	
ESTUDIO 	CULLICIDAE
	CERATOPOGONIDAE
	COLLEMBOLA
	THAUMALEIDAE



CHIRONOMIDAE



SCIRTIDAE

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, A., Armesto Sanguino, O., Olarte Quiñónez, C., Solano, L., Albornoz Espinel, M., Cabrera, J., & Carrero Sarmiento, D. (2018). Riqueza potencial de las especies de ranas y mariposas diurnas en tres unidades biogeográficas del nororiente de Colombia: implicaciones para la conservación. *Acta Biológica Colombiana*, 23(2), 151-162. doi:<https://doi.org/10.15446/abc.v23n2.65300>.
- Alvarado-Fajardo, V. M., Morales-Puentes, M. E., & Larrota-Estupiñán, E. F. (2013). Bromeliaceae en algunos municipios de Boyacá y Casanaré, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 37(142), 5-18.
- Alvarez, W. W., Botero, M. F., & Cortés, F. (2013). Macroinvertebrados asociados a *Guzmania mitis* LB Smith (Bromeliaceae) en dos fragmentos de robleal. *Colombia forestal*, 16(1), 5-20.
- Alvear, M. (2010). Diversidad florística y estructura de remanentes de bosque andino en la zona de amortiguación del parque nacional natural Los Nevados, Cordillera Central Colombiana. *Caldasia*, 32(1):40.
- Amadeo, F. E., Dias, J. D., Segovia, B. T., Simões, N. R., & Lansac-Tôha, F. A. (2017). Effects of bromeliad flowering event on the community structuring of aquatic insect larvae associated with phytotelmata of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 29.
- Andrade, J. & P. Nobel. (1997). Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 29: 261-270.
- Araújo, V.A; Melo, S.K; Araújo, P.A; Gomes, M.L.M & Carneiro, M.A.A. (2007). Relationship between invertebrate fauna and bromeliad size. *Brazilian Journal of Biology* 67 (4) 611- 617.
- Armbruster, P., R.A. Hutchinson and P. Cotgreave. (2002). Factors influencing community structure in South America tank bromeliad fauna. *Oikos*. 96: 225-234.
- Azulim G, Brisola C. 2007. Immature mosquitoes (Diptera: Culicidae) on the bromeliad *Nidularium innocentii* in ombrophilous dense forest of Santa Catarina Island, Florianópolis, Santa Catarina State, southern Brazil. *Biotemas*. 20 (2): 27-31.

- Barrera, R. 1996. Competition and resistance to starvation in larvae of container-inhabiting *Aedes* mosquitoes. *Ecological Entomology* 21: 117-127.
- Bennett, B. (2000). Ethnobotany of Bromeliaceae. En Benzing, D. H. edit. *Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Benzing, DH. (1990). *The biology of vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benzing DH, Burt KM. (1970). Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bull Torrey Bot Club*. 97: 269-79. doi: 10.2307/2483646.
- Benzing DH. (1973). The monocotyledons: their evolution and comparative biology I. Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae. *Q Rev Biol*. 48: 277-90.
- Benzing DH. (1980). *The Biology of the bromeliads*. Eureka: Mad River Press; 304 pp.
- Benzing, DH. (1990). *Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota*. Cambridge University Press p. 376.
- Benzing, DH. (1995). Vascular Epiphytes, p. 225-254. In M.D. Lowman & N.M. Nadkarni (eds.). *Forest canopies*. Academic, San Diego, California, EU - BØgh, A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana*. 13: 25-34.
- Benzing DH. (1998). Vulnerabilities of tropical forest to climate change: The significance of resident epiphytes. *Climate Change* 39:519-540.
- Benzing, D. (2000). Basic structure, function, evolution and ecology: Bromeliaceae Profile of an Adaptative Radiation. London, United Kingdom: Cambridge University (pp. 19-70)
- Benzing, D. (2010). *Native bromeliads of Florida*. Florida, United States: Pineapple press (pp. 25-55).
- Bernal, R., S.R. Gradstein & M. Celis (eds.). 2015. *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>
- Betancur, J., y García N. (2006). Las bromelias. En García, N y G, Galeano. (2006). *Libro rojo de Plantas de Colombia, Volumen 3: Las bromelias, las labiadas y las pasifloras*. Serie de libros

rojos de especies amenazadas de Colombia, Bogotá, Colombia Instituto Alexander Von Humboldt (pp. 51).

Beutelspacher, C. R. (1971). Una bromeliácea como ecosistema. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). *Biología*, 2,82-87.

Beuteispacher, C. R. (1999). Bromelias como ecosistemas. Con especial referencia a *Aechmea bracteata* (Swartz) Griseb. México, 123.

Bouchard; Yves Bousquet; Anthony E. Davies; Miguel A. Alonso-Zarazaga; John F. Lawrence; Chris H. C. Lyal; Alfred F. Newton; Chris A. M. Reid; Michael Schmitt; S. Adam Ślipiński; Andrew B. T. Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys* 88: 1–972 (april, 2011).

Brouard, O; Cereghino, R; Corbara, B; Leroy, C; Pelozuelo, L; Dejean, A & Carrias, J.F. (2012). Understorey environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems *Freshwater Biology*, 57, 815-823.

Campos, RE *Hydrobiologia* (2010) 652: 311. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0364-y>.

Campos Raúl, E., Spinelli, G., & Mogi, M. (2011). Culicidae and Ceratopogonidae (Diptera: Nematocera) inhabiting phytotelmata in Iguazú National Park, Misiones Province, subtropical Argentina.

Castaño MR. 2002. Estructura de la comunidad de artrópodos epífitos y su papel en el crecimiento de *Tillandsia violácea* (Bromeliaceae) en un bosque templado de Hidalgo, México. Tesis de doctorado en ciencias, UNAM. México.

Castaño-Meneses, G. 2002. Estructura de la comunidad de artrópodos epífitos y su papel en el crecimiento de *Tillandsia violácea* (Bromeliaceae) en un bosque templado de Hidalgo. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 113 pp.

Ceja Romero Jacqueline, Espejo Serna Adolfo, López Ferrari Ana, García Cruz Javier, Mendoza Ruiz Aniceto, Pérez García Blanca. (2008). Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México.

- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage- based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533-2547.
- Chao, A., Ma, K. H., and Hsieh, T. C. (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cruz-Ruiz, G. I., Mondragón, D., & Santos-Moreno, A. (2012). The presence of *Abronia* oaxacae(Squamata: Anguidae) in tank bromeliads in temperate forests of Oaxaca, Mexico. *Brazilian Journal of Biology*, 72, 337-341.
- Cucutanuestra. (2015). Cucutanuestra. Obtenido de <http://www.cucutanuestra.com/temas/geografia/municipios/region-sur/pamplonita/pamplonita.htm>.
- De Carvalho, A. L. G., & De Araújo, A. F. B. (2007). Ecomorphometric structure of Restinga da Marambaia lizard community, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoología*, 24, 786-792.
- De Lyra, C.M. (2006). Análise da vegetação e da entomofauna de coleópteros ocorrentes em fragmentos de floresta serrana de brejo de altitude no estado da Paraíba. Paraíba: Universidade federal da Paraíba, Centro de ciências agrárias, Departamento de fitotecnia Programa
- Diaz, I.A., K. E. Sieving, M.E. Peña-Foxon, J. Larrain & J.J. Armesto. (2010). Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest Ecology & Management* 259: 1490-1501.
- Dickinson, K.J.M., A.F. Mark & B. Dawkins. (1993). Ecology of lianoid/epiphytic communities in coastal podocarp rain Ed. Springer Verlag, Berlin. 441 pp.
- Engwald, S., V. Schmit-Neuerburg, and W. Barthlott. (2000). Epiphytes in rain forest of Venezuela _ diversity and dynamics of a biocenosis. In: Breckle S.W., B. Schweizer and U. Arndt, eds. Results of worldwide ecological studies. Proceedings of the 1st Symposium by the AFW

Schimper-Foundation _ from H. and E. Walker _ Hoheneim, Oktober 1998. Stuttgart-Hoheneim, Verlag Gunter Heimbach: 425-434.

Espejo-Serna, A., y A. López Ferrari; I. Ramírez Morillo; B.K. Holat; H. Luther and W. Till 2004; Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana*, 25(1): 33-86.

Espinal-T, L. (1977). Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia: memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Instituto geográfico Agustín Codazzi.

Ferreira, C.P. (1981). Fauna associada às bromélias *Cannistrum aff. giganteum* (Baker) L.B. Smith e *Noeregelia cruenta* (R. Graham) L.B. Smith de restinga do litoral norte do Estado de São Paulo.

Fish, D. (1983). Phytotelmata: flora and fauna. En Frank J. H., & Lounibos L. P. (Eds.). *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts of aquatic insect communities* (pp. 161-190). Medford, E.E.U.U: Plexus.

Frank, J. H. (1983). Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*, 101-128.

Frank, J.H. (1983). Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. In: Frank J.H. and L.P. Lounbos, eds. *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. Plexus publishing, New Jersey, 101-128p.

Frank, J.H. (2002). Bromeliad Biota. <<http://bromeliadbiota.ifas.ufl.edu/>>.

Frank, J. H., Sreenivasan, S., Benschhoff, P. J., Deyrup, M. A., Edwards, G. B., Halbert, S. E., ... & Steck, G. J. (2004). Invertebrate animals extracted from native *Tillandsia* (Bromeliales: Bromeliaceae) in Sarasota county, Florida. *Florida Entomologist*, 87(2), 176-185.

Frank, J. H. and L. P. Lounibos. 2008. Insects and allies associated with bromelias: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 1: 125–153.

Frank, J. H., & Lounibos, L. P. (2009). Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial arthropod reviews*, 1(2), 125-153.

- Fish D. (1983). Phytotelmata: Flora and fauna. En: Frank JH, Lounibos LP (eds.). Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities. New Jersey: Plexus Publishing Inc; pp. 1-27.
- Foissner, W, Strüder-Kypke, M, Staay, G.W.M, Staay, S.M. & Hackstein, J.H.P. (2003). Endemic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a combined morphological, molecular, and ecological study. *European Journal of protistology* 39: 365-372.
- García-Franco, J. G. y T. Toledo-Aceves. (2008). Epífitas vasculares (bromelias y orquídeas). Páginas 69-93 en R. H. Manson, V. Hernández-Ortíz, S. Gallina y K. Mehlreter, editores. *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.
- Gentry, A. H. y C. H. Dodson. (1987). Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205- 233.
- Gentry, H. A. (1995). Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds.). Cambridge University Press. Pp. 146-194.
- Gómez, M. A. y S. Winkler. (1991). Bromelias en manglares del Pacífico de Guatemala. *Revista de Biología Tropical* 39(2): 207-214.
- Gómez, M. Á., & González, M. B. (2016). Diversidad de macroinvertebrados acuáticos asociados con Bromeliaceae en una zona de bosque pluvial tropical, Chocó, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 6(2 Jul-Dic), 147-153.
- Goulart M, César T, Fernández T, França ML, Lounibos LP, Lourenço-De-Oliveira R. 2009. Bromeliad-inhabiting mosquitoes in an urban botanical garden of dengue endemic Rio de Janeiro. Are bromeliads productive habitats for the invasive vectors *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*. *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 104 (8): 1171-6. doi: 10.1590/S0074-0276200900080001
- Gradstein, S. R., N. M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz y N. Nöske. (2003). A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana* 24(1): 105-111.

- Greeney H. (2001). The insects of plant held waters: a review and bibliography. *J Trop Ecol.* 17: 241-60. doi: 10.1017/ S026646740100116X.
- Gutiérrez González Diana, Salamanca Barrera Andrea. (2015). Guía visual de bromelias presentes en un sector del parque natural Chicaque. Universidad Pedagógica Nacional. Colombia.
- Hamilton, L. (2001). Una campaña por los bosques nublados: ecosistemas únicos y valiosos en peligro. Instituto Nacional de Biodiversidad, 41-49.
- Haubrich, C.S., Pires, A.P.F., Esteves, F.A. & Farjalla, V.F. (2009). Bottom-up regulation of bacterial growth in tropical phytotelm bromeliads *Hidrobiologia* 632: 347-353.
- Hietz, P. 2010. Ecology and ecophysiology of epiphytes in tropical montane cloud forests. In: Bruijnzeel, L. A., F. N. Scatena y L. S. Hamilton (eds.). *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press. Nueva York, USA. pp.67-76.
- Hofstede, R. G. M., J. H. D. Wolf y D. H. Benzing. (1993). Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian upper montane rain forest. *Selbyana* 14: 37- 45.
- Holdridge, L. R. (1977). Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa y mapas. Bogotá: Instituto Geográfico “Agustín Codazzi.
- Holmes, S. (1991). Boquejo de clasificación de plantas. Traducido por: Dominguez, A. Berlin, Alemania: Deutschland (pp. 25-45).
- Holst, B.K. (1994). Checklist of Venezuelan bromeliaceae with notes on species distribution by state and levels of endemism. *Selbyana*. 15(1):132-149.
- Hornung-Leoni, C. T., Márquez, J., & Bueno-Villegas, J. (2011). Arthropods Associated with *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae) from Hidalgo State, México, with Three First State Records of Coleoptera Species I. *Entomological news*, 122(5), 469-476.
- Ingunza J. (1995). Composición de especies y caracterización ecobiológica de mosquitos (Diptera: Culicidae) y otros insectos acuáticos de bromelias (Bromeliaceae) en la Sierra de San Luis y

Cerro Santa Ana, Edo. Falcón. Trabajo Especial de Grado. Caracas: Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela; 94 pp.

Isaza, C; Betancur, J. (2009). Relación entre la biomasa y algunas características morfológicas de las bromelias fitotelmatas de un bosque alto andino colombiano. *Caldasia*, [S.l.], v. 31, n. 1, ene. ISSN 2357-3759. Disponible en: <<https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/36054/37426>>.

Jabiol J, Corbara B, Dejean A, Céréghino R. (2009). Structure of aquatic insect communities in tank-bromeliads in an East-Amazonian rainforest in French Guiana. *Forest Ecol Manag.* 257: 351-60. doi: 10.1016/j.foreco.2008.09.010.

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375.

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427–2439.

Judd, D. D.1998. Review of a bromeliad-ovopositing lineage in *Wyeomyia* and the resurrection of *Hystatomyia* (Diptera: Culicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 91: 572-589.

Juncá FA. Da Silva Borges DO. 2002. Fauna associada a bromélias terrícolas da Serra da Jibóia, Bahia. *Sitientibus série Ciências Biológicas* 2: 73-81.

Kapelle, M., & Brown, A. (2001). *Bosques nublados del neotropico*. Santo Domingo de Heredia: Instituto Nacional de Biodiversidad.

Kitching, R. L. (2000). *Food webs and container habitats. The natural history and ecology of phytotelmata*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.

Krauss, B.H. (1948). Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Annanas comosus* (L.) Merr. II. The leaf. *Botanical Gazette* 110:333-404.

Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein y A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevation gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32: 1799-1809.

- Krömer, T., M. Kessler y S. R. Gradstein. (2007). Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* 189(2): 261-278. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-006-9182-8>.
- Krömer, T., A. Acebey y A. R. Smith. (2013). Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida) in Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa* 82: 29-44.
- Krömer, T., J. G. García-Franco y T. Toledo-Aceves. (2014). Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. In: González-Zuarth, C. A., A. Vallarino, J. C. Pérez-Jimenez y A. M. Low-Pfeng (eds.). *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC) - El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). México, D.F. y Campeche, México. pp. 606-623.
- Laessle A. (1961). A micro-limnological study of Jamaican broleiards. *Ecology*. 43 (3): 499-517. doi: 10.2307/1932236.
- Lasprilla, E. (2003). Entomofauna presente en los espacios interfoliares de la epífita *Tillandsia complanata* (Bromeliaceae) en un bosque altoandino del Parque Nacional Natural Pisba, Boyacá. Tunja. (Trabajo de pregrado, Biología). Tunja: Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia-Escuela de Biología .190 p.
- Laube, S., y G. Zotz. 2003. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Ecology* 17: 598604.
- Lawton JH. (1986). Surface availability and insect community structure: the effects of architecture and fractal dimension of plants. En: Juniper BE, Southwood TRE (eds.). *Insects and the plant surface*. London: Edward Arnold; 360 pp.
- Liria J. (2007). Fauna fitotelmata en las bromelias *Aechmea fendleri* André y *Hohenbergia stellata* Schult del Parque Nacional San Esteban, Venezuela. *Rev Peruana Biol.* 14 (1): 33-8. doi: 0.15381/rpb.v14i1.1753

- Lopez, L. C. S., & Rios, R. I. (2001). Phytotelmata faunal communities in sun-exposed versus shaded terrestrial bromeliads from southeastern Brazil. *Selbyana*, 219-224.
- Lüttge U. (1989). *Vascular Plants as Epiphytes. Evolution and Ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlín.
- Machado-Allison, C.E, R. Barrera, J.H. Frank, et al. 1985. Mosquitoes communities in venezuela phytotelmata In: Lounibos L.P, J.R Rey, and J.H. Frank, eds. *Ecology of mosquitoes*. Vero Beach, Florida. USA. 79-93p.
- Maguire, B.JR. 1971. Phytotelmata: Biota and Community Structure Determination in Plant-Held Waters *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 439-464.
- McCracken, S. F., & Forstner, M. R. J. (2008). Bromeliad patch sampling technique for canopy herpetofauna in neotropical forests. *Herpetological Review*, 39, 170-174.
- Martínez-Meléndez, N., M. A. Pér Andrade, J. & P. Nobel. (1997). Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 29: 261-270.
- Martínez, V. (2015). La vida en las alturas: plantas epífitas. Sección Ciencia y Luz, *El Diario de Xalapa*. Disponible en: <http://www.uv.mx/cienciauv/blog/vidaenalturasepifitas/>
- Martinez, A. (2017). www.todacolombia.com. Recuperado el 18 de mayo de 2018, de <https://www.todacolombia.com/geografia-colombia/pisos-termicos.html>.
- McCracken, S. F., & Forstner, M. R. J. (2008). Bromeliad patch sampling technique for canopy herpetofauna in neotropical forests. *Herpetological Review*, 39, 17ez-Farrera y A. Flores-Palacios. (2008). Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 56(4): 2069-2086.
- Merritt, R.W., & Cummins, K.W. (eds). (1984). *An introduction to the aquatic insects of North America*. Dubuque: Kendall – Hunt Publishing Company, Dubuque iowa. 722 p.
- Merritt RW, Cummins KW, Berg MB. 2008. *An introduction to the aquatic insects of North América*. Berkeley: University of California; 1158 pp.

- Mestre JUSTICIA Aranha JMR Esper MdeLP. 2001. Fauna de macroinvertebrados asociada a la bromelia *Vriesea inflata* del bosque atlántico (estado de Paraná, sur de Brasil). Archivos brasileños de biología y tecnología 44: 89-94.
- Minambiente. (2016). [Http://biblovirtual.minambiente.gov.co](http://biblovirtual.minambiente.gov.co). Recuperado el 18 de mayo de 2018 de <http://biblovirtual.minambiente.gov.co:3000/DOCS/MEMORIA/MMA-0039/MMA-0039-CAPITULO8.pdf>.
- Miranda, M., Arellano, J., Salazar, B., Hernández, F., Quero, R., & Pérez, L. (2007). Bases para el manejo comunitario de bromelias ornamentales. Grupo Autónomo para la Investigación Ambiental AC México.
- Mondragón-Chaparro, D., Villa-Gúzman, D. M., Escobedo-Sarti, G. J., & Franco-Méndez, A. D. (2006). La riqueza de bromelias epífitas a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México. *Naturaleza y Desarrollo*, 4(2), 13-16.
- Montero, G; Feruglio, C & Barberis, I.M. (2010). The phytotelmata and foliage macrofauna assemblages of a bromeliad species in different habitats and seasons *Insect Conservation and Diversity* 3: 92-102.
- Montoya-Molina, S., Isaza-Lopez, L., & León, L. (2016). Escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Sacaraneinae) de la cuenca del Río Dagua, Valle del Cauca, Colombia. *Dugesiana*, 23(2):125-133.
- Moreno, C. (2001).- Métodos para medir la biodiversidad. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.
- Morisita, M. (1959). Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu. Univ. Ser. E. Bio.* 3: 65-80.
- Mosquera Murillo, Zuleyma; Gómez, María Ángela; González, Maria Beatris. (2016) Diversidad de macroinvertebrados acuáticos asociados con Bromeliaceae en una zona de bosque pluvial tropical, Chocó, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical*, [S.l.], v. 6, n. 2 Jul-Dic, p. 147-153. ISSN 22565426.

- Mostacedo, B., & Fredericksen, T. (2000). Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal (p. 92). Santa Cruz, Bolivia: Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR).
- Muñoz, A., P. Chacón, F. Pérez, E. Barrer & J. Armesto. 2003. Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in a temperate rainforest in southern Chile. *Australian Journal of Botany* 51: 381-391.
- Ospina, F. (2004). Comunidad de macroinvertebrados asociados a bromelias tipo tanque en dos fragmentos de bosque de montaña de la Cordillera Oriental. (Tesis de maestría, Ciencias Biológicas). Bogotá: Universidad de los Andes. 128 p.
- Ospina-Bautista F, Estévez V, Betancur J, Realpe E. (2004). Invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri* Baker (Bromeliaceae) en un bosque altoandino (Cundinamarca, Colombia). *Acta Zool Mex.* 20 (1): 153-66.
- Ospina, F., Betancur, J., & Realpe, E. (2004). Estructura y composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneribaker* (Bromeliaceae) en un bosque altoandino colombiano. *Acta Zoológica Mexicana*, 20(1), 153-166.
- Ospina Sánchez, Claudia Marcela, Rodríguez CH, Jairo, & Peck, Daniel C. (2009). Clave para la identificación de géneros de Collembola en agroecosistemas de Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 35(1), 57-61. Retrieved August 14, 2018, from http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-04882009000100011&lng=en&tlng=es.
- Ospina-Bautista F, Estévez-Varón JV, Realpe E, Gast F. (2008). Diversidad de invertebrados acuáticos asociados a Bromeliaceae en un bosque de montaña. *Rev Colomb Entomol.* 34 (2): 224-9.
- Palacios-Vargas JG. 1979. Los colémbolos (Ins.:Apter.) de suelo y hojarasca deepífitas. CISA, Fac. De Ciencias. UNAM. 41-42 pp.
- Pamplonita, A. d. (2013). Pamplonita-nortedesantander. Obtenido de http://pamplonita-nortedesantander.gov.co/informacion_general.shtml#ecologia.

- Panizon, M., Oliveira, E., & Bosa, C. R. (2017). Macrofauna asociada à *Nidularium* Lem.(Bromeliaceae) de diferentes estratos verticais em um fragmento de Floresta com Araucaria, Curitiba, Paraná, Brasil. *Estudos de Biologia*, 36.
- Parra, M.J., K. Acuña, L.J. Corcuera & A. Saldaña. (2009). Vertical distribution of Hymenophyllaceae species along host tree microhabitats in a temperate rainforest in Southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 20: 588-595.
- Pfitsch, W. A., & A. P. Smith. (1988). Growth and photosynthesis of *Aechmea magdalenae*, a terrestrial CAM plant in a moist tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 4:199-207.
- Pinto, R & Jocqué, M. (2013). A new species of *Elpidium* (Crustacea, Ostracoda) from bromeliads in Cusuco National Park, Honduras. *Zookeys* 313: 45-59.
- Rees, J. (1976). The Oaxaca Christmas plant market. *Journal of the Bromeliad Society Bulletin* 6:282-232.
- Reitz R. (1983). Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. *Flora ilustrada Catarinense*. Itajaí: Leme Editor; pp. 1-559.
- Reyes-García, C., M. Mejía-Chang y H. Griffiths. (2012). High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist* 193: 745-754. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03946.x>
- Richardson B. (1999). The bromeliad microcosm and the assessment of fauna diversity in a Neotropical forest. *Biotropical*. 31: 321-36. doi: 10.1111/j.1744-7429.1999.tb00144.x
- Rojas Flórez, Carol Bibiana; Sánchez Montaña, Luis Roberto. (2015) Estructura espacial de epífitas vasculares en dos localidades de bosque altoandino, Pamplona, Colombia. *caldasia*, [s.l.], v. 37, n. 1, p. 15. issn 2357-3759.
- Roldán, G. (2003). Bioindicación de la calidad del agua en Colombia: propuesta para el uso del método BMWP/Col. Antioquia (CO): Universidad de Antioquia. 170 p. ISBN 95-8655-671-9.
- Romero, K., Baquero, N., & Beltran, H. (2016). Banco de semillas en áreas perturbadas de bosque subandino en San Bernardo (Cundinamarca, Colombia). *Colombia forestal*, 19(2): 181-194.

- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1ra. Edición digital. México, D. F. 505 p
- Saldaña, A., M.J. Parra, A. Flores-Bavestrello, L.J. Corcuera & L.A. Bravo. (2014). Effects of forest successional status on microenvironmental conditions, diversity, and distribution of filmy fern species in a temperate rainforest. *Plant Species Biology* 23: 253-262.
- Sánchez-Montaña, L.R., & Gelviz, S. M. (2004). Aspectos florísticos y fitogeográficos de Pamplona. Bistua.
- Seifert, R.P. (1980). Neotropical Heliconia insect communities. *Quarterly Review of Biology*. 57:1-28.
- Seifert, R.P. and R. Barrera. (1981). Cohort studies on mosquito (Diptera: Culicidae) larval living in the water-filled floral bracts of *Heliconia caribaea* (Zingiberales, Musaceae). *Ecological Entomology*. 6:191-197.
- Silva, H.R, Carvalho, A.L.G. & Bittencourt-Silva, G.B. (2011). Selecting a Hiding Place: Anuran Diversity and the use of Bromeliads in a Threatened Coastal Sand Dune Habitat in Brazil *Biotropica* 43(2): 218-227.
- Smith, L. B., & Downs, R. J. (1974). Flora neotrópica. Pitcarnioideae (Bromeliaceae), 14(1), 1-609.
- Smith, L; Downs, R. (1977). Tillandsioidae (Bromeliaceae). *Tillandsia*. Flora Neotropical Monograph. Vol 14. No 2, pp 666-1069.
- Sodré, V.M; Rocha, O. & Messias, M.C. (2010). Chironomid larvae inhabiting bromeliad phytotelmata in a fragment of the Atlantic Rainforest in Rio de Janeiro State. *Brazilian Journal of Biology* 70 (3): 587-592.
- Sodré, VM., Rocha, O., & Messias, MC.. (2010). Larvas de Chironomidae (Insecta, Diptera) em fitotelmata de Bromeliaceae em um fragmento de Mata Atlântica no Estado do Rio de Janeiro. *Brazilian Journal of Biology*, 70(3), 587-592. <https://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842010000300015>

- Tognelli, M., Lasso, C., Bota-Sierra, C., Jimenez-Segura, L., & Cox, N. (2016). Estado de conservación y distribución de la biodiversidad de agua dulce en los Andes Tropicales. Gland, Suiza, Cambridge, UK y Arlington, USA: UICN.
- Sophia, M.G. (1999). Desmídias de ambientes fitotérmicos bromelícolas. *Revista Brasileira de Biologia* 59(1): 141-150.
- Tuomisto, H. (2010) a. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33:2–22.
- Tuomisto, H. (2010) b. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia* 164:853–860.
- Ulloa Ulloa, C., Jorgensen, P. (2005). Endemic plant genera of the Tropical Andes. St. Louis: Database v. Jan Missouri Botanical Garden.
- Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., & Umaña, A. M. (2006). Métodos para el análisis de datos: una aplicación para resultados provenientes de caracterizaciones de biodiversidad. *Manual de Métodos Para el Desarrollo de Inventarios de Biodiversidad*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 185-226.
- Van Der Hammen, T., & Rangel-Ch, J. (1997). El estudio de la vegetación en Colombia. En J. Rangel, P. Lowy, & M. Aguilar-P, *Colombia diversidad Biótica II, tipos de vegetación en Colombia* (pags. 17-57). Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Victorino, A. (2011). Bosques para las personas: Memorias del año internacional de los bosques. Bogotá, D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humbolt y Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- Vis, M. (1995). Proceses and patterns of erosion in natural and disturbed Andean forest ecosystem. En T. Van Der Hammen, & A. Dos Santos, *La Cordillera central Colombiana, transecto Parque de los nevados (tercera parte)*. (pags. 17-182). Berlín: Estudios de ecosistemas tropandinos.
- Wilches-Álvarez, Winston, Botero-Á, Manuel Fernando, & Cortés-P., Francisco. (2013). Macroinvertebrados asociados a *Guzmania mitis* L.B. Sm. (Bromeliacea) en dos fragmentos de

roble dal. Colombia Forestal, 16(1), 5-20. Retrieved December 07, 2017, from http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S012007392013000100001&lng=en&tlng=es.

Wittman PK. 2000. The animal community associated with canopy bromeliads of the lowland Peruvian Amazon rain forest. *Selbyana*. 21 (1-2): 48-51.

Wolf, J. H. D & C. F. J. Koning. (2001). Toward the sustainable harvesting of epiphytic bromeliads: a pilot study of the highland of Chiapas, Mexico. *Biological conservation* 101: 23-31.

Wolf, J. H. D. y A. Flamenco. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, México. *Journal of Biogeography*, 30: 1689-1707.

Wolf, M. (2006). *Insectos de Colombia. Guía básica de familias*. Universidad de Antioquia. 460 pages. 9586559521, 9789586559522.

Wolff, M., Nihei, S. S., & de Carvalho, C. J. B. (Eds.). (2016). *Catalogue of Diptera of Colombia*. Magnolia Press.

Yanoviak SP. (1999)a. Community structure in water-Filler tree holes in Panama: effects of hole height and size. *Selbyana*. 106-15.

Yanoviak SP. (1999)b. Effects of leaf litter species on macroinvertebrate community properties and mosquito yield in Neotropical tree hole microcosms. *Oecologia*. 120: 265-71. doi: 10.1111/j.1744-7429.2001.tb00161.x

Yáñez, X; Cuadro, F. (2012). Composición química y actividad antibacteriana del aceite esencial de las especies *Eucalyptus globulus* y *E. camaldulensis* de tres zonas de Pamplona (Colombia). *Bistua: Revista de la Facultad de Ciencias Básicas*, 10(1).

Yañez, L. Quijano Parra, A., & Meléndez Gélvez, I. (2017). Genotoxicidad en linfocitos humanos inducida por extractos de durazno, *Prunus pérsica* cultivados en Pamplonita Norte de Santander. *Ciencia en Desarrollo*, 8(1), 83-91.

Young K. (2001). Habitat diversity and species diversity: testing the competition hypothesis with juvenile salmonids. *Oikos*. 95: 87-93. doi: 10.1034/j.1600-0706.2001.950110.x

- Zotz, G, P. Hietz & G. Schmidt. (2001). Small plants, large plants - the importance of plant size for the physiological ecology of vascular epiphytes. *Journal of Experimental Botany* 52:2051-56.
- Zotz, G. y J. L. Andrade. (2002). La ecología y la fisiología de las epifitas y las hemiepifitas. In: Guariguata, M. R. y G. H. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. Pp. 271-296.
- Zotz, G. (2005). Vascular epiphytes in the temperate zones a review. *Plant Ecology* 176: 173-183.
- Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes - a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171(3): 453-481. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/boj.12010>
- Zotz, G. (2016). Physiological ecology. In: Zotz, G. (ed.). *Plants on plants - The biology of vascular epiphytes*. Springer. Cham, Switzerland. Pp. 95-137. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0>.
- Zytynska, S.E; Khudr, M.S; Harris, E & Preziosi, R.F. (2012). Genetic effects of tank forming bromeliads on the associated invertebrate community in a tropical forest ecosystem. *Oecologia* 13 March.