

Universidad Autónoma de Chiriquí
Facultad de Ciencias Naturales y Exactas
Escuela de Biología

Diversidad de Insectos Asociados a Bromeliáceas Epífitas (Bromeliaceae) en
Cercas Vivas, Cuesta de Piedra y Buena Vista Arriba, Provincia De Chiriquí,
Panamá

Tesis que presenta:

Ana Lisbeth Quiróz Chirú
CIP: 4-781-2295

Para optar por el grado de Licenciatura en Ciencias Ambientales y Recursos
Naturales

Sometida a consideración de la Comisión de Tesis de la Escuela de Biología

Asesor principal:
Dra. Diana C. Gómez G.

Coasesores:
MSc. Osiris Murcía
MSc. Pedro Caballero

David, Chiriquí, República de Panamá
Noviembre de 2021

DEDICATORIA

A mi papá Guillermo, mi abuelo Samuel, mis hermanos Noelís y Josué y mi mamá Yaditlhin.

AGRADECIMIENTOS

A mis compañeras de licenciatura, María Hernández, Jassiel Rivera y Milagros De Gracia. Igualmente, a mi hermana Noelis. Gracias por hacer de las giras de campo una experiencia agradable, divertida e interesante.

A las Fincas Mama Siw y Ganaláctea por el permiso otorgado. Especialmente, por la amabilidad, apoyo y comprensión para la realización del trabajo de tesis.

A la Dra. Leydis Torres por transmitirme su sincero apoyo y ánimo, sobre todo, su cariño.

Al laboratorio del Museo de Peces de Agua Dulce e Invertebrados (MUPADI) por todas las facilidades brindadas. A los Magister Tomás Ríos y Yusseff Aguirre, por el apoyo en la identificación.

A mi comité de tesis, la Dra. Diana Gómez, MSc. Osiris Murcía y MSc. Pedro Caballero por la orientación en el desarrollo de este trabajo. Gracias por las sugerencias y revisión del documento.

Al Dr. Manuel Jesús Cash, Lic. Ana Vissuetti y MSc. Osiris Murcía por el valioso apoyo en la orientación e interpretación de los análisis de datos y uso de software.

A mi familia, mi papá, mi abuelo Samuel, mis hermanos Noelis y Josué, mi abuela Corina, mi tía Luz. Gracias por estar y mostrarme en cada momento su amor infinito.

A quienes directa o indirectamente, participaron en el desarrollo de este trabajo.

Hoja de Aprobación

“Esta tesis fue aprobada por la respectiva comisión de Tesis de la Escuela de Biología, según los requerimientos de la Facultad de Ciencias Naturales y Exactas de la Universidad Autónoma de Chiriquí”

Dra. Diana Gómez

Directora de tesis

M.Sc. Osiris Murcia

Miembro del Comité asesor

M.Sc. Pedro Caballero

Miembro del Comité asesor

Ana Lisbeth Quiróz Chirú

Estudiante

CONTENIDO

Resumen	3
Abstract.....	4
Introducción.....	5
Objetivos	7
4.1 Objetivo General.....	7
4.2 Objetivos Específicos	7
Revisión de literatura.....	7
5.1 Importancia de las cercas vivas en paisajes ganaderos	7
5.2 Elección de <i>Diphyssa americana</i> para la construcción de cercas vivas.....	9
5.3 Generalidades de las bromeliáceas	9
5.4 Servicios ecosistémicos de las bromeliáceas.....	10
5.5 Relación de las bromeliáceas tanque y los macroinvertebrados.....	13
Materiales y métodos	14
6.1 Área de estudio	14
6.2 Recolecta, procesamiento de las muestras y toma de datos	15
6.3 Identificación de las muestras	16
Resultados y discusión	17
7.1 Composición taxonómica de los insectos asociados a las bromeliáceas epífitas	17
7.2 Relación de la abundancia de insectos y las características de las bromeliáceas epífitas.....	22
7.3 Red alimentaria de la comunidad de insectos que habitan las bromeliáceas epífitas.....	24
Conclusiones.....	28
Perpectivas	29
Referencias bibliográficas.....	30
Anexos.....	37

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Valores de riqueza, uniformidad e índice de Shannon-Weaver de las bromeliáceas epífitas.....	21
Cuadro 2. Número de familias observadas y estimadas en <i>Tillandsia oerstediana</i> y <i>Werauhia gladioliflora</i>	21
Cuadro 3. Parámetros morfológicos y físico-químicos de <i>Tillandsia oerstediana</i> y <i>Werauhia gladioliflora</i>	23
Cuadro 4. Grupos de alimentación de las etapas inmaduras encontradas en <i>Tillandsia oerstediana</i> y <i>Werauhia gladioliflora</i>	27
Cuadro 5. Composición taxonómica de insectos adultos e inmaduros en <i>Tillandsia oerstediana</i> y <i>Werauhia gladioliflora</i>	37

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización de los sitios de colecta en Cuesta de Piedra y Buena Vista Arriba, Provincia de Chiriquí, República de Panamá.....	5
Figura 2. Individuos adultos de Tenebrionidae en hojas secas de <i>Tillandsia oerstediana</i>	19
Figura 3. Curva de familias acumuladas encontradas en <i>Tillandsia oerstediana</i> y <i>Werauhia gladioliflora</i>	21
Figura 4. Relación de los parámetros morfológicos y físico-químicos con la abundancia de insectos en <i>Tillandsia oerstediana</i> y <i>Werauhia gladioliflora</i>	23
Figura 5. <i>Werauhia gladioliflora</i> y <i>Tillandsia oerstediana</i>	24
Figura 6. Hoja de <i>Tillandsia oerstediana</i> con herbívoría.....	27
Figura 7. Insectos colectados en las bromeliáceas epífitas: A) Scirtidae (larva); B) Culicidae (pupa); C) Blattellidae (ninfa); D) Lampyridae (larva); E) Syrphidae (larva); F) <i>Cephalotes</i> sp.; G) Curculionidae; H) Tenebrionidae; I) Chironomidae (larva).....	40

1. RESUMEN

Las bromeliáceas tanques disponen sus hojas en forma de roseta, creando reservorios de agua con variaciones de temperatura, pH y escasos niveles de oxígeno. Estas plantas proporcionan una amplia gama de servicios ecosistémicos; entre ellos, hábitats, fuente de agua, alimento y refugio para diferentes comunidades ecológicas compuestas por bacterias, algas, hongos, invertebrados y vertebrados. Las bromeliáceas son un componente distintivo en los bosques neotropicales y también se encuentran en ecosistemas modificados como las cercas vivas.

Con el fin de conocer la diversidad de insectos asociados a bromeliáceas epífitas en cercas vivas, se registró la composición taxonómica y abundancia de insectos en 48 bromeliáceas epífitas de dos especies: *Werauhia gladioliflora* y *Tillandsia oerstediana*. Se colectó un total de 12,829 individuos correspondientes a nueve ordenes, 45 familias y 94 taxas, representando una diversidad media ($H'=1.59$). Mayormente, se encontraron insectos en formas inmaduras (92 %), con mayor abundancia el orden Coleoptera (57 %), seguido de Diptera (34 %), Hymenoptera (6.5 %) y Lepidoptera (1 %), se encontró una mayor abundancia de insectos en *T. oerstediana* (78 %), la cual tiene una ventaja al ser de mayor tamaño que *W. gladioliflora*. El tamaño y diámetro de las hojas ($p<0.05$) de las bromeliáceas mostraron diferencias significativas. Las observaciones sugieren que el tamaño, firmeza de las hojas y la cantidad de agua en el tanque influyen en la abundancia de insectos. Igualmente, se clasificó la red alimentaria de la comunidad de insectos, encontrando 65 % con alimentación detritívora, demostrando que los detritos son el recurso basal para la comunidad de insectos, principalmente, para las formas inmaduras.

2. ABSTRACT

Bromeliaceae tanks arrange their leaves in rosette form, creating water reservoirs with variations in temperature, pH and low oxygen levels. These plants provide a wide range of ecosystem services, including habitats, water source, food and shelter for different ecological communities composed by bacteria, algae, fungi, invertebrates and vertebrates. Bromeliads are a distinctive component in neotropical forests and are also found in modified ecosystems such as live fences.

In order to know the diversity of insects associated with epiphytic bromeliads in living fences, the taxonomic composition and abundance of insects was registered in 48 epiphytic bromeliads of two species: *Werauhia gladioliflora* and *Tillandsia oerstediana*. A total of 12,829 individuals corresponding to nine orders, 45 families and 94 taxa were collected, corresponding to a mean diversity ($H'=1.59$). Most insects were found in immature forms (92 %), with the highest abundance in the order Coleoptera (57 %), followed by Diptera (34 %), Hymenoptera (6.5 %) and Lepidoptera (1 %), where a higher abundance of insects was found in *T. oerstediana* (78 %), with the advantage of being larger than *W. gladioliflora*. The size and diameter of the leaves ($p<0.05$) of the bromeliads showed significant differences. The observations suggest the size, firmness of the leaves and the amount of water in the tank have an influence on the abundance of insects. Likewise, the food web of the insect community was classified, finding 65% with detritivorous feeding, demonstrating that the detritus is the basal resource for the insect community, mainly for the immature forms.

3. INTRODUCCIÓN

Una fracción sustancial del agua dulce disponible en los bosques neotropicales está contenida en las rosetas de bromeliáceas tipo tanque (Brouard *et al.*, 2012). Estas plantas representan importantes hábitats de agua dulce en el dosel del

bosque para una variedad de organismos terrestres, semi-acuáticos y acuáticos (Zotz, Leja, Aguilar-Cruz & Finzmann, 2020).

Las bromeliáceas epífitas según sus características morfológicas o forma de vida, las hay formadoras de tanques, cuyas hojas de la roseta, por lo general largas, anchas y/o gruesas, se superponen formando un tanque en el que se almacena agua; y las de tipo atmosféricas como aquellas plantas que no forman un tanque de agua, poseen hojas delgadas, rígidas, cubiertas de tricomas y/o en forma de aguja (Benzing, 2000; Adams & Martin, 1986). El término epífita, define aquellas plantas que crecen sobre otras plantas como árboles y arbustos, y enraízan de forma no parasitaria sin tener contacto metabólico con su hospedero (Lüttge, 1989; Benzing, 1998; Zotz, 2016). Al no tener raíces en el suelo, obtienen agua y nutrientes directamente de la atmósfera (Benzing, 1990). Estructuralmente, son dependientes de otras plantas (Zotz & Hietz, 2001) y la función principal de sus raíces es la sujeción (Benzing, 2000).

El agua almacenada en las bromeliáceas tipo tanque contienen cantidades variables de nutrientes producto de la descomposición de hojas, flores, materia fecal animal y organismos vivos que habitan la bromeliácea (Benzing & Renfrew, 1974). Estos nutrientes proporcionan alimento para la propia planta y a una red alimentaria compuesta por organismos que van desde bacterias hasta vertebrados (Kitching, 2000; Ngai & Srivastava, 2006).

La complejidad estructural de estas plantas proporciona un hábitat para diferentes comunidades animales (Richardson, 1999) y éstos, las utilizan de cuatro maneras diferentes (Frank & Lounibos, 2009): a) Como sitio de cría y desarrollo. b) Como “terrarios” donde las áreas que no retienen agua son ocupadas de forma casi o permanente por animales pequeños. c) Como lugares de caza, refugio y humedad para animales “visitantes” o “turistas”. d) Y sirven como alimento para animales terrestres.

Los artrópodos, en sus formas adultas e inmaduras tienen una amplia variedad de hábitat especializados para sus actividades de alimentación, reproducción y refugio. Uno de estos hábitats lo constituyen los cuerpos de agua acumulados en estructuras vegetativas y reproductivas de las plantas, conocidas por Maguire

(1971) como fitotelmas. Estas incluyen huecos en troncos, internudos de bambú, hojas y frutos caídos, inflorescencias de heliconias y bromeliáceas (Fish, 1983 como se citó en Solís Vargas & Chaverri Sánchez, 2006).

Se han encontrado diferentes organismos en hábitats de bromeliáceas, desde formas larvarias de insectos (Castaño-Meneses, Mercado, García-Calderón, Palacios-Vargas, 2014) hasta anfibios (Brito, Almendáriz, Batallas & Ron, 2017) y reptiles (Henle, Knogge, 2009). Los artrópodos comprenden el grupo predominante de animales que habitan en bromeliáceas (Rocha, Nunes-Freitas, Cogliatti-Carvalho & Rocha-Pessôa, 2004; Frank et al., 2004; Zanin & Tusset, 2007; Ospina-Bautista et al., 2008; Santos, Almeida, De Almeida & Barca, 2009; Richardson & Richardson, 2013). Generalmente, las especies acuáticas se encuentran en etapas de desarrollo inmaduro, que muestra la importancia de las bromeliáceas como sitios de reproducción (Rocha et al., 2004; Santos et al., 2009).

En Panamá son escasos los estudios relacionados a comunidades de insectos asociados a bromeliáceas epífitas encontradas en cercas vivas, específicamente, en sitios de pastoreo. Aunque, se cuenta con cierto conocimiento, este corresponde a una zona de ecotono entre el pueblo de Gamboa y el Parque Nacional Soberanía (Bermúdez-Monge y Barrios, 2011). Por ello, es necesario identificar las especies que pueden encontrarse en bromeliáceas epífitas, especialmente, en cercas vivas, considerando que estas plantas pueden contribuir al 36 % de la biomasa epífita en sitios de pastoreo (Amici, Nadkarni, Williams & Gotsch, 2020) y que las cercas vivas son el único soporte para ellas.

El paisaje que se observa en Cuesta de Piedra y Buena Vista Arriba, corresponde a fincas de ganadería delimitadas por cercas vivas compuestas por árboles que en su mayoría están colonizados por epífitas. Las imágenes satelitales muestran un ecosistema forestal totalmente transformado a un paisaje ganadero, con pocos fragmentos de bosque. Conocer la importancia de estas plantas como hábitats para los insectos, puede ayudar a comprender la función de estas plantas en sitios como las cercas vivas y la interacción de los insectos con ellas y el entorno.

4. OBJETIVOS

Objetivo General

- Determinar la diversidad de insectos asociados a dos especies de bromeliáceas epífitas (*Tillandsia oerstediana* y *Werauhia gladioliflora*) encontradas en cercas vivas en los sitios de Cuesta de Piedra y Buena Vista Arriba.

Objetivos Específicos

- Identificar la abundancia y riqueza de insectos asociados a *Tillandsia oerstediana* y *Werauhia gladioliflora*.
- Relacionar condiciones morfológicas y físico-químicas de las bromeliáceas epífitas con la abundancia de insectos.
- Especificar la red alimentaria de insectos asociados a las bromeliáceas epífitas.

5. REVISIÓN DE LITERATURA

5.1. Importancia de las Cercas Vivas en Paisajes Ganaderos

En América Central, el uso de las cercas vivas es un método común y tradicional en sistemas ganaderos (Sánchez, Villanueva, Torres, Tobar y DeClerck, 2008). Este tipo de cercas están conformadas por una línea de árboles que han sido plantados para sostener alambres de púas, con el propósito de delimitar una propiedad y dividirla en áreas más pequeñas. Además, para Budoswsky (1987) y Harvey *et al.* (2005) mejoran la conectividad entre parches de bosque y bosques de galería.

Según la composición de especies y el tamaño de la copa de los árboles, las cercas vivas pueden clasificarse en simples y multiestratos. Las cercas simples

tienen una o dos especies arbóreas dominantes y, generalmente, cumplen una función; poseen una alta capacidad de rebrote y cada dos años hay que podarlas (Sánchez *et al.*, 2008). Por su parte, las cercas vivas multiestratos se componen de varias especies leñosas, con diferentes alturas; no se podan y generan diversos usos: maderables, frutales, forrajeros, medicinales y ornamentales (Casasola y Villanueva, 2015).

En los sistemas ganaderos, las cercas vivas ofrecen servicios ecosistémicos, entre ellos, restringen y controlan el movimiento del ganado; brindan sombra lo cual ayuda a reducir el estrés del ganado por efecto del calor y, en consecuencia, a mejorar la producción de leche, carne y las tasas reproductivas (Harvey *et al.*, 2005). Las especies arbóreas establecidas, además, ofrecen follaje y frutos para el ganado (Esquivel, 2007); mejoran la infiltración del agua de lluvia (Salas, 2011); reducen la escorrentía superficial (Ríos *et al.*, 2007) y aumentan las tasas de secuestro de carbono, es decir, la cantidad de carbono almacenado en el suelo y sobre el suelo (fijación de carbono) con lo que aumenta la fertilidad (Ibrahim *et al.*, 2007). Por otro lado, aportan belleza escénica, ya sea por la forma de su copa, el follaje y la floración (Budowski & Russo, 1993) y constituyen un excelente recurso para la obtención de leña y postes (Chagoya, 2004). Este método de cercado es de mayor durabilidad y autosustentable en relación con las cercas muertas, las cuales cumplen una vida útil solo de cinco años (Sánchez *et al.*, 2008). De igual modo, el establecimiento de una cerca viva representa un mayor ahorro económico (Villanueva *et al.*, 2010).

La importancia de las cercas vivas en paisajes ganaderos radica en que, además del papel que juegan en la generación de servicios ecosistémicos, promueven la conservación biológica (Ruíz-Guerra, Rosas & López-Acosta, 2014). Los árboles en potreros forman una red de interconexión (autopistas biológicas) entre hábitats abiertos y bosques adyacentes (Villanueva, Detlefsen y Casasola, 2018; Francesconi y Montagnini, 2015) brindando las condiciones para actividades de movimiento, refugio, descanso, anidación y alimentación de una fauna diversa. Las flores, los frutos y el néctar son alimento para muchas especies de aves (Harvey *et al.*, 2005). Además, para el establecimiento de plantas epífitas

(Lang, Gormley, Harvey y Sinclair, 2003), incluidas bromeliáceas, orquídeas, helechos y musgos.

El tipo de cerca viva en este estudio corresponde a cercas simples, compuestas por árboles de *Diphyssa americana*, una especie muy utilizada en fincas ganaderas.

5.2. Elección de *Diphyssa americana* para la Construcción de Cercas Vivas

El macano, *Diphyssa americana* (Fabaceae-Papilionoidea) es una especie nativa de América Central, que se encuentra desde el sur de México hasta Panamá y crece a bajas elevaciones en bosques secos o húmedos (Román, De Liones, Sautu, Deago y Hall, 2012). Generalmente, es usado como poste para cercas vivas, por ser una madera duradera, de alta capacidad de rebrote y constituir alimento de forraje rico en proteínas (19-27 %) y compuestos nitrogenados (Cordero y Boshier, 2003). Además, de tener una corteza poco corrosiva para el alambre (Samuel Coba, comunicación personal ¹).

La sombra es un factor que puede afectar la producción de los pastos, sin embargo este efecto varía según la especie de pasto y la especie de árbol Sánchez et al., (2008). Según el grado o nivel de sombreado que proyectan las copas de los árboles (Muschler, 2000), se puede definir la copa de *D. americana* como abierta y rala, la cual permite mayor entrada de luz solar para el pasto y minimiza el impacto de la sombra sobre la productividad del mismo (Giraldo, Botero, Saldarriaga y David, 1995).

¹ Coba, S. (2020). Productor ganadero de Caisán, Chiriquí, Panamá.

5.3 Generalidades de las Bromeliáceas

La familia Bromeliaceae agrupa en nivel mundial 77 géneros y 3,626 especies, que se agrupan en tres subfamilias: Bromelioideae, Tillandsioideae y Pitcairnioideae; de las cuales Panamá reporta 244 especies (Butcher & Gouda, continuamente actualizado). Esta familia restringe su distribución en el continente americano, con excepción de *Pitcairnia feliciana*, que se encuentra en África

(Benzing, 1990). La especie mejor conocida es la piña (*Ananas comosus* L.) y se registran 24 géneros correspondientes a especies tipo tanque, incluidas las subfamilias Tillandsioideae y Bromelioideae (Males & Griffiths, 2017).

Las bromeliáceas crecen ya sea sobre el suelo, rocas (litófitas) y muy a menudo en árboles (epífitas). Cuentan, mayormente, con hojas dispuestas en espiral y una inflorescencia terminal (Smith & Tills, 1998). Son plantas de crecimiento lento y larga vida, que se vuelven fértiles entre los nueve y dieciocho años, dependiendo de la especie (Benzing, 1990; Hietz, Ausserer, & Schindler, 2002). Se pueden encontrar en una variedad de hábitats desde desiertos hasta selvas tropicales, desde 51 m hasta más de 4,000 m sobre el nivel del mar (Smith & Tills, 1998), incluidos los bosques de manglar a nivel del mar (Zotz & Reuter, 2009). Estas plantas son las más abundantes y diversas en hábitats donde hay alta precipitación y humedad, así como en elevaciones medias (Gentry & Dodson, 1987; Cardelús, Colwell & Watkins, 2006).

La diversidad de bromeliáceas ha dependido de las características estructurales y funcionales, que involucran muchas partes de la planta y su ciclo de vida. La nutrición de especies tipo tanque es más efectiva en sitios húmedos, mientras que las de tipo atmosférica se adaptan a situaciones más secas y menos fértiles (Benzing & Renfrow, 1974). Las modificaciones fisiológicas, como la formación de tanques para la captación de agua, succulencia foliar, tricomas foliares especializados en la absorción de agua y nutrimentos, así como el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM; siglas en inglés), han permitido con éxito el establecimiento de las bromeliáceas en ambientes epífitos, caracterizados por períodos cortos de agua y altas intensidades lumínicas (Benzing, 1990, 2000).

5.4 Servicios Ecosistémicos de las Bromeliáceas

La familia Bromeliaceae proporciona una amplia gama de servicios ecosistémicos, entre los que destacan el mantenimiento de la diversidad taxonómica y genética, el suministro de productos químicos y farmacéuticos, alimentos y fibra, conocimiento tradicional, apreciación estética, patrimonio cultural, captura de

dióxido de carbono (CO₂) y metano (CH₄), control de enfermedades y almacenamiento de agua (Ladino *et al.*, 2019).

Las bromeliáceas sustentan una alta biodiversidad, al proporcionar hábitats, alimentos (incluidos néctar, polen, frutos, tallos, larvas) y fuente de agua para diferentes comunidades ecológicas compuestas por bacterias, algas, hongos, invertebrados y vertebrados (Ladino *et al.*, 2019). Contribuyen al mantenimiento de especies amenazadas como el tití de cabeza gruesa (*Callithrix flaviceps*) (Ferrari & Hilário, 2011) y el crácido *Pipile pipile* (Hayes *et al.*, 2009), cuyas fuentes principales de agua son las bromeliáceas. Otro crácido es *Crax globulosa*, que utiliza las estructuras de las hojas para confeccionar su nido (Leite, Farias, Peres & Brooks, 2017) y el oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) que se alimenta del corazón de estas plantas (Peyton, 1980; Rivadeneira-Canedo, 2008).

Los microecosistemas acuáticos formados por las bromeliáceas tanques, también contribuyen al ciclo de nutrientes, facilitando su disponibilidad y redistribución en el ecosistema. El Potasio (K), Fosforo (P), Nitrógeno (N), Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Hierro (Fe) y el Aluminio (Al) de la hojarasca al igual que los organismos asociados y el agua de lluvia acumulada, están disponibles para las especies que viven dentro de la bromeliácea (Ladino *et al.*, 2019; Ngai & Srivastava, 2006) y a la vez, estos nutrientes se reincorporan a la planta, entre estos, el Nitrógeno (N) (Romero *et al.*, 2010).

En cuanto al control de enfermedades, dentro de estos microecosistemas se han registrado algunas especies de mosquitos vectores de enfermedades. Estas especies de mosquitos incluyen *Aedes aegypti*, *A. albopictus*, *Haemagogus* sp. y *Culex* ssp.; vectores de dengue, la fiebre amarilla, fiebre del zika, fiebre chikungunya y fiebre del virus del Nilo Occidental (Lounibos, O'Meara & Nishimura, 2003; Santos, Leite & Falqueto, 2011). Sin embargo, por efectos de depredación estas poblaciones son reguladas por otros organismos asociados a las bromeliáceas (Hammill, Atwood & Srivastava, 2015). Además, las condiciones físicas y químicas, así como las variaciones de temperatura del agua contenida en las bromeliáceas hacen que sea menos adecuado el desarrollo de hongos, como el *Batrachochytrium dendrobatidis* que afecta y reduce las poblaciones de

anuros en el Neotrópico (Blooi *et al.*, 2017, Burrowes, Martes, Torres-Ríos & Longo, 2017).

Los productos químicos derivados de las bromeliáceas tipo tanque y sin tanque incluyen enzimas y metabolitos secundarios con potencial para la síntesis de medicamentos, utilizados con fines medicinales en el tratamiento de enfermedades respiratorias, diabetes, inflamación y trastornos gastrointestinales (Hilo de Souza *et al.*, 2016; Hornung-Leoni, 2011). Se ha registrado al género *Tillandsia* sp., con potenciales usos terapéuticos, antibacteriales y antiinflamatorios (Manetti *et al.*, 2009; Vasconcelos, Vasconcelos, Ximenes & Randau, 2013). De igual modo, en 15 países latinoamericanos, 24 especies de la familia Bromeliaceae son fuente de alimento (Hornung-Leoni, 2011), ricas en carbohidratos, flavonoides y antioxidantes (Ladino *et al.*, 2019). La única bromeliácea que se ha cultivado, consumido y comercializado en todo el mundo es *Ananas comosus*, debido a su sabor y valor nutricional (Riya *et al.*, 2014).

Económicamente, las bromeliáceas son utilizadas como fuentes de fibra para la producción de ropa, cuerdas, sedales y redes, en países latinoamericanos como México, Ecuador, Nicaragua, Venezuela y Bolivia (Acebey, Krömer, Maass & Kessler, 2010; Leal & Amaya, 1991; Pío-León *et al.*, 2009). Están estrechamente relacionadas con la apreciación estética (Acebey *et al.*, 2010) y se les atribuye la reducción de la temperatura en el interior de edificios (Irsyad, Pasek & Indartono, 2016). Culturalmente, son usadas en eventos ceremoniales, religiosos y con fines ecoturísticos, por ejemplo, *Puya raimondii* se utiliza durante la celebración de la “Fiesta de las Cruces” en Perú (Hornung-Leoni, 2011). Las especies de *Tillandsia* se emplean para decoraciones en celebraciones religiosas (México) y *Tillandsia sphaerocephala* en decoraciones funerales y bodas (Perú) (Echeverri & Román-Jitdutjaaño, 2011; Hornung-Leoni, 2011). Con fines ecoturísticos, las vemos en Veracruz (México), donde mediante una caminata interpretativa en búsqueda de especies de bromeliáceas, se promueve la educación, conservación y el desarrollo económico de las comunidades locales (Baltazar, Ruiz, Solís, Pérez, & Sánchez, 2014).

En este sentido, según Ladino *et al.*, (2019) la valoración de los servicios ecosistémicos proporcionados por las bromeliáceas es importante para la toma de decisiones respecto a su conservación y para los organismos asociados a ellas. “Es fundamental reconocer que la disminución de la abundancia y diversidad de bromeliáceas va más allá del efecto de eliminar una sola especie, ya que actúan como hábitats para muchas comunidades ecológicas”.

5.5 Relación de las Bromeliáceas Tanque y los Macroinvertebrados

Uno de los nutrientes minerales más requerido por las plantas es el Nitrógeno (N), un factor importante que limita su crecimiento y desarrollo. Las plantas han evolucionado tanto vías autónomas (sistemas de absorción) como vías de asociación (es decir, interacciones con diversos microorganismos mutualistas y metazoos) que contribuyen a su nutrición mineral (Kraiser *et al.*, 2011).

Las plantas epífitas han desarrollado una variedad de adaptaciones para conservar y adquirir nutrientes, particularmente, por el contacto limitado que tienen con el suelo, por lo que necesitan extraer nitrógeno (N), el cual obtienen de la lluvia y la materia orgánica en descomposición que cae del dosel. Estas adaptaciones son, morfológicas, anatómicas y fisiológicas, tales como arreglos de hojas que atrapan la basura (helechos de cesta *Asplenium*), fitotelmas que almacenan agua (por ejemplo, bromeliáceas tanque), tricomas foliares que absorben agua (*Tillandsia*), raíces funcionales con velamen radicular (epidermis esponjosa en las raíces de las Orchidaceas), paredes resbaladizas (en el caso de *Brocchinia reducta* y *Catopsis berterniana* bromeliáceas insectívoras) y estructuras habitadas por insectos denominadas domatias (por ejemplo *Myrmecodia tuberosa*, tuberosa casa de hormigas) (Benzing 1990; Benzing & Renfrow 1974; Lüttge, 2008; Pridgeon 1987).

Los detritos (es decir, las partículas transportadas por el viento, heces, hojas muertas y animales) son la principal fuente de energía y nutrientes para los macroinvertebrados y las redes alimentarias microbianas que viven en las bromeliáceas tanques (Benzing 1990, 2000; Richardson 1999), así como de

nutrientes para la propia planta huésped (Inselbacher *et al.*, 2007; Reich, Ewel, Nadkarni, Dawson & Evans, 2003).

La presencia de artrópodos aumenta el crecimiento de las plantas, esto se debe a la actividad de fragmentación de la hojarasca realizada por los artrópodos, que promueve el proceso de descomposición de la materia orgánica acumulada y aumenta la liberación de nutrientes para la planta (Castaño-Meneses & Palacios-Vargas, 2016). Algunos microorganismos también son capaces de descomponer la lignina, la pectina y los materiales celulósicos, así como la quitina (Manucharova, 2009) que son los principales componentes de la hojarasca y los exoesqueletos de los artrópodos.

En general, las bromeliáceas han desarrollado asociaciones mutualistas con microorganismos, vertebrados e invertebrados terrestres y acuáticos, funcionalmente diversos que contribuyen sustancialmente a su nutrición mineral (Leroy, Carrias, Céréghino & Corbara, 2016).

6 MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Área de Estudio

Los sitios de estudio elegidos para esta investigación están localizados en Cuesta de Piedra, en la Finca Ganaláctea (8°42'04.40" N, 82°37'32.04" O, 1072 m.s.n.m.) y Buena Vista Arriba, en la Finca Mama Siw (8°39'13.70" N, 82°38'12.07" O, 889 m.s.n.m.), provincia de Chiriquí, República de Panamá (Figura 1). Estos sitios están asociados, principalmente, a actividades de ganadería, con una humedad relativa y precipitación pluvial anual que oscila entre los 2500 y 5000 mm (Instituto Nacional Tommy Guardia 2007). Estas áreas se ubican en una zona de transición entre la zona de vida Bosque muy Húmedo tropical y Bosque Pluvial Premontano (Tosi 1971).

La vegetación circundante del área está conformada por especímenes arbóreos de *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Anacardium excelsum* (Bertero & Balb. ex Kunth) Skeels, *Clusia* sp., *Miconia* sp., *Vismia baccifera* (L.) Triana & Planch., *Diphyssa*

americana (Mill.) M. Sousa, *Croton* sp., *Psidium* sp., *Ficus* sp., *Inga* sp. (Martínez & Serracín, 2015) y especies de *Spathodea campanulata*. Por su lado, las cercas vivas en estudio están compuestas, principalmente, por *Diphyssa americana*, árbol hospedero de las bromeliáceas epífitas en estudio.

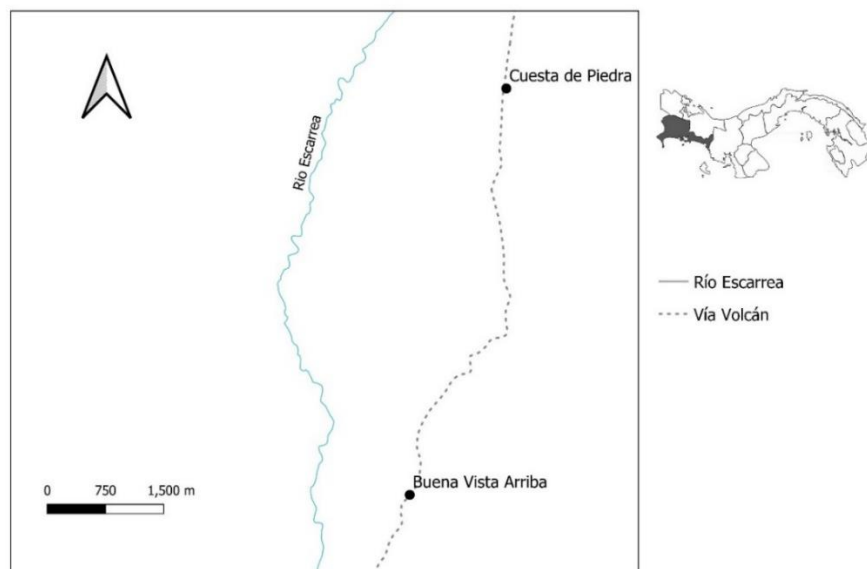


Figura 1. Localización de los sitios de colecta en Cuesta de Piedra y Buena Vista Arriba, Provincia de Chiriquí, República de Panamá. QGIS versión 3.16.8-Hannover.

6.2 Recolecta, Procesamiento de las Muestras y Toma de Datos

Se colectaron 48 bromeliáceas de dos especies, *Werauhia gladioliflora* y *Tillandsia oerstediana* en dos sitios, entre los meses de septiembre y diciembre de 2019, seleccionando 24 bromeliáceas en cada sitio. Dos veces al mes (cada 15 días), se colectaron seis especímenes, tres de cada especie. Se midieron rasgos vegetativos de cada bromeliácea: altura de la planta (la distancia vertical entre la base de la planta y la punta de la hoja más larga), diámetro de la planta (la distancia entre las puntas de dos hojas opuestas) y el ancho de la hoja más larga (Mageski *et al.*, 2016). También, se registraron datos físicos y químicos del agua contenida en las bromeliáceas como: temperatura (°C), pH, conductividad (μS/cm)

y oxígeno disuelto (mg/L), para lo cual se utilizó un dispositivo multiparamétrico (modelo HQ40d marca HACH).

Luego, de forma vertical la bromeliácea era removida del árbol hospedero, con el fin de evitar la pérdida de agua y se colocaban en bolsas negras selladas y rotuladas. Posteriormente, se cortaban las hojas de la planta para una mejor manipulación; el contenido de agua se vaciaba en una bandeja. Las plantas se diseccionaron hoja por hoja y se lavaron con agua. Se utilizó un pincel para retirar los individuos que se encontraban en las hojas y recolectar los macroinvertebrados restantes. Se incluyeron organismos en todas las etapas de vida (larvas, pupas, ninfas y adultos).

Los insectos se depositaron en frascos con alcohol al 70 %, para ser llevados al laboratorio del Museo de Peces de Agua Dulce e Invertebrados (MUPADI) de la Universidad Autónoma de Chiriquí. En el laboratorio, los insectos se separaron de los detritos y la hojarasca, posteriormente, se clasificaban por orden taxonómico y se contabilizaban. Este tipo de muestreo ha sido utilizado para evaluar la comunidad de macroinvertebrados en otros estudios (por ejemplo, Wittman 2000; Stuntz *et al.* 2002).

6.3 Identificación de las Muestras

Los insectos se identificaron en el microscopio estereoscópico al nivel más bajo posible (género), utilizando las claves taxonómicas de: Merritt *et al.*, (2008), Borror *et al.*, (1989), Costa *et al.*, (2006), Rafael *et al.*, (2012), Springer *et al.*, (2010), Pérez (1998) y AntWeb Versión 8.64.2.

Para la identificación de las plantas, se utilizó el *Manual de plantas de Costa Rica* de Hammel, Grayum, Herrera y Zamora (2003). Los nombres de las bromeliáceas en estudio se estandarizaron con la Enciclopedia de Bromelias Versión 4 (Gouda *et al.*, Cont. Actualizado).

6.4 Análisis Estadístico

Para el cálculo de la diversidad se utilizó el índice de Shannon Weaver, utilizando la riqueza de especies. El éxito de colecta se evaluó a partir de una curva de acumulación de familias.

La normalidad de los datos se comprobó con la prueba de Shapiro-Wilk. Para evaluar las diferencias en la morfología y los parámetros físico-químicos de las dos especies de plantas, se aplicó la prueba de t de Student. En los casos donde no se comprobó la normalidad en la distribución de los datos, se empleó la contraparte no paramétrica U de Mann-Whitney.

Se utilizó un análisis multivariado no métrico (NMDS; siglas en inglés) para determinar la correlación de las variables morfológicas y físico-químicas con la abundancia de insectos. Estos análisis se realizaron con el software R versión 3.6.2 (R Core Team, 2017), EstimateS versión 9.1.0 (Colwell, 2013) y Past 3.24 (Hammer, Harper & Ryan, 2001).

7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

7.1 Composición Taxonómica de los Insectos Asociados a las Bromeliáceas Epífitas

Se colectó un total de 12,829 individuos en 48 bromeliáceas epífitas, correspondientes a nueve órdenes, 44 familias y 94 morfoespecies identificadas. El 92 % correspondió a insectos en estado inmaduro y un 8 % a insectos en estado adulto. Los órdenes con mayor cantidad de individuos fueron Coleoptera con 7,319 (57 %), Diptera con 4,408 (34 %), Hymenoptera 837 (6.5 %) y Lepidoptera 156 (1 %), constituyendo estos el 99 % del total de insectos colectados.

El orden Coleoptera fue el más diverso representado por 17 familias y 34 taxas, donde predominó la familia Scirtidae con 7,080 (55 %) especímenes. Esta familia también fue la más frecuente, encontrándose en las 48 bromeliáceas muestreadas. Diptera presentó 11 familias y 10 taxas identificadas, donde la

familia Culicidae fue la más abundante con 2,745 (21 %) individuos, seguida por Chironomidae con 901 (7 %) y Tipulidae con 301 (2 %). Cabe resaltar que en las familias Culicidae, Chironomidae y suborden Muscomorpha no se realizó la clasificación de las taxas debido a la dificultad de la identificación de los individuos. Para el orden Hymenoptera se encontraron dos familias y 26 taxas, de las cuales 25 corresponden a la familia Formicidae con 836 (6 %) individuos, siendo el género *Pheidole* sp. el más abundante con 611 especímenes. Por último, el orden Lepidoptera con dos familias y dos taxones, de los cuales 155 (1 %) individuos corresponden a la familia Noctuidea, donde solo se presenta un solo taxa (Ver Anexos cuadro 5).

Tillandsia oerstediana

En estas bromeliáceas (24 muestras) se encontró un total de 10,004 individuos (78 %), distribuidos en ocho órdenes, 37 familias y 63 taxas. Los órdenes más abundantes fueron Coleoptera con 5,811 (58 %), seguido por Diptera con 3,273 (33 %), Hymenoptera con 717 (7 %), Lepidoptera con 126 (1 %) y Blattodea con 65 (1 %) individuos.

Werauhia gladioliflora

En estas plantas (24 muestras) se encontraron 2,825 insectos (22 %), distribuidos en ocho órdenes, 34 familias y 56 taxas. Los órdenes más abundantes fueron Coleoptera con 1,508 (53 %), seguido por Diptera con 1,135 (40 %) y Hymenoptera con 120 (4 %).

Los insectos más abundantes fueron larvas de Coleoptera de la familia Scirtidae, sus estados inmaduros son semi-acuáticos, mientras que los adultos son predominantemente terrestres (Jäch, 1998; Greeney, 2001). De acuerdo con Costa, Vanin & Casari (1988) se asocian a fitotelmas de bromeliáceas, alimentándose principalmente, de algas y hongos acuáticos. Este grupo se ha mencionado en otras investigaciones como fauna dominante en este tipo de ecosistemas (Mestre, Aranha & Esper, 2001; Ospina-Bautista, Estévez-Varón,

Betancur & Realpe-Rebolledo, 2004). Por su parte, se observó que las larvas de Scirtidae se sumergían en el agua y recorrían partes secas de las hojas de la bromeliácea. Igualmente, dentro de las hojas secas enrolladas, se encontraban individuos adultos en grupos, por ejemplo, Tenebrionidae y Elateridae (*Aeolus* sp.) (Figura 2).



Figura 2. Individuos adultos de Tenebrionidae en hojas secas de *Tillandsia oerstediana*.

El segundo grupo más abundante fue Diptera, dominada por individuos de Culicidae y Chironomidae, estas formas inmaduras son verdaderamente acuáticas (Greeney, 2001), más pequeñas, menos móviles y pueden esconderse en las partes inferiores de las axilas de la bromeliácea (Müller, Pacheco & Marcondes, 2010). Chironomidae muestra preferencias por plantas con altas concentraciones de detritus y Culicidae por plantas con alto volumen de agua (Rezende *et al.*, 2020). En estos grupos la identificación de los individuos fue difícil, debido al parecido de las larvas y la diferenciación del tamaño.

Se observó la presencia de colonias de hormigas mayormente de *Pheidole* sp. y *Camponotus* sp. La mayoría de las relaciones entre hormigas y bromeliáceas tanque son facultativas, donde las hormigas se refugian en todo tipo de cavidades proporcionadas por la bromeliácea (Dejean, Olmsted & Snelling, 1995; Blüthgen, Verhaagh, Goitía & Blüthgen, 2000), ocupando las axilas de las hojas externas secas de la planta, donde recogen arena, hojas muertas y ramitas para

acondicionar su nido y anidar por encima del nivel del agua (Talaga *et al.*, 2015). Al almacenar alimentos, recolectar escombros o defecar, las hormigas pueden acumular materia orgánica en sus sitios de anidación (Beattie, 1989) y contribuir a la nutrición de las plantas mediante el suministro de nitrógeno.

También se encontraron otros grupos taxonómicos en gran abundancia, especialmente, Opiliones, Arachnidos y Oligochaetos y en menor cantidad individuos de Onychophora, Miriapodos, Amphibia y Squamata, que básicamente, utilizan la bromeliácea como hábitat, sitio de refugio, alimentación, reproducción e interacción.

Índice de Diversidad

El índice de diversidad de Shannon Weaver para los insectos encontrados en las bromeliáceas epífitas, indica una diversidad media ($H'=1.59$), considerando los límites establecidos por Margalef (1998), el cual considera que los valores entre $1.5 < H' < 2.7$ representan una diversidad media (Cuadro 1). Acorde con los estimadores, a medida que incrementa el número de bromeliáceas muestreadas incrementará el número de familias que habitan la bromeliácea (Figura 3). El número de familias encontradas en *T. oerstediana* se ajusta con los estimadores de Chao 1, Chao 2 y Bootstrap; en cambio, para *W. gladioliflora* el número de familias observado es menor que lo estimado (Cuadro 2). A pesar que *T. oerstediana* tiene mayor abundancia y riqueza de insectos muestra una diversidad baja ($H'=1.48$) y *W. gladioliflora* una diversidad media ($H'=1.72$); estas diferencias se pueden explicar por la altura de colecta de las plantas, *T. oerstediana* se colectó entre 2.48 y 4.08 metros y *W. gladioliflora* entre 1.05 y 3.68 metros. Adicional a esto, *T. oerstediana* tiene mayor diámetro y se encontró a mayor altura que *W. gladioliflora*. Gonçalves-Souza, Almeida-Neto & Romero (2011) mencionan que la distribución vertical de las bromeliáceas predice la abundancia y riqueza de especie y estas aumentan con la altura. Por su lado, algunos insectos dependiendo sus actividades muestran preferencia por un estrato vertical particular. Las diferencias entre el dosel y sotobosque dan como resultado un gradiente vertical de diferentes condiciones abióticas y recursos bióticos, incluidas

la disponibilidad de luz, temperatura, exposición al viento, así como la disponibilidad de alimentos y sitios de anidación, lo que afecta la diversidad y distribución de las comunidades de insectos debido la presencia de diferentes microhábitats (Schulze *et al.*, 2001; Yanoviak *et al.*, 2003).

Cuadro 1. Valores de riqueza, uniformidad e índice de Shannon-Weaver de las bromeliáceas epífitas.

Especie de Bromeliácea	Número de individuos	Riqueza de especies	Índice de Shannon-Weaver (H')
<i>T.oerstediana</i>	10,004	63	1.48
<i>W.gladioliflora</i>	2,825	56	1.72
Total	12,829	94	1.59

* $H' \leq 1.5$ = diversidad baja, $1.6 < H' < 2.7$ = diversidad media, $H' \geq 2.7$ = diversidad alta.

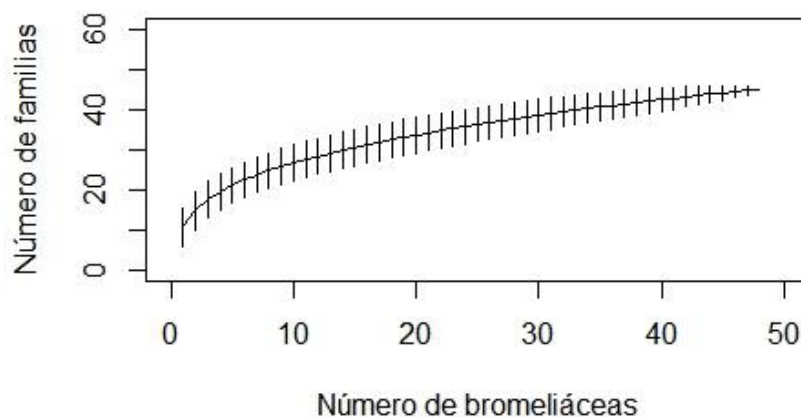


Figura 3. Curva de familias acumuladas encontradas en *Tillandsia oerstediana* y *Werauhia gladioliflora*.

Cuadro 2. Número de familias observadas y estimadas en *Tillandsia oerstediana* y *Werauhia gladioliflora*.

Bromeliácea	Observadas	Estimadas			
		Chao 1	Chao 2	Jack 1	Bootstrap
<i>T. oerstediana</i>	37	50	35	35	35
<i>W. gladioliflora</i>	34	54	46	53	48

7.2 Relación de la Abundancia de Insectos y las Características de las Bromeliáceas Epífitas

El tamaño de *T. oerstediana*, esto es, el diámetro y la altura se asocian más con la abundancia de insectos (Figura 4); sin embargo, se muestra un valor de estrés alto ($\text{stress}=0.26$). Las observaciones sugieren que el tamaño y el volumen de agua en el tanque de *T. oerstediana* influyó en la abundancia de insectos, aunque, no se midió el volumen de agua, la abundancia de insectos fue mayor en *T. oerstediana* (78 %) que en *W. gladioliflora* (22 %). Como indican Rezende *et al.*, (2020), el volumen de agua en el tanque es el factor más importante que influye en la abundancia y riqueza de macroinvertebrados, seguido del tamaño de la planta y la cantidad de detritos. Por otra parte, la estructura firme de las hojas de *T. oerstediana* permite almacenar mayor volumen de agua que *W. gladioliflora*, cuyas hojas son más anchas, pero menos firmes que *T. oerstediana*, confiriéndole una estructura débil, lo cual ocasiona que cuando el tanque se llena de agua, las hojas de la roseta tienden abrirse y el agua se pierde (Figura 5). Además, en plantas más pequeñas el contenido de agua fluctúa más que en plantas más grandes, de igual modo la evaporación de los tanques, es más lenta en tanques grandes (Zotz & Thomas, 1999).

El pH, la conductancia y temperatura muestran una asociación en *W. gladioliflora*, explicando la abundancia de insectos (Figura 4) ($\text{stress}=0.26$). Sin embargo, estas variables no se relacionan con la abundancia de insectos como indica Rezende *et al.*, (2020). Por lo tanto, las observaciones sugieren que el tamaño, la firmeza de las hojas y la cantidad de agua en el tanque influyen en la abundancia de insectos, en la que *T. oerstediana* tiene una ventaja al ser de mayor tamaño que *W. gladioliflora*. En este caso, se encontraron diferencias significativas en la morfología de las bromeliáceas (altura, diámetro); mientras que los parámetros físico-químicos no mostraron diferencias significativas, excepto en la conductividad (Cuadro 3). Por lo cual, en esta investigación, las variables morfológicas describen mejor la relación de la abundancia de insectos en las bromeliáceas epífitas.

Cuadro 3. Parámetros morfológicos y físico-químicos de *Tillandsia oerstediana* y *Werauhia gladioliflora*.

<i>Características de las plantas</i>	<i>T. oerstediana</i>	<i>W. gladioliflora</i>
Altura bromeliácea (cm)*	72.54 (±10.13)	64.28 (±10.83)
Diámetro bromeliácea (cm)	102.14 (±16.58)	93.15 (±17.67)
Diámetro de la hoja (cm)*	4.23 (±0.78)	6.54 (±1.14)
Conductividad (μS/cm)*	18.21 (±8.53)	43.48 (±39.51)
Oxígeno disuelto (mg/L)	1.14 (±0.55)	1.07 (±1.03)
Saturación de oxígeno (%)	15.06 (±7.24)	14.17 (±13.72)
Potencial hídrico (pH)	5.46 (±0.57)	5.86 (±0.75)
Temperatura (°C)	22.59 (±1.01)	23.61 (±2.09)

*Diferencias significativas entre las dos especies ($p < 0.05$)

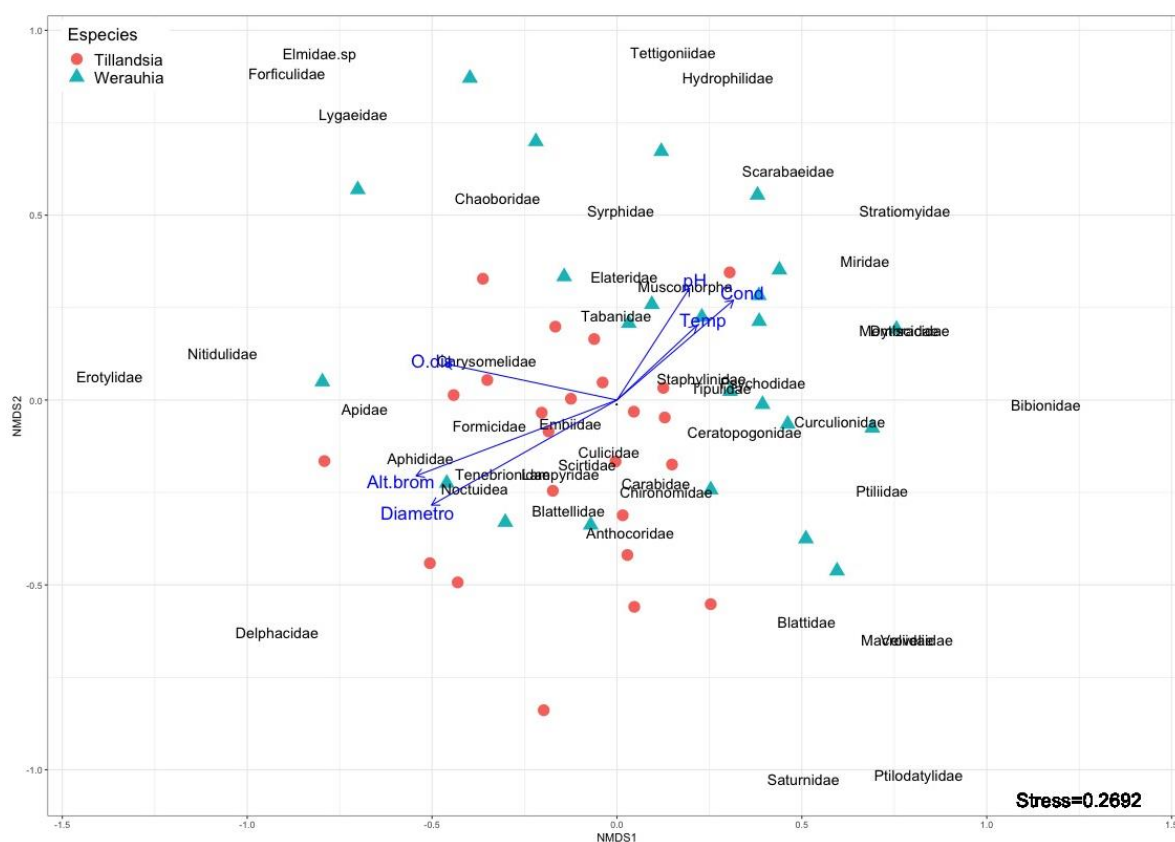


Figura 4. Relación de los parámetros morfológicos y físico-químicos con la abundancia de insectos en *Tillandsia oerstediana* y *Werauhia gladioliflora*.

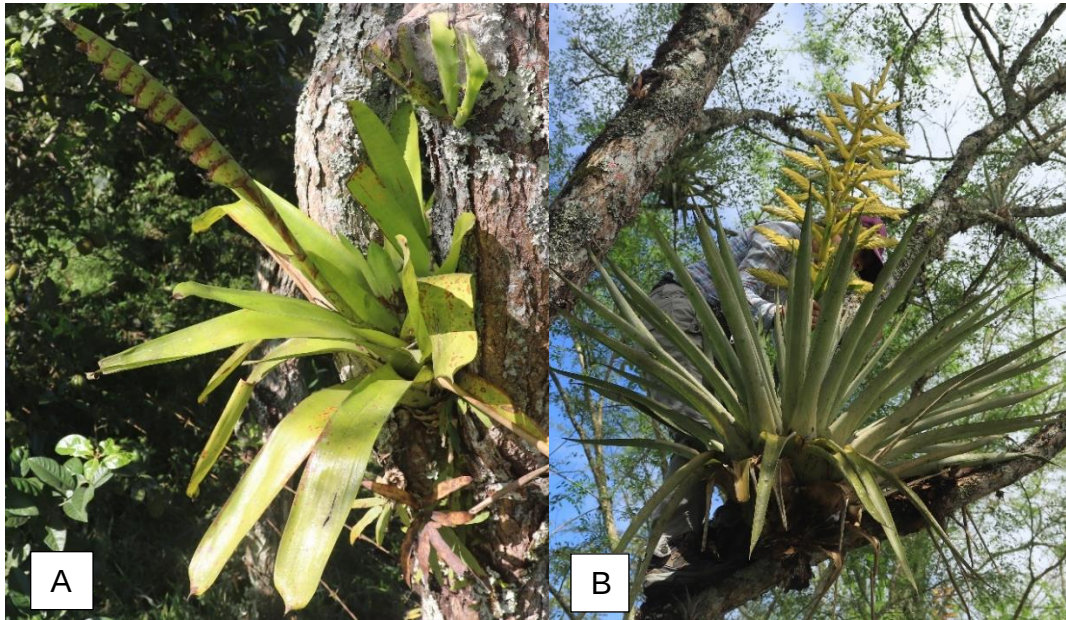


Figura 5. Fotografía de *Werauhia gladioliflora* (A) y *Tillandsia oerstediana* (B).

7.3 Red Alimentaria de la Comunidad de Insectos que Habitan las Bromeliáceas Epífitas

Las etapas inmaduras son una parte crucial de la biología de los insectos, ya que algunas especies no se alimentan cuando son adultas y dependen de los recursos recolectados durante la etapa larvaria (Vaz *et al.*, 2020). El 92 % de la comunidad de insectos encontrados en las bromeliáceas epífitas se encuentran en estado inmaduro, sus etapas de crecimiento son esencialmente en la fitotelma y como tales, necesitan alimento y disponibilidad de agua para alcanzar su desarrollo completo.

Esta comunidad de insectos se clasifica en tres niveles tróficos: detritívoros, mesodepredadores y depredadores superiores (como mencionan Petermann *et al.*, 2015; Benavides-Gordillo, Farjalla, González & Romero, 2019). La red alimentaria está dominada en particular por un solo nivel trófico, los detritívoros, que incluyen larvas de Coleoptera como Scirtidae con 7,070 (60 %) individuos y Elmidae con dos individuos (0.02%). Diptera como Tipulidae con 301 (3 %) individuos, Psychodidae con 240 (2 %), Syrphidae con 53 (0.4 %) y Stratiomidae

con un solo individuo (0.01 %); constituyendo estos el 65.03 % de los insectos detritívoros. Otras larvas no identificadas en este estudio se clasifican como detritívoras según Romero *et al.*, (2020) e incluyen Ceratopogonidae (excepto *Bezzia*, *Sphaeromias*, *Stilobezzia*, *Culicoides*), Chironomidae (excepto *Tanypodinae*) y Culicidae (excepto *Toxorhynchites*).

El término detritívoro, resume una variedad de diferentes grupos de alimentación detritívora, como recolectores, raspadores, trituradores o fragmentadores y filtradores, cuyo recurso alimenticio común son los detritos. Por su parte, los depredadores se definen como aquellos organismos que se alimentan de otros invertebrados macroscópicos, consumiendo sus presas en dos formas principales, ya sea envolviéndolas (devoradores) y perforándolas (Petermann *et al.*, 2015).

Se observa una mayor abundancia de insectos que se alimentan de algas (raspadores: Scirtides y Elmidae). Seguido de individuos que se alimentan de materia orgánica gruesa (MOPG, tamaño de las partículas 50 μm - 1 mm) [tritridores o fragmentadores: Tipulidae]. E individuos que se alimentan de partículas en suspensión (filtradores: Psychodidae, Syrphidae y Stratiomyidae); también, se mencionan otros individuos no clasificados taxonómicamente, pero identificados como filtradores, por ejemplo, Culicidae y Chironomidae. Igualmente, individuos recolectores (Ceratopogonidae) que se alimentan de materia orgánica fina (MOPF, tamaño de las partículas < 50 μm) (Hanson, Springer & Ramírez, 2010; Villada-Bedoya, Triana-Moreno & Días, 2017).

Los depredadores dominantes incluyen larvas de Coleoptera como Lampyridae con 43 (0.4 %) individuos y Carabidae con 16 (0.1 %) individuos y Díptera como Tabanidae con 20 (0.2 %) individuos, considerados depredadores superiores. Por otra parte, Romero *et al.*, (2020) mencionan que los individuos mesodepredadores a menudo incluyen larvas de Ceratopogonidae (*Bezzia*, *Sphaeromias*, *Stilobezzia*, *Culicoides*), Culicidae (*Corethrellidae*, *Toxorhynchites*) y Chironomidae (*Tanypodinae*).

Los depredadores más notables fueron los perforadores (Lampyridae, Carabidae y Tabanidae) quienes perforan la piel e ingieren los fluidos corporales

de sus presas. También, se incluyen como perforadores Culicidae, Chironomidae y Ceratopogonidae. Aunque, también no clasificados taxonómicamente en este estudio, se consideran como depredadores devoradores Culicidae, este tipo de depredador usa sus mandíbulas para capturar y engullir a sus presas, a menudo devorando el organismo casi entero (Montana Science Partnership [MSP]).

La dominancia del nivel trófico detritívoro, puede estar influenciada por la ausencia de depredadores superiores como odonatos y la presencia de depredadores de cuerpos pequeños como Ceratopogonidae y Chironomidae, relacionándose el aumento de los detritívoros con el tamaño de la bromeliácea (como se muestra, por ejemplo en Petermann *et al.*, 2015). Además, los pequeños depredadores a menudo están limitados a un rango de tamaños de presas (Woodward & Hildrew, 2002), por lo que sólo se alimentan de un subconjunto de la red alimentaria detritívora, por ejemplo, los mesodepredadores como Chironomidae y Ceratopogonidae (Dézerald *et al.*, 2013) y estos tienen efectos insignificantes sobre la abundancia de detritívoros (Starzomski, Suen & Srivastava, 2010; LeCraw, 2014).

La descomposición de la hojarasca en bromeliáceas tipo tanques es, esencialmente, microbiana (Leroy *et al.*, 2017); sin embargo, los macroinvertebrados acuáticos contribuyen a la fragmentación de la hojarasca en todas las etapas, desde la materia orgánica particulada gruesa (MOPG) hasta la materia orgánica particulada fina (MOPF), y estos a la vez, producen gránulos fecales que alimentan la actividad microbiana, que luego descomponen y mineralizan la materia orgánica en compuestos orgánicos e inorgánicos de nitrógeno (N) y liberan dióxido de carbono (CO₂) y otros nutrientes que pueden ser absorbidos directamente por la bromeliácea (Leroy *et al.*, 2016).

También se encontraron otros gremios de alimentación, incluida la herbivoría, particularmente en las etapas larvales. Ejemplo, Noctuidae (Lepidoptera) y Curculionidae (Coleoptera), consumen hojas y tallos (Frank & Lounibos, 2009). Tettigoniidae (Orthoptera) en etapa de ninfa o adulto también es incluido como herbívoro (Sabagh, Neutzling & Rocha, 2021). En la figura 6, se observa la base de las hojas de la bromeliácea con herbivoría. En Lepidoptera, las larvas se

alimentan como barrenador, horadando los tallos y hojas de la bromeliácea (Angulo & Olivares, 1993). Al finalizar el período de colecta (diciembre) se observaron pupas envueltas en capullos confeccionados con restos vegetales. También, se incluyen omnívoros, ejemplo Blattodea (Sabagh, Neutzling & Rocha, 2021).



Figura 6. Hoja de *Tillandsia oerstediana* con herbívoría.

Cuadro 4. Grupos de alimentación de las etapas inmaduras encontradas en *Tillandsia oerstediana* y *Werauhia gladioliflora*.

Orden	Familia	Morfoespecie	Abundancia	Nivel trófico
Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp. 1	7070	Raspador ¹
	Lampyridae	Lampyridae sp. 1 Lampyridae sp. 2 Lampyridae sp. 3	43	Perforador ¹
	Carabidae	Carabidae sp. 1	16	Perforador ^{2,3}
	Tenebrionidae	Tenebrionidae sp. 1	13	No determinado
	Elmidae	Elmidae sp. 1	2	Raspador ¹
	Chrysomelidae	Chrysomelidae sp.1	1	Raspador ⁴
	Curculionidae	Curculionidae sp. 1	1	Herbívoro ²
Diptera	Culicidae		2745	Devorador, Perforador, Filtrador ¹
	Chironomidae		901	Perforador, Filtrador ¹
	Tipulidae	Tipulidae sp. 1	301	Triturador ¹
	Psychodidae	Psychodidae sp. 1	240	Filtrador ¹

		Forcipomyiinae sp. 1		Perforador, Recolector ¹
	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp.1	100	
	Syrphidae	Syrphidae sp. 1	53	Filtrador ¹
	Tabanidae	Tabanidae sp.1	20	Perforador ¹
	Stratiomyidae	Stratiomyidae sp.1	1	Filtrador ¹
Lepidoptera	Noctuidea	Noctuidea sp.1	155	Herviboro ⁵
Blattodea	Blattellidae	Blattellidae sp.1	59	Omnívoro ⁵
	Blattidae	Blattidae sp.1 Blattidae sp.2	2	Omnívoro ⁵
Hemiptera	Lygaeidae	Lygaeidae sp.1	11	No determinado
	Macroveliidae	Macroveliidae sp.1	1	No determinado
Dermaptera	Forficulidae	Forficulidae sp. 1	1	No determinado
Embioptera	Embiidae	Embiidae sp. 1	1	No determinado

Clasificación según ¹Romero *et al.*, (2020), ² Frank & Lounibos (2009), ³ Di Giulio & Taglianti (2001), ⁴Albertoni & Leocadio (2018). ⁵Sabagh *et al.*, (2021).

8. CONCLUSIONES

Las cercas vivas en paisajes ganaderos son el soporte para la flora epífita, forman una red de interconexión o “autopistas biológicas” entre hábitats abiertos y bosques adyacentes.

La abundancia de insectos mayormente, en etapas inmaduras, muestra el papel de las bromeliáceas tanque como sitios de reproducción o desarrollo; y sitios de refugio, alimentación y humedad para las etapas adultas.

Las observaciones sugieren que el tamaño, firmeza de las hojas y la cantidad de agua en el tanque influyen en la abundancia de insectos, en la que *T. oerstediana* tiene una ventaja al ser de mayor tamaño que *W. gladioliflora*.

El 65 % de los insectos tienen alimentación detritívora, alimentándose mayormente de algas (Scirtidae), esto demuestra que los detritos son el recurso

basal, principalmente, para las formas inmaduras y que estos facilitan la fragmentación de los detritos (por ejemplo Tipulidae).

La abundancia y diversidad de insectos encontrados en las bromeliáceas tanque indica, que proporcionan un microhábitat importante para los insectos en sitios como las cercas vivas.

9. PERSPECTIVAS

Las cercas vivas son elementos conspicuos en paisajes ganaderos, existe poca información acerca de su abundancia y de las especies de árboles que son utilizadas para su confección. Un aspecto importante es el tipo de corteza, por ejemplo qué especies de árboles permiten la colonización de epífitas. Las bromeliáceas representan un 32 % de la biomasa en sitios ganaderos, qué especies se encuentran asociadas a estos elementos y cuanta diversidad se puede encontrar son importantes preguntas.

10. RECOMENDACIONES

En la toma de datos es importante tener en cuenta la cantidad de detritos acumulados en las hojas de la roseta y el volumen de agua.

11. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- _____. AntWeb Versión 8.64.2. Academia de Ciencias de California. California, Estados Unidos. Recuperado de <https://www.antweb.org/>
- Acebey, A., Krömer, T., Maass, B. L., & Kessler, M. (2010). Ecoregional distribution of potentially useful species of Araceae and Bromeliaceae as non-timber forest products in Bolivia. *Biodiversity and Conservation*, 19(9), 2553-2564. doi: 10.1007/s10531-010-9859-0
- Adams, W. W., & Martin, C. E. (1986). Physiological consequences of changes in life form of the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *Oecologia*, 70(2), 298-304.
- Albertoni, F. F., & Leocadio, M. (2018). The bromeliad leaf-scraper tortoise beetle *Spaethiella intricata* (Boheman, 1850) from Brazil (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae), description of immatures and biology. *Zootaxa*, 4531(3), 395-418. doi:10.11646/zootaxa.4531.3.5
- Amici, A. A., Nadkarni, N. M., Williams, C. B., & Gotsch, S. G. (2020). Differences in epiphyte biomass and community composition along landscape and within-crown spatial scales. *Biotropica*, 52(1), 46-58. doi: 10.1111/btp.12725
- Angulo, A. O., & Olivares, T. S. (1993). Biology and immature stages of the bromeliad base borer, *Castnia psittacus*, in Chile (Lepidoptera: Castniidae). *Tropical Lepidoptera Research*, 4(2), 133-138.
- Baltazar Bernal, O., Zavala Ruiz, J., Solís Zanotelli, F. Y., Pérez Sato, J. A., & Sánchez Eugenio, O. (2014). Sendero interpretativo de orquídeas y bromelias en Tepexilotla, Chocamán, Veracruz. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 5(9), 1687-1699.
- Beattie, A. (1989). Myrmecotrophy: plants fed by ants. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(6), 172-176.
- Benavides-Gordillo, S., Farjalla, V. F., González, A. L., & Romero, G. Q. (2019). Changes in rainfall level and litter stoichiometry affect aquatic community and ecosystem processes in bromeliad phytotelmata. *Freshwater Biology*, 64(8), 1357-1368. doi: 10.1111/fwb.13310
- Benzing, D. H. (1990). *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Hietz, P., Ausserer, J., & Schindler, G. (2002). Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 18(2), 177-191. doi: 10.1017/S0266467402002122
- Benzing D.H. (1998) Vulnerabilities of Tropical Forests to Climate Change: The Significance of Resident Epiphytes. In: Markham A. (eds) *Potential Impacts of Climate Change on Tropical Forest Ecosystems*. Springer, Dordrecht.
- Benzing, D. H. (2000). Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Males, J., & Griffiths, H. (2017). Functional types in the Bromeliaceae: Relationships with drought-resistance traits and bioclimatic distributions. *Functional Ecology*, 31(10), 1868-1880. doi: 10.1111/1365-2435.12900
- Benzing, D. H., & Renfrow, A. (1974). The mineral nutrition of Bromeliaceae. *Botanical Gazette*, 135(4), 281-288. doi: 10.1086/336762
- Bermúdez-Monge, J., & Barrios, H. (2011). Insectos Asociados a *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marshal (Bromeliaceae). *Scientia*, 21(2), 7-32.
- Blooi, M., Laking, A. E., Martel, A., Haesebrouck, F., Jocque, M., Brown, T., ... & Pasmans, F. (2017). Host niche may determine disease-driven extinction risk. *PloS one*, 12(7), e0181051. doi: 10.1371/journal.pone.0181051
- Blüthgen, N., Verhaagh, M., Goitía, W., & Blüthgen, N. (2000). Ant nests in tank bromeliads an example of non-specific interaction. *Insectes sociaux*, 47(4), 313-316.
- Borror, D. J., Triplehorn, C. A., & Johnson, N. F. (1989). *An introduction to the study of insects*. Ed. 6. Universidad Estatal de Pensilvania, USA: Saunders college publishing.
- Brito, J., Almendáriz, A., Batallas, D., & Ron, S. R. (2017). Nueva especie de rana bromelícola del género *Pristimantis* (Amphibia: Craugastoridae), meseta de la Cordillera del Cóndor, Ecuador. *Papéis Avulsos de Zoología*, 57(15), 177-195. doi:10.11606/0031-1049.2017.57.15

- 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(4), 815-823. doi:10.1111/j.1365-2427.2012.02749.x
- Budoswsky, G. (1987). *Living fences: a widespread agroforestry practice in Central America*. In Gholz, H.L. (Ed). (1987). *Agroforestry: realities, possibilities and potentials*. Springer Science & Business Media. 227p.
- Budowski, G., & Russo, R. O. (1993). Live fence posts in Costa Rica: a compilation of the farmer's beliefs and technologies. *Journal of sustainable Agriculture*, 3(2), 65-87.
- Burrowes, P. A., Martes, M. C., Torres-Ríos, M., & Longo, A. V. (2017). Arboreality predicts Batrachochytrium dendrobatidis infection level in tropical direct developing frogs. *Journal of Natural History*, 51(11-12), 643-656. doi: 10.1080/00222933.2017.1297504
- Butcher, D. & Gouda, E.J. (cont.updated) The New Bromeliad Taxon List. Version 4. University Botanic Gardens, Utrecht. Recuperado de <https://bromeliad.nl/encyclopedia/>
- Cardelús, C. L., Colwell, R. K., & Watkins Jr, J. E. (2006). Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology*, 94(1), 144-156pp.
- Casasola, F.C, y Villanueva, C.N. (2015). Buenas prácticas para la mitigación al cambio climático de los sistemas de producción de leche en Costa Rica. 1° ed. Turrialba, CR: CATIE. Serie Técnica Manual Técnico No.129. 130p. Recuperado de http://201.207.189.89/bitstream/handle/11554/8331/Buenas_practicas_para_la_mitigaci%C3%B3n_al_cambio_climatico.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Castaño-Meneses, G., Mercado, I., García-Calderón, N., & Palacios-Vargas, J.G. (2014). Correlation between arthropods and physical and chemical characteristics of water and soil retained in *Tillandsia violacea* (bromeliaceae) in an Abies-Quercus forest in central Mexico. *Applied Ecology and Environmental Research*, 12(1), 179-192.
- Castaño-Meneses, G., & Palacios-Vargas, J. G. (2016). The Role of Arthropods in the Growth of *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) in a Mexican Temperate Forest. *The American Midland Naturalist*, 175(2), 286-294. doi: 10.1674/0003-0031-175.2.286
- Chagoya, J.L. (2004). Investment analysis of incorporating timber trees in livestock farms in the sub humid tropics in Costa Rica. (Mag. Sc. Thesis). CR, CATIE. Turrialba, 140p.
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- Cordero, J., y Boshier, D. H. (2003). *Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas*. OFI-CATIE. Turrialba, Costa Rica. 519-522p. Recuperado de http://www.arbolesdecentroamerica.info/index.php/es/species/item/download/86_a57c4dc653006d6901816ba6f82c0b10
- Costa, C., Ide, S., & Simonka, C.E. (2006). *Insetos Imaturos. Metamorfose e identificação*. Ribeirão Preto, Brasil: Holos Editora.
- Costa, C., Vanin, J.A. & Casari, S.A., (1988), *Larvas de Coleoptera do Brasil*. São Paulo, Brasil: Museo de Zoología.
- Dejean, A., Olmsted, I., & Snelling, R. R. (1995). Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica*, 57-70.
- Dézerald, O., Leroy, C., Corbara, B., Carrias, J. F., Pelozuelo, L., Dejean, A., & Céréghino, R. (2013). Food-web structure in relation to environmental gradients and predator-prey ratios in tank-bromeliad ecosystems. *PLoS One*, 8(8). doi:10.1371/journal.pone.0071735
- Di Giulio, A., & Taglianti, A. V. (2001). Biological observations on Pachyteles larvae (Coleoptera Paussinae). *Tropical Zoology*, 14(1), 157-173.
- Echeverri, J. A. (2011). Witoto ash salts from the Amazon. *Journal of Ethnopharmacology*, 138(2), 492-502. doi:10.1016/j.jep.2011.09.047
- Esquivel, H. (2007). Tree resources in traditional silvopastoral systems and their impact on productivity and nutritive value of pastures in the dry tropics of Costa Rica. (PhD. Thesis). CR, CATIE. Turrialba 161 p. Recuperado de <http://hdl.handle.net/11554/5632>
- Ferrari, S. F., & Hilário, R. R. (2012). Use of water sources by buffy-headed marmosets (*Callithrix flaviceps*) at two sites in the Brazilian Atlantic Forest. *Primates*, 53(1), 65-70.

doi: 10.1007/s10329-011-0277-z

- Francesconi, W., y Montagnini, F. (2015). Los SAF como estrategia para favorecer la conectividad funcional del paisaje fragmentado. *Sistemas agroforestales: funciones productivas, socioeconómicas y ambientales, Serie técnica informe técnico*, (402), 363-379. Recuperado de <http://hdl.handle.net/11554/7124>
- Frank, J. H., Sreenivasan, S., Benschoff, P. J., Deyrup, M. A., Edwards, G. B., Halbert, S. E., ... & Welbourn, W. C. (2004). Invertebrate animals extracted from native Tillandsia (Bromeliales: Bromeliaceae) in Sarasota county, Florida. *Florida Entomologist*, 87(2), 176-185.
- Frank, J. H., & Lounibos, L. P. (2009). Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial arthropod reviews*, 1(2), 125-153.
- Gentry, A. H., & Dodson, C. H. (1987). Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(2), 205-233.
- Giraldo, L. A., Botero, J., Saldarriaga, J., y David, P. (1995). Efecto de tres densidades de árboles en el potencial forrajero de un sistema silvopastoral natural, en la región Atlántica de Colombia. *Agroforestería en las Américas* 8: 14-19p.
- Gonçalves-Souza, T., Almeida-Neto, M., & Romero, G. Q. (2011). Bromeliad architectural complexity and vertical distribution predict spider abundance and richness. *Austral Ecology*, 36(4), 476-484. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02177.x
- Hammel, B.E., Grayum, M.H., Herrera, C., Zamora, N.(Eds). (2003). Manual de plantas de Costa Rica. Volumen II. Gimnospermas y monocotiledóneas (Agavaceae-Musaceae) (ISBN 1-930723-22-9.). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*.
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 9.
- Hammill, E., Atwood, T. B., & Srivastava, D. S. (2015). Predation threat alters composition and functioning of bromeliad ecosystems. *Ecosystems*, 18(5), 857-866. doi: 10.1007/s10021-015-9866-9
- Hanson, P., Springer, M., & Ramirez, A. (2010). Capítulo 1: Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*, 58, 3-37. doi:10.15446/caldasia.v39n2.62800
- Harvey, C. A., Villanueva, C., Villacís, J., Chacón, M., Muñoz, D., López, M; Ibrahim, M; Taylor, R; Martínez, J.L; Navas, A; Sáenz, J; Sánchez, D; Medina, A; Vilchez, S; Hernández, B; Pérez, A; Ruiz, F; López, F; Lang, I; Kunth, S; Sinclair, F.L. & Navas, A. (2005). Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes. *Agriculture, ecosystems & environment*, 111(1-4), 200-230.
- Hayes, F. E., Shameerudeen, C. L., Sanasie, B., Hayes, B. D., Ramjohn, C. L., & Lucas, F. B. (2009). Ecology and behaviour of the critically endangered Trinidad piping-guan Aburria pipile. *Endangered Species Research*, 6(3), 223-229. doi: 10.3354/esr006223
- Henle, K., & Knogge, C. (2009). Water-filled bromeliad as roost site of a tropical lizard, *Urostrophus vautieri* (Sauria: Leiosauridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 44 (3), 161-162.
- Hietz, P., Ausserer, J., & Schindler, G. (2002). Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 18(2), 177-191.
- Hilo de Souza, E., Massarioli, A. P., Moreno, I. A., Souza, F. V., Ledo, C. A., Alencar, S. M., & Martinelli, A. P. (2016). Volatile compounds profile of Bromeliaceae flowers. *Revista de biologia tropical*, 64(3), 1101-1116. doi: 10.15517 / RBT.V64I3.21300
- Hornung-Leoni, C. T. (2011). Avances sobre usos etnobotánicos de las Bromeliaceae en Latinoamérica. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de plantas Medicinales y Aromáticas*, 10(4), 297-314.
- Ibrahim, M., Chacón, M., Cuartas, C., Naranjo, J., Ponce, G., Vega, P., Casasola, F., y Rojas, J. (2007). Almacenamiento de carbono en el suelo y la biomasa aérea en sistemas de uso de la tierra en paisajes ganaderos de Colombia, Costa Rica y Nicaragua. *Agroforestería en las Américas*, 45(1), 27-36. Recuperado de <http://www.cipav.org.co/pdf/red%20de%20agroforesteria/Articulos/almacenamiento%20de%20carbono%20en%20el%20suelo%20y%20la%20biomasa%20arborea.pdf>

- Inselsbacher, E., Cambui, C. A., Richter, A., Stange, C. F., Mercier, H., & Wanek, W. (2007). Microbial activities and foliar uptake of nitrogen in the epiphytic bromeliad *Vriesea gigantea*. *New Phytologist*, 175(2), 311-320. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02098.x
- Instituto Geográfico Nacional "Tommy Guardia". (2007). Atlas Nacional de la República de Panamá. Ministerio de Obras Públicas.
- Irsyad, M., Pasek, A. D., & Indartono, Y. S. (2016). An investigation of green roof deployment in Bandung City, Indonesia. *Journal of Engineering and Applied Sciences*, 11(11), 2528-2534.
- Jäch, M. A. (1998). Annotated check list of aquatic and riparian/littoral beetle families of the world (Coleoptera). *Water beetles of China*, 2, 25-42.
- Kitching, R. L. (2000). *Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata*. Cambridge University Press. doi: 10.1046/j.0022-0477.2001.00593-4.x
- Kraiser, T., Gras, D. E., Gutiérrez, A. G., González, B., & Gutiérrez, R. A. (2011). A holistic view of nitrogen acquisition in plants. *Journal of experimental botany*, 62(4), 1455-1466. doi: 10.1093/jxb/erq425
- Ladino, G., Ospina-Bautista, F., Estévez Varón, J., Jerabkova, L., & Kratina, P. (2019). Ecosystem services provided by bromeliad plants: A systematic review. *Ecology and evolution*, 9(12), 7360-7372. doi: 10.1002/ece3.5296
- Lang, I., Gormley, L. H., Harvey, C. A., & Sinclair, F. L. (2003). Composición de la comunidad de aves en cercas vivas de Río Frío, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*, 10(39-40), 86-92. Recuperado de <http://hdl.handle.net/11554/5926>
- Leal, F., & Amaya, L. (1991). The curagua (*Ananas lucidus*, Bromeliaceae) crop in Venezuela. *Economic Botany*, 45(2), 216-224. doi: 10.1007/BF02862049
- LeCraw, R. M. (2014). *The influence of spatial processes at multiple scales on local community structure and function* (Doctoral dissertation, University of British Columbia). doi:10.14288/1.0165851
- Leite, G. A., Farias, I. P., Peres, C. A., & Brooks, D. M. (2017). Reproductive biology of the endangered wattled curassow (*Crax globulosa*; Galliformes: Cracidae) in the Juruá River Basin, Western Brazilian Amazonia. *Journal of Natural History*, 51(11-12), 677-687. doi: 10.1080/00222933.2017.1293179
- Leroy, C., Carrias, J. F., Céréghino, R., & Corbara, B. (2016). The contribution of microorganisms and metazoans to mineral nutrition in bromeliads. *Journal of Plant Ecology*, 9(3), 241-255. doi:10.1093/jpe/rtv052
- Leroy, C., Corbara, B., Dézerald, O., Trzcinski, M. K., Carrias, J. F., Dejean, A., & Céréghino, R. (2017). What drives detrital decomposition in neotropical tank bromeliads? *Hydrobiologia*, 802(1), 85-95. doi: 10.1007/s10750-017-3242-z
- Lounibos, L. P., O'Meara, G. F., & Nishimura, N. (2003). Interactions with native mosquito larvae regulate the production of *Aedes albopictus* from bromeliads in Florida. *Ecological Entomology*, 28(5), 551-558. doi: 10.1046/j.1365-2311.2003.00543.x
- Lüttge, U. (2008). *Physiological ecology of tropical plants*. Berlin, Germany: Springer Verlag.
- Lüttge, U., Klauke, B., Griffiths, H., Smith, J. A. C., & Stimmel, K. H. (1986). Comparative ecophysiology of CAM and C3 bromeliads. V. Gas exchange and leaf structure of the C3 bromeliad *Pitcairnia integrifolia*. *Plant, Cell & Environment*, 9(5), 411-419.
- Mageski, M. M., Ferreira, R. B., Beard, K. H., Costa, L. C., Jesus, P. R., Medeiros, C. C., & Ferreira, P. D. (2016). Bromeliad selection by *Phyllodytes luteolus* (Anura, Hylidae): the influence of plant structure and water quality factors. *Journal of Herpetology*, 50(1), 108-112. doi: 10.1670/14-166
- Maguire Jr, B. (1971). Phytotelmata: biota y determinación de la estructura de la comunidad en aguas retenidas por plantas. *Revisión anual de ecología y sistemática*, 2(1), 439-464.
- Manetti, L. M., Delaporte, R. H., & Laverde Jr, A. (2009). Secondary metabolites from Bromeliaceae family. *Química Nova*, 32(7), 1885-1897. doi: 10.1590/S0100-40422009000700035
- Manucharova, N. A. (2009). The microbial destruction of chitin, pectin, and cellulose in soils. *Eurasian Soil Science*, 42(13), 1526-1532.
- Margalef, R. (1998). *Ecología*. Novena edición. Barcelona, España: Ediciones Omega.
- Martínez, I. & Serracín, Y. (2015). Flora asociada a humedales en Cuesta de piedra, Chiriquí. 1ra. ed. 176p.

- Merritt, R. W., Cummins, K. W., & Berg, M. B. (2008). *An introduction to the aquatic insects of North America*, Ed.4. Universidad de Michigan. USA: Kendall Hunt Publishing
- Mestre, L. A. M., Aranha, J. M. R., & Esper, M. D. L. P. (2001). Macroinvertebrate fauna associated to the bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Paraná State, Southern Brazil). *Brazilian archives of biology and technology*, 44(1), 89-94.
- Montana Science Partnership. (N.D). *Functional feeding groups: predators*. Recuperado de <http://www.sciencepartners.info/module-8-macroinvertebrates/insect-feeding-food-webs/food-webs-functional-feeding-groups/functional-feeding-groups-predators/>
- Müller, G. A., Pacheco, F. C., & Marcondes, C. B. (2010). Analysis of an alternative method for the study of bromeliad-associated fauna in plants with different foliar organization. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82(4), 903-906.
- Muschler, R. (1999). *Árboles en cafetales*. Turrialba, Costa Rica. CATIE. (Módulos de Enseñanza Agroforestal No.5).
- Ngai, J. T., & Srivastava, D. S. (2006). Predators accelerate nutrient cycling in a bromeliad ecosystem. *Science*, 314(5801), 963-963. doi:10.1126/science.1132598
- Ospina-Bautista, F., Estévez-Varón, J. V., Betancur, J., & Realpe-Rebolledo, E. (2004). Estructura y composición de la comunidad de macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri* Baker (Bromeliaceae) en un bosque alto andino colombiano. *Acta zoológica mexicana*, 20(1), 153-166.
- Pérez, G. R. (1988). *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia*. Universidad de Texas: USA: Fondo para la Protección del Medio Ambiente "José Celestino Mutis".
- Petermann, J. S., Farjalla, V. F., Jocque, M., Kratina, P., MacDonald, A. A. M., Marino, N. A., ... & Srivastava, D. S. (2015). Dominant predators mediate the impact of habitat size on trophic structure in bromeliad invertebrate communities. *Ecology*, 96(2), 428-439. doi: 10.1890/14-0304.1
- Peyton, B. (1980). Ecology, distribution, and food habits of spectacled bears, *Tremarctos ornatus* in Peru. *Journal of Mammalogy*, 61(4), 639-652.
- Picado-Twight, C. (1913). Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. Les broméliacées épiphytes consideradas como medio biológico. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, 47(3), 215-360.
- Pío-León, J. F., López-Angulo, G., Paredes-López, O., de Jesús Uribe-Beltrán, M., Díaz-Camacho, S. P., & Delgado-Vargas, F. (2009). Physicochemical, nutritional and antibacterial characteristics of the fruit of *Bromelia penguin* L. *Plant Foods for Human Nutrition*, 64(3), 181–187. doi:10.1007/s11130-009-0125-0
- Pridgeon A.M. (1987). The velamen and exodermis of orchid roots. In Arditti J (ed). *Orchid Biology, Reviews and Perspectives, IV*. Ithaca, NY: Cornell University Press, 139-92.
- R Core Team R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rafael, J. A., De Melo, G. A., & De Carvalho, C. J. (Eds.). (2012). *Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia*. Brasil: Holos Editora.
- Reich, A., Ewel, J. J., Nadkarni, N. M., Dawson, T., & Evans, R. D. (2003). Nitrogen isotope ratios shift with plant size in tropical bromeliads. *Oecologia*, 137(4), 587-590.
- Rezende, R. D. S., Kroth, N., Capitanio, B. M., Lima-Rezende, C. A., Cassol, A. S., Cozzer, G. D., ... & Albeny-Simoes, D. (2020). Abiotic factors and trophic interactions affect the macroinvertebrate community of bromeliad tanks in a Neotropical Restinga. *Limnology*, 21(3), 275-285. doi: 10.1007/s10201-020-00614-2
- Richardson, B. A. (1999). The Bromeliad Microcosm and the Assessment of Faunal Diversity in a Neotropical Forest 1. *Biotropica*, 31(2), 321-336.
- Richardson, B. A., & Richardson, M. J. (2013). Litter-based invertebrate communities in forest floor and bromeliad microcosms along an elevational gradient in Puerto Rico. *Ecological Bulletins*, (54), 101-116.
- Ríos, N., Cárdenas, A., Andrade, H., Ibrahim, M., Jiménez, F., Sancho, F., Ramírez, E., Reyes, B., & Woo, A. (2007). Estimación de la escorrentía superficial e infiltración en sistemas de ganadería convencional y en sistemas silvopastoriles en el trópico sub-húmedo de

- Nicaragua y Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*. 45:66-71. Recuperado de <http://hdl.handle.net/11554/7739>
- Rivadeneira-Canedo, C. (2008). Estudio del oso andino (*Tremarctos ornatus*) como dispersor legítimo de semillas y elementos de su dieta en la región de Apolobamba-Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 43(1), 29-40.
- Riya, M. P., Antu, K. A., Vinu, T., Chandrakanth, K. C., Anilkumar, K. S., & Raghu, K. G. (2014). An in vitro study reveals nutraceutical properties of *Ananas comosus* (L.) Merr. var. Mauritius fruit residue beneficial to diabetes. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94(5), 943-950. doi: 10.1002/jsfa.6340
- Rocha, C. F. D., Nunes-Freitas, A. F., Cogliatti-Carvalho, L., & Rocha-Pessôa, T. C. (2004). Habitat disturbance in the Brazilian coastal sand dune vegetation and related richness and diversity of bromeliad species. *Vidalia*, 2(2), 49-55.
- Román, F., De Liones, R., Sautu, A., Deago, J., y Hall, J. (2012). Guía para la propagación de 120 especies de árboles nativos de Panamá y el Neotrópico.
- Romero, G. Q., Marino, N. A., MacDonald, A. A. M., Céréghino, R., Trzcinski, M. K., Mercado, D. A., ... & Srivastava, D. S. (2020). Extreme rainfall events alter the trophic structure in bromeliad tanks across the Neotropics. *Nature communications*, 11(1), 1-8. doi: 10.1038/s41467-020-17036-4
- Romero, G. Q., Nomura, F., Gonçalves, A. Z., Dias, N. Y., Mercier, H., de C. Conforto, E., & de C. Rossa-Feres, D. (2010). Nitrogen fluxes from treefrogs to tank epiphytic bromeliads: an isotopic and physiological approach. *Oecologia*, 162(4), 941-949. doi:10.1007/s00442-009-1533-4
- Ruiz-Guerra, B., Rosas, N. V., & López-Acosta, J. C. (2014). Plant diversity in live fences and pastures, two examples from the Mexican humid tropics. *Environmental management*, 54(3), 656-667. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00267-014-0307-x>
- Sabagh, L. T., Neutzling, A. S., & Rocha, C. F. (2021). Phytophagous consumption by frogs inhabiting bromeliads from Atlantic Forest. *Ethology Ecology & Evolution*, 1-15. doi: 10.1080/03949370.2021.1936652
- Salas, C. (2011). Comportamiento hidrológico y erosivo en usos del suelo prioritarios de la campiña lechera en Santa Cruz de Turrialba. (Tesis Maq. Sc). CR. CATIE. Turrialba. 100p. Recuperado de <http://hdl.handle.net/11554/8055>
- Sánchez, D., Villanueva, C., Torres, M., Tobar, D., y DeClerck, F. (2008). Cercas vivas y su valor para la producción y conservación. Turrialba, CR. CATIE. Serie Técnica Manual Técnico. 28p. Recuperado de http://201.207.189.89/bitstream/handle/11554/7782/Cercas_vivas.pdf?sequence=2&isAllowed=y
- Santos, R. L., Almeida, M. D., De Almeida, E. A., & Barca, R. R. (2009). Survey of Invertebrates Associated with Bromeliads in a Conservation Unit of the Brazilian Atlantic Rain-forest, and its Relevance for Environmental Risk Studies. *Journal of the bromeliad society*, 59, 241-288.
- Santos, C. B. D., Leite, G. R., & Falqueto, A. (2011). Does native bromeliads represent important breeding sites for *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) in urbanized areas? *Neotropical Entomology*, 40(2), 278-281.
- Schulze, C. H., Linsenmair, K. E., & Fiedler, K. (2001). Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. In *Tropical forest canopies: Ecology and management*, 69, 133-152. Springer, Dordrecht. doi: 10.1007/978-94-017-3606-0_11
- Smith L.B., Till W. (1998) Bromeliaceae. In: Kubitzki K. (eds). Flowering Plants · Monocotyledons. *The Families and Genera of Vascular Plants*, 4, 74-100pp. Springer, Berlin, Heidelberg. doi: 10.1007/978-3-662-03531-3_8
- Solís Vargas, M. A., & Chaverri Sánchez, L. G. (2006). Conservación de artrópodos fitotelmatos en bromelias de los jardines botánicos urbanos de Costa Rica. *Cuadernos de biodiversidad*, Nº. 21, 8-14. doi: 10.14198 / cdbio.2006.21.02
- Springer, M., Ramírez, A., & Hanson, P. (2010). Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica I. *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 151-198.

- Starzomski, B. M., Suen, D., & Srivastava, D. S. (2010). Predation and facilitation determine chironomid emergence in a bromeliad-insect food web. *Ecological Entomology*, 35(1), 53-60. doi: 10.1111/j.1365-2311.2009.01155.x
- Stuntz, S., Ziegler, C., Simon, U., & Zotz, G. (2002). Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 18(2), 161-176.
- Talaga, S., Dézerald, O., Carteron, A., Petitclerc, F., Leroy, C., Céréghino, R., & Dejean, A. (2015). Tank bromeliads as natural microcosms: a facultative association with ants influences the aquatic invertebrate community structure. *Comptes rendus biologies*, 338(10), 696-700.
- Tosi Jr, J. A. (1971). Zonas de vida. Una base ecológica para investigaciones silvícolas e inventariación en la República de Panamá. Informe técnico 2. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 123p.
- Vasconcelos, A. L., Vasconcelos, A. L., Ximenes, E. A., & Randau, K. P. (2013). Tillandsia recurvata L.(Bromeliaceae): aspectos farmacognósticos. *Journal of Basic and Applied Pharmaceutical Sciences*, 34(2).
- Vaz, S., Silveira, L. F. L. D., & Rosa, S. P. (2020). Morphology and life cycle of a new species of Psilocladus Blanchard, 1846 (Coleoptera, Lampyridae, Psilocladinae), the first known bromeliad-inhabiting firefly. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 60(spe). doi: 10.11606/1807-0205/2020.60.special-issue.24
- Villada-Bedoya, S., Triana-Moreno, L. A., & Dias, L. G. (2017). Grupos funcionales alimentarios de insectos acuáticos en quebradas andinas afectadas por agricultura y minería: Functional feeding groups of aquatic insects in Andean streams affected by agriculture and mining. *Caldasia*, 39(2), 370-387. doi: 10.15446/caldasia.v39n2.62800
- Villanueva, C., Detlefsen, G., y Casasola, C. F. (2018). Potencial de los sistemas silvopastoriles en la mitigación al cambio climático y en la generación de múltiples beneficios en fincas ganaderas de Costa Rica. CATIE: Serie Técnica Boletín técnico No. 87. 61p. Recuperado de <http://hdl.handle.net/11554/8729>
- Villanueva, C., Ibrahim, M., y Haensel, G. (2010). Producción y rentabilidad de los sistemas silvopastoriles: Estudios de caso en América Central. CATIE: Serie Técnica Manual Técnico No. 95. 78p. Recuperado de <http://hdl.handle.net/11554/8957>
- Wittman, P. K. (2000). The animal community associated with canopy bromeliads of the lowland Peruvian Amazon rain forest. *Selbyana*, 21(1.2), 48-51
- Woodward, G. U. Y., & Hildrew, A. G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 1063-1074.
- Yanoviak, S. P., Kragh, G., & Nadkarni, N. M. (2003). Spider assemblages in Costa Rican cloud forests: effects of forest level and forest age. *Studies on neotropical Fauna and Environment*, 38(2), 145-154.
- Zanin, E. M., & Tusset, C. (2007). Vriesia friburgensis Mez.: distribuição vertical da espécie e fauna associada. *Revista Brasileira de Biociências*, 5, 138-140.
- Zotz, G., & Thomas, V. (1999). How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of botany*, 83(2), 183-192.
- Zotz, G., & Hietz, P. (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of experimental botany*, 52(364), 2067-2078. doi: 10.1093/jexbot/52.364.2067
- Zotz, G., & Reuter, N. (2009). The effect of exposure to sea water on germination and vegetative growth of an epiphytic bromeliad. *Journal of Tropical Ecology*, 311-319pp.
- Zotz, G. (2016). *Plants on plants-the biology of vascular epiphytes*. Switzerland: Springer International Publishing.
- Zotz, G., Leja, M., Aguilar-Cruz, Y., & Einzmann, H. J. (2020). How much water is in the tank? An allometric analysis with 205 bromeliad species. *Flora*, 264, 151557. doi:10.1016/j.flora.2020.151557

12. ANEXOS

Cuadro 5. Composición taxonómica de insectos adultos e inmaduros en *Tillandsia oerstediana* y *Werauhia gladioliflora*.

Clase Insecta			<i>T. oerstediana</i>		<i>W. gladioliflora</i>		
Orden	Familia	Género/Morfoespecie	Adulto	Inmaduro	Adulto	Inmaduro	Frecuencia
Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus</i> sp.1	0	0	54	0	9
		<i>Camponotus</i> sp.2	12	0	17	0	13
		<i>Pheidole</i> sp.	611	0	0	0	7
		<i>Crematogaster</i> sp.	8	0	0	0	5
		<i>Megalomyrmex</i> sp.	3	0	5	0	6
		Formicinae sp.1	2	0	0	0	1
		Formicinae sp.2	8	0	0	0	2
		Formicinae sp.3	4	0	0	0	1
		Myrmicinae sp.1	0	0	1	0	1
		Myrmicinae sp.2	1	0	0	0	1
		Camponitini sp.1	39	0	0	0	4
		Ponerini sp.1	3	0	0	0	1
		Ponerini sp.2	0	0	1	0	1
		Ponerini sp.3	2	0	0	0	2
		<i>Neoponera</i> sp.	12	0	0	0	2
		<i>Cephalotes</i> sp.1	0	0	1	0	1
		<i>Cephalotes</i> sp.2	1	0	6	0	6
		<i>Gnamptogenys</i> sp.	10	0	1	0	3
		Solenopsidini sp.1	0	0	22	0	4
		<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	0	0	1	0	1
		<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	0	0	2	0	1
		<i>Pseudomyrmex</i> sp.3	0	0	1	0	1
		<i>Pseudomyrmex</i> sp.4	0	0	1	0	1
		<i>Pseudomyrmex</i> sp.5	0	0	1	0	1
		<i>Pseudomyrmex</i> sp.6	0	0	6	0	2
	Apidae	Apini sp.1	1	0	0	0	1
Lepidoptera	Noctuidae	Noctuidae sp.1	0	126	0	29	26
	Saturnidae	Saturnidae sp.1	0	0	0	1	1
Blattodea	Blattidae	Blattidae sp.1	1	0	1	1	3
		Blattidae sp.2	0	1	0	0	1
	Blattellidae	Blattellidae sp.1	8	55	3	4	22
Hemiptera	Aphididae	Aphididae sp.1	0	1	0	0	1
	Anthocoridae	Anthocoridae sp.1	1	0	0	0	1
	Membracidae	Membracidae sp.1	0	1	0	0	1
	Veliidae	Veliidae sp.1	1	0	0	0	1

	Macroveliidae	Macroveliidae sp.1	0	1	0	0	1
	Miridae	Miridae sp.1	0	0	1	0	1
	Delphacidae	Delphacidae sp.1	0	0	0	1	1
		Delphacidae sp.2	2	0	0	0	1
	Lygaeidae	Lygaeidae sp.1	0	0	0	2	1
		Lygaeidae sp.2	0	0	0	1	1
		Lygaeidae sp.3	2	1	4	7	7
Orthoptera	Tettigoniidae	Tettigoniinae sp. 1	0	0	5	0	4
		Decticinae sp. 1	0	0	1	0	1
Dermaptera	Forficulidae	Forficulidae sp.1	1	0	0	1	2
Embioptera	Embiidae	Embiidae sp.1	0	1	0	0	1
Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp.1	7	5626	3	1444	48
	Tenebrionidae	Lagriinae sp.1	15	0	1	0	8
		Tenebrionini sp.1	26	0	1	0	12
		Tenebrionidae sp.1	0	12	0	1	9
		Phrenapatini sp.1	0	1	0	0	1
		Alleculinae sp.1	0	0	0	1	1
		Tenebrionidae sp.2	0	1	0	0	1
		<i>Lobopoda</i> sp.	0	0	4	0	3
	Elateridae	<i>Aeolus</i> sp.1	9	0	3	0	7
		<i>Aeolus</i> sp.2	1	0	0	0	1
	Lampyridae	<i>Photuris</i> sp.	1	0	1	0	2
		Lampyridae sp.1	0	39	11	0	10
		Lampyridae sp.2	0	4	0	0	2
		Lampyridae sp.3	0	1	0	0	1
	Carabidae	Carabidae sp.1	0	12	0	4	10
		Carabidae sp.2	1	0	0	0	1
		<i>Platynus</i> sp.	1	0	0	0	1
		<i>Lebia</i> sp.	10	0	0	0	8
	Staphylinidae	<i>Philontus</i> sp.	32	0	22	0	28
		Staphylinidae sp.1	2	0	0	0	2
		Staphylinidae sp.2	0	0	1	0	1
		Staphylinidae sp.3	1	0	0	0	1
	Elmidae	Elmidae sp.1	0	1	0	1	2
	Chrysomelidae	Chrysomelidae sp.1	0	1	0	0	1
		Chrysomelidae sp.2	1	0	0	0	1
		Chrysomelidae sp.3	0	0	2	0	2
	Curculionidae	Apionidae sp.1	1	0	0	0	1
		Curculionidae sp.1	0	0	0	1	1
	Nitidulidae	<i>Pallodes</i> sp.	1	0	0	0	1
		Nitidulidae sp.1	1	0	0	0	1

		Nitidulidae sp.2	0	0	1	0	1
	Hydrophilidae	Anacaenini sp.1	0	0	2	0	2
	Ptiliidae	Ptiliidae sp.1	0	0	2	0	2
	Erotylidae	<i>Iphiclus</i> sp.	1	0	0	0	1
	Dytiscidae	<i>Copelatus</i> sp.	1	0	0	0	1
	Scarabaeidae	Scarabaeidae sp.1	1	0	0	0	1
		Scarabaeidae sp.2	0	0	1	0	1
	Ptilodactylidae	Ptilodactylidae sp.1	0	0	1	0	1
Diptera	Tabanidae	Tabanidae sp.1	0	16	0	4	6
	Syrphidae	Syrphidae sp.1	0	5	0	13	8
		Syrphidae sp.2	0	25	0	10	15
	Psychodidae	Psychodidae sp.1	0	61	0	179	32
	Tipulidae	Tipulidae sp.1	0	189	0	112	35
	Chironomidae		0	802	0	99	32
	Culicidae		0	2088	0	657	47
	Muscomorpha		0	6	0	36	13
	Ceratopogonidae	Forcipomyiinae sp.1	0	80	0	0	4
		Ceratopogonidae sp.1	0	0	0	20	5
	Chaoboridae	Chaoboridae sp.1	0	1	0	1	2
	Bibionidae	Bibionidae sp.1	0	0	0	3	1
	Stratiomyidae	Stratiomyidae sp.1	0	0	0	1	1
			846	9158	191	2634	
			8.5%	91.5%	6.8%	93.2%	
TOTAL	44 familias	94 taxas	10004		2825		
12829			63 taxas		56 taxas		



Figura 7. Insectos colectados en las bromeliáceas epífitas: A) Scirtidae (larva); B) Culicidae (pupa); C) Blattellidae (ninfa); D) Lampyridae (larva); E) Syrphidae (larva); F) *Cephalotes* sp.; G) Curculionidae; H) Tenebrionidae; I) Chironomidae.